

Ferramentas Genéticas e Genômicas na Avaliação da Eficiência Alimentar de Bovinos de Corte



***Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento***

DOCUMENTOS 361

Ferramentas Genéticas e Genômicas na Avaliação da Eficiência Alimentar de Bovinos de Corte

Claudio Ulhôa Magnabosco
Fernando Sebastian Baldi
Fernando Brito Lopes
Byanka Bueno Soares
Leticia Silva Pereira
Rafael Assunção Carvalho
Marcos Fernando Oliveira e Costa
Eduardo da Costa Eifert
Ludmilla Costa Brunes

***Embrapa Cerrados
Planaltina, DF
2020***

Exemplar desta publicação disponível gratuitamente no link: <https://www.bdpa.cnptia.embrapa.br> (Digite o título e clique em "Pesquisar")

Embrapa Cerrados

BR 020, Km 18, Rod. Brasília / Fortaleza
Caixa Postal 08223
CEP 73310-970, Planaltina, DF
Fone: (61) 3388-9898
Fax: (61) 3388-9879
embrapa.br/cerrados
embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê Local de Publicações da Unidade

Presidente
Marcelo Ayres Carvalho

Secretária-executiva
Marina de Fátima Vilela

Membros
Alessandra Silva Gelape Faleiro, Cícero Donizete Pereira, Gustavo José Braga, João de Deus G. dos Santos Júnior, Jussara Flores de Oliveira Arbues e Shirley da Luz Soares Araujo

Secretária
Alessandra Silva Gelape Faleiro

Supervisão editorial
Jussara Flores de Oliveira Arbues

Revisão de texto
Jussara Flores de Oliveira Arbues

Normalização bibliográfica
Shirley da Luz Soares Araújo (CRB 1/1948)

Projeto gráfico da coleção
Carlos Eduardo Felice Barbeiro

Editoração eletrônica
Leila Sandra Gomes Alencar

Foto da capa
Rafael Assunção Carvalho

Impressão e acabamento
Alexandre Moreira Veloso

1ª edição

1ª impressão (2020): tiragem 30 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Cerrados

M196 Ferramentas genéticas e genômicas na avaliação da eficiência alimentar de bovinos de corte / Cláudio Ulhôa Magnabosco... [et al.]. – Planaltina, DF : Embrapa Cerrados, 2020.

60 p. (Documentos / Embrapa Cerrados, ISSN 1517-5111, ISSN on-line 2176-5081, 361).

1. Eficiência nutricional. 2. Gado de corte. 3. Genética animal. I. Magnabosco, Cláudio Ulhôa. II. Embrapa Cerrados. III. Série.

338.17 CDD-21

© Embrapa, 2020

Autores

Cláudio Ulhôa Magnabosco

Zootecnista, doutor em Ciências Biológicas, pesquisador da Embrapa Cerrados, Planaltina, DF

Fernando Sebastian Baldi Rey

Engenheiro-agrônomo, doutor em Genética e Melhoramento Animal, professor da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, SP

Fernando Brito Lopes

Zootecnista, doutor em Ciência Animal, geneticista da Cobb-Vantress, Siloan Springs, AR

Byanka Bueno Soares

Zootecnista, mestranda em Zootecnia da Universidade Federal de Goiás, estagiária da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Leticia Silva Pereira

Medica-veterinária, mestranda em Zootecnia da Universidade Federal de Goiás, estagiária da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Rafael Assunção Carvalho

Zootecnista, mestrando em Zootecnia da Universidade Federal de Goiás, estagiário da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Marcos Fernando Oliveira e Costa

Médico-veterinário, doutor em Fisiologia Animal, pesquisador da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Eduardo da Costa Eifert

Engenheiro-agrônomo, doutor em Zootecnia, pesquisador da Embrapa Cerrados, Planaltina, DF

Ludmilla Costa Brunes

Zootecnista, doutoranda em Zootecnia da Universidade Federal de Goiás, estagiária da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Apresentação

A eficiência alimentar tem grande influência sobre a produtividade, a rentabilidade e a sustentabilidade dos sistemas de produção de bovinos de corte e, por este motivo, esta característica vem sendo incluída em programas de melhoramento genético. Para tal, a eficiência alimentar bruta e a conversão alimentar vêm sendo, comumente, utilizadas como critério de seleção. Porém, estas apresentam como desvantagem a correlação genética com outras características de importância econômica que levam, a longo prazo, ao aumento do peso adulto e das exigências de manutenção do animal, além da menor possibilidade de obtenção de ganho genético do que outras características relacionadas à eficiência alimentar. Para superar essas limitações, a utilização de características como o consumo alimentar residual, o ganho em peso residual e o consumo e ganho em peso residual têm sido propostos.

As informações de parâmetros genéticos para características relacionadas à eficiência alimentar e sua relação com outras características de importância econômica possibilitam sua ampla inclusão nos programas de melhoramento genético e a identificação de animais mais eficientes. Métodos de predição genômica aliados ao melhoramento clássico trazem inúmeras vantagens para a avaliação de características de difícil mensuração e com poucos fenótipos, incrementando a acurácia e os ganhos genéticos e produtivos para a pecuária. As análises de associação genômica e de enriquecimento funcional, por sua vez, auxiliam na identificação de regiões genômicas, genes e vias metabólicas associados aos mecanismos biológicos que regulam características complexas.

Este documento discute os critérios de seleção e parâmetros genéticos encontrados na literatura para eficiência alimentar e sua importância para os sistemas de produção de bovinos de corte. Também serão apresentadas as ferramentas genômicas aplicadas na avaliação da eficiência alimentar, como

estudos de associação e seleção genômica, como os métodos de predição genômica, os genes e as regiões genômicas associados à expressão fenotípica. Além disso, serão abordadas as vias metabólicas e funcionais associadas à regulação biológica da eficiência alimentar em bovinos de corte.

Claudio Takao Karia

Chefe-Geral da Embrapa Cerrados

Sumário

Introdução.....	9
Estado da arte da seleção genética para eficiência alimentar	12
Estudos genômicos e marcadores moleculares.....	34
Métodos de predição do valor genômico e sua aplicação em características associadas à eficiência alimentar.....	35
Estudos de associação genômica ampla e sua aplicação em características associadas à eficiência alimentar.....	40
Análises de prospecção de genes e enriquecimento de vias metabólicas e funcionais	45
Considerações finais	49
Referências	50

Introdução

A bovinocultura de corte é uma das principais atividades do agronegócio brasileiro, possuindo o segundo maior rebanho efetivo e sendo um dos maiores produtores de carne bovina no mundo. Com 232 milhões de cabeças e uma produção de 9,9 milhões de toneladas de equivalente carcaça por ano (USDA, 2019), a bovinocultura de corte brasileira é representada em 80% pela raça Nelore e seus cruzamentos (Oliveira, 2018). Somente a pecuária foi responsável por aproximadamente 27,4% do produto interno bruto (PIB) do agronegócio (CEPEA, 2018), valor que representou 8,7% do PIB do Brasil em 2018 (ABIEC, 2018). A grande disseminação da raça Nelore para produção de carne em sistemas de criação tropicais pode ser atribuída às suas características de adaptabilidade a diferentes condições de manejo, resistência aos parasitas, rusticidade e menor exigência de manutenção quando comparada aos animais taurinos (Assumpção et al., 2013; Sainz et al., 2006).

Apesar dos números expressivos e do grande potencial para produção de carne, os índices econômicos dos sistemas de produção de bovinos ainda estão aquém dos desejáveis, e esta é uma das razões pelas quais a pecuária de corte brasileira vem perdendo espaço para outras atividades produtivas mais rentáveis (Poll et al., 2013). Portanto, a necessidade de animais e sistemas de criação mais eficientes, especialmente que demandem menos insumos, levando a menores custos de produção, é crucial para condução de atividades produtivamente competitivas e sustentáveis (Awda et al., 2013), aumentando as oportunidades de produção estratégica e valorização nacional e internacional deste setor.

Considerando que a alimentação chega a representar 80% dos custos totais de produção, dependendo do sistema adotado, esse componente é decisivo para a eficiência do sistema (Saviotto et al., 2014). Assim, a utilização de animais mais eficientes quanto ao uso do alimento e sua conversão em proteína pode incrementar os índices econômicos do sistema de produção, uma vez que o mesmo nível de produção poderia ser alcançado com um menor volume de insumo (Lima et al., 2014; Saviotto et al., 2014).

Características como o consumo alimentar residual (CAR), o ganho em peso residual (GPR) e o consumo e ganho em peso residual (CGR) podem ser utilizadas para avaliar a eficiência alimentar, além de apresentarem baixa asso-

ciação com o peso adulto, tamanho corporal e exigência de manutenção. O CAR é obtido como a diferença entre o consumo de matéria seca (CMS) observado e o predito e o GPR é obtido como a diferença entre o ganho médio diário (GMD) observado e o predito, ambas estimadas com auxílio de uma equação de regressão. Já o CGR é obtido por meio da combinação entre o CAR e o GPR (Koch et al., 1963; Berry; Crowley, 2012). A utilização de CAR e CGR possibilita a identificação de animais com menor consumo em relação ao predito baseando-se no peso e GMD. A utilização do GPR e CGR possibilita a identificação de animais que apresentam maior ganho em relação ao predito, com base no peso e no CMS dos animais. Em outras palavras, CAR, GPR e CGR possibilitam a identificação de animais mais eficientes quanto ao uso de alimento, sem afetar o desempenho em termos de crescimento ou fertilidade (Archer et al., 1999; Arthur; Herd, 2008; Herd et al., 2002; Koch et al., 1963).

Apesar da existência de variabilidade genética, de estimativas de herdabilidade que variam de moderada a alta e da ausência de influência negativa em características de importância econômica (Arthur; Herd, 2008; Crowley et al., 2010; Olivieri et al., 2016; Santana et al., 2014c), a seleção genética para CAR, GPR e CGR tem sido limitada devido ao elevado custo e a dificuldade de mensurá-las (Lima et al., 2014; Santana et al., 2014c). Por exemplo, para o cálculo desses critérios de seleção, é necessária a mensuração do CMS individual – dificilmente acessada – que resulta na baixa adoção dessa prática em programas de seleção genética. Entretanto, a seleção para essas características resulta em animais com menor consumo de alimento para um mesmo nível de produção ou maior ganho para um mesmo nível de CMS, o que tem alto potencial de retorno econômico (Boaitey et al., 2017; Lanna; Almeida, 2004).

Considerando a difícil e onerosa mensuração de características como o CAR, o GPR e o CGR, o avanço das técnicas de sequenciamento e genotipagem viabilizaram o desenvolvimento de estudos com base em marcadores moleculares e informações genômicas, que são de grande importância para a inclusão de características relacionadas à eficiência alimentar nos programas de melhoramento genético (Berry; Crowley, 2012; Dilenzo; Lamb, 2012).

Entre as técnicas que incluem o uso de informação genômica, estão os estudos de associação genômica (GWAS – *Genome-wide Association Studies*), que permitem identificar regiões genômicas associadas às características

avaliadas. Esses estudos são possíveis a partir da utilização de marcadores moleculares, como os polimorfismos de nucleotídeo único (SNPs – *Single Nucleotide Polymorphism*), que são ferramentas utilizadas para identificação da região genômica associada ao fenótipo de interesse e que podem explicar parte considerável da variância genética aditiva das características avaliadas (Berry; Crowley, 2012; Lanna; Almeida, 2004; Rolf et al., 2012). A partir disso, a identificação de vias metabólicas e as análises funcionais podem também auxiliar no desenvolvimento de estratégias de seleção e maior compreensão da expressão fenotípica e da arquitetura genética que regem as características avaliadas, principalmente, as de alta complexidade biológica (De Los Campos et al., 2013; Lanna; Almeida, 2004; Rosa, 2015).

Outro tipo de estudo que utiliza informação molecular é a seleção genômica (GS – *Genomic Selection*), que tem como objetivo explorar o desequilíbrio de ligação (DL) entre loci de características quantitativas (QTL – *Quantitative Trait Loci*) e marcadores SNPs ao longo de todo o genoma, capturando toda ou a maior parte da variação genética responsável pela variação fenotípica das características avaliadas. Com base nos efeitos dos marcadores, é estimado o valor genético genômico dos animais (GEBV – *Genomic Estimated Breeding Values*) para a seleção dos animais para as características de interesse econômico (De Los Campos et al., 2013). A grande diferença entre GS e GWAS está associada à utilização de todos os marcadores e não apenas os de efeito significativo para a predição e a seleção genômica, como ocorre no GWAS. A avaliação de todos os marcadores presentes no genoma é importante para a seleção de características quantitativas, pois essas são influenciadas por um grande número de genes com pequeno efeito individual (De Los Campos et al., 2013; Meuwissen et al., 2001).

Como vantagens, a realização de estudos que abordam informações moleculares pode possibilitar ou mesmo acelerar a avaliação de características de difícil mensuração, como o CAR, GPR e CGR, aumentar a acurácia de predição dos valores genéticos, possibilitar a avaliação de animais ainda jovens ou mesmo na ausência de mensurações do seu próprio fenótipo ou de seus parentes, e, desta maneira, reduzir o intervalo de gerações, levando a maiores ganhos genéticos anuais (Boddhireddy et al., 2014; Pryce et al., 2014; Santana et al., 2014b, 2014c). O que possibilita avanços na área de melhoramento genético animal e outras biotecnologias, uma vez que auxiliam

no estudo aprofundado de características com baixa resposta ao processo de seleção tradicional (Boddhireddy et al., 2014; Pryce et al., 2014; Santana et al., 2014b, 2014c).

Ressalta-se que estudos genômicos para características de eficiência alimentar têm sido mais expressivos em raças taurinas, de forma que as informações obtidas podem não ser representativas para zebuínos, principal subespécie utilizada em sistemas de produção de bovinos brasileiros. Esses estudos têm como base o desequilíbrio de ligação entre marcador e uma variante causal e existem diferenças nas frequências alélicas e na extensão do DL entre as duas subespécies, além de possíveis interações entre o genoma e os QTLs (Li et al., 2009; Santana et al., 2014b). Além disso, os estudos avaliando a eficiência alimentar em bovinos Nelore tem sido conduzidos, principalmente, com populações experimentais ou poucos rebanhos e, consequentemente, com pequeno tamanho amostral (Bonamy et al., 2019; Ceacero et al., 2016; De Moraes et al., 2017; De Oliveira et al., 2014; Grion et al., 2014; Moraes et al., 2019; Olivieri et al., 2016; Polizel et al., 2018; Santana et al., 2014a). Adicionalmente, poucos são os estudos que avaliam as correlações genéticas entre características relacionadas à eficiência alimentar e outras características de importância econômica em bovinos Nelore, sobretudo com a inclusão de informação genômica (Bonamy et al., 2019; Ceacero et al., 2016; De Moraes et al., 2017; Grion et al., 2014; Moraes et al., 2019; Polizel et al., 2018; Santana et al., 2014a).

Nesse âmbito, objetivou-se abordar os critérios de seleção utilizados para seleção genética da eficiência alimentar em bovinos de corte, bem como apresentar a aplicação de ferramentas genéticas e genômicas na avaliação dessas características.

Estado da arte da seleção genética para eficiência alimentar

Considerando o aumento da demanda da produção de alimento, incluindo produtos de origem animal, aliado à busca por sistemas de produção de maior sustentabilidade econômica e ambiental, a utilização de animais mais eficientes se torna cada vez mais desejável. Nesse âmbito, a eficiência alimentar é uma importante característica a ser considerada nos sistemas de

produção de bovinos de corte, pois possibilita a identificação de animais que apresentam menor consumo de alimento em relação à quantidade de carne produzida. Com isso, é possível reduzir os custos de produção dos sistemas de bovinos de corte (Arthur et al., 2005; Arthur; Herd, 2008).

A eficiência alimentar é importante, sobretudo para bovinos, uma vez que a maior parte da energia consumida é utilizada para suprir as exigências de manutenção. Estima-se que 65% a 70% da energia metabolizável necessária para a produção de carne é destinada para as atividades basais dos animais (Ferrell; Jenkins, 1985). Assim, apesar de zebuínos terem menor exigência de manutenção que taurinos (Sainz et al., 2006), a maior parte do alimento consumido é utilizada para realização das atividades basais e não para o ganho em peso. Com isso, a redução dos custos destinados à alimentação de bovinos de corte envolve a obtenção de animais de menor demanda energética.

A utilização de animais mais eficientes reduz o impacto ambiental ao diminuir o uso de insumos e recursos naturais, bem como a intensidade de produção entérica de gases de efeito estufa e de dejetos sólidos. Tudo isso sem prejudicar o desempenho animal (Arthur; Herd, 2008; DiLorenzo; Lamb, 2012; Grion et al., 2014; Herd et al., 2002; Nkrumah et al., 2007a; Santana et al., 2012). De acordo com DiLorenzo e Lamb (2012), a seleção para eficiência alimentar, utilizando o CAR, pode reduzir 29% da intensidade de produção de esterco fresco e excreções de fósforo e nitrogênio, enquanto as emissões de metano podem ser reduzidas em até 28%.

Adicionalmente, uma maior eficiência pode contribuir com a utilização de animais mais eficientes, contribuindo para minimizar o problema de competição por áreas produtivas, pois, de acordo com Basarab et al. (2003), animais mais eficientes permitem a redução das áreas de pastejo, visto que nesses sistemas os animais consumirão menos forragem, sendo possível aumentar as taxas de lotação. O mesmo pode ser aplicado em sistemas de confinamento, pois será possível fornecer menos alimento para o mesmo nível de produção dos animais.

Em detrimento da importância econômica e ambiental das características de eficiência alimentar, os programas de melhoramento genético de bovinos de corte têm atribuído mais ênfase às características de crescimento, reprodutivas e de carcaça. Esse fato está relacionado à demanda de investimento em

estrutura e mão de obra necessária para a mensuração de informações em larga escala e estimação do valor genético para as características utilizadas como critério de seleção para eficiência alimentar. Como exemplo cita-se o CMS individual, seja em sistemas de baias individuais ou coletivas providas de equipamentos capazes de mensurar essa informação (Lanna; Almeida, 2004; Olivieri et al., 2016; Santana et al., 2014a). Contudo, o desenvolvimento de tecnologias eletrônicas, as quais permitem a mensuração do consumo individual de alimento, tem facilitado a coleta de fenótipos para eficiência alimentar em bovinos (Boaitey et al., 2017), reduzindo a demanda de mão de obra para avaliação.

Além disso, tem-se o retorno dos investimentos realizados para a construção de sistemas que possibilitam a coleta do consumo individual, por meio da seleção e da utilização de animais que consomem menos alimento e do menor gasto com alimentação (Boaitey et al., 2017; Lanna; Almeida, 2004; Silva et al., 2016). Lanna e Almeida (2004), ao avaliarem o retorno da seleção para CAR no Brasil, demonstraram que a redução de 10% do CAR equivale ao ganho genético de 0,102 kg de MS/dia, ou seja, a cada ano de seleção os animais consumiriam 13% a menos de alimento, resultando em uma economia de 64 milhões de reais ao ano.

Tradicionalmente, a conversão alimentar (CA), a eficiência alimentar (EA), o CMS e o GMD (Archer et al., 1999; Arthur; Herd, 2008) têm sido utilizados para avaliação da eficiência alimentar. A EA é definida como uma razão entre o ganho em peso e CMS, mensurada em quilograma de GMD/kg de CMS. Já a CA, é a inversa, calculada como a razão do CMS pelo GMD e mensurada em quilograma de CMS/kg de GMD (Arthur; Herd, 2008; Herd et al., 2002; Koch et al., 1963). Valores positivos e mais altos são desejáveis para EA, enquanto valores mais baixos são desejáveis para CA. A CA e a EA, por si, apresentam limitações ao serem utilizadas como critérios de seleção genética, por serem geneticamente associadas ao peso adulto, tendem a aumentar as exigências de manutenção dos animais ao longo das gerações e os custos de produção, como resposta à seleção (Berry; Crowley, 2012). O mesmo pode ser observado ao utilizar como critério de seleção o GMD e o CMS, visto que, sem ajustes, conduzem a identificação de animais de maior tamanho corporal e exigência de manutenção (Archer et al., 1999; Grion et al., 2014; Olivieri et al., 2016). Nesse contexto, o aumento do tamanho e do peso

adulto em vacas pode comprometer a eficiência reprodutiva, reduzindo o ganho no setor de cria (Moore et al., 2009).

Diante das desvantagens da utilização de características como CA, EA, CMS e GMD e na busca por características que permitam a identificação de bovinos que possam converter os alimentos consumidos em proteína animal de forma mais eficiente sem afetar negativamente características produtivas, reprodutivas e de carcaça, outras medidas têm sido propostas, como o CAR, GPR e CGR. A literatura encontrada demonstra que a seleção utilizando estes indicadores (CAR, GPR e CGR) pode elevar a eficiência alimentar e que também, não apresenta resposta correlacionada indesejável em outras características de importância econômica, enquanto apresentam correlação favorável entre si (Berry; Crowley, 2012, 2013; Koch et al., 1963; Olivieri et al., 2016; Santana et al., 2014b).

Conforme equação abaixo, o consumo alimentar residual (kg de MS/dia), proposto por Koch et al. (1963), é estimado utilizando uma equação de regressão do CMS ajustado pelo GMD e peso vivo metabólico ($PM^{0.75}$), sendo a diferença entre o CMS observado e predito, necessário para atender as exigências de manutenção e crescimento dos animais:

$$y = \beta_0 + \beta_1 GMD + \beta_2 PM^{0.75} + \varepsilon(CAR)$$

Em que: y é o consumo de matéria seca individual; β_0 é o intercepto; β_1 e β_2 são os coeficientes de regressão linear para GMD e $PM^{0.75}$, respectivamente; e ε é o erro residual, ou seja, CAR.

O CAR, GPR e CGR são estimados dentro de grupo de contemporâneos (GC). Para essa característica, o ideal é que os animais apresentem valores negativos.

O GPR (kg de GMD/dia) é obtido pela diferença entre o ganho em peso individual observado e o predito, por meio de uma equação de regressão composta pelo CMS e o $PM^{0.75}$ para manutenção, conforme abaixo (Koch et al., 1963):

$$GMD_e = \beta_0 + \beta_1 CMS + \beta_2 PM^{0.75} + \varepsilon(GPR)$$

Em que: β_0 é o intercepto, β_1 e β_2 são os coeficientes de regressão para CMS e $PM^{0.75}$, respectivamente; e ε é o erro residual, ou seja, GPR.

Para GPR, o desejado são valores positivos, indicando que os animais apresentaram maior ganho em peso que o esperado para o peso corporal e o CMS. Assim como o CAR, o GPR é baseado no CMS e independente do crescimento e do tamanho adulto. O GPR foi proposto como um critério de seleção de animais mais eficientes e que não fosse independente do ganho em peso, o que ocorre com o CAR. Essa pode ser uma das razões pelas quais o CAR não é extensamente adotado em programas de seleção, uma vez que animais de crescimento lento podem ser considerados eficientes quando apresentam CAR negativo (Berry; Crowley, 2012).

Assim como a independência do GMD pode ser um problema para o CAR, a independência do CMS pode ser uma limitação da utilização do GPR (Berry; Crowley, 2012; Ceacero et al., 2016). Dessa forma, foi proposta a obtenção de uma característica estimada como a combinação entre o CAR e o GPR, que é o CGR. Essa característica é obtida por meio da padronização do CAR e do GPR para terem variâncias iguais, seguida da soma dessas duas variáveis. Com isso, os animais com valores positivos são os mais eficientes e desejáveis (Berry; Crowley, 2012), conforme fórmula abaixo:

$$CGR = (-1) * \frac{CAR}{\sigma_{CAR}} + \frac{GPR}{\sigma_{GPR}}$$

Em que: σ_{CAR} e σ_{GPR} são os desvios-padrão do CAR e do GPR, respectivamente. Ambas as características, CAR e GPR, são funções lineares dos componentes das características: CMS, GMD e PM^{0.75}.

Para o CAR, têm sido observadas correlações genéticas de moderadas a alta com CMS, EA e CA, variando de 0,33 a 0,95. A exceção a esses valores foi observada nos estudos de Brunes et al. (2020), Moraes et al. (2019) e Torres-Vasquez et al. (2018) (Tabela 1). De maneira geral, essas estimativas de correlação demonstram que o CAR pode ser um critério de seleção genética eficaz para redução do consumo e aumento da eficiência alimentar (Arthur; Herd, 2008; Nkrumah et al., 2007a). É importante ressaltar que, dentre as características indicadoras de eficiência alimentar, o CAR é a que apresenta as maiores correlações com CMS, podendo ser observadas maiores respostas genéticas na redução do consumo com a utilização do CAR como critério de seleção.

As correlações genéticas entre CAR e GPR apresentadas variaram de -0,46 a -0,13, sendo consideradas de baixas a moderadas, o que respalda a baixa

associação entre CAR e ganho em peso. As correlações genéticas entre CAR e CGR relatadas foram de moderadas a altas (-0,90 a -0,61). Esse comportamento pode ser atribuído à utilização da primeira característica para estimação da segunda (Berry; Crowley, 2012) e indica uma resposta genética favorável na redução do consumo, frente ao aumento do ganho em peso. Mais uma vez, demonstrando que o CGR é um indicador mais harmônico para a seleção para eficiência alimentar. Em conjunto com o CAR, o GPR é utilizado para estimativa do CGR, o que resulta nas moderadas e altas correlações genéticas relatadas entre essas características.

Para CMS, as correlações genéticas com EA têm sido negativas, variando de -0,50 a -0,11 (Tabela 1) e indicando que a redução do CMS pode levar a respostas genéticas no aumento da eficiência alimentar. Entre CMS e CA, as estimativas apresentadas na literatura apresentam grande amplitude, variando de -0,12 a 0,60. Esses valores podem ser atribuídos a variações intrínsecas à população e à raça avaliada, mas também ao fato de que EA e CA são obtidas como razão apresentando maior viés de estimação (Arthur et al., 2001; Berry; Crowley, 2013; Gunsett, 1984).

Tabela 1. Correlações genéticas ± desvio-padrão ($r_g^2 \pm DP$) entre consumo alimentar residual (CAR), consumo de matéria seca (CMS), eficiência alimentar (EA), conversão alimentar (CA), ganho em peso residual (GPR), consumo e ganho residual (CGR) em bovinos de corte.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
Consumo alimentar residual				
CMS	0,73 ± 0,18	464	Angus, Charolês, Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	0,85 ± 0,08	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	0,59 ± 0,13	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	0,59 ± 0,13	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,33 ± 0,14	785	Nelore	Grión et al. (2014)
	0,95	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,75 ± 0,12	677	Nelore	de Moraes et al. (2017)
	0,61 ± 0,11	2.058	Nelore	Polizel et al. (2018)
	0,83 ± 0,04	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,82	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	0,92	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	0,76 ± 0,05	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

Continua...

Tabela 1. Continuação.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
EA	$0,68 \pm 0,08$	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	$-0,54 \pm 0,06$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
CA	$0,62 \pm 0,09$	464	Angus, Charolês, Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	$0,93 \pm 0,09$	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	$0,48 \pm 0,10$	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	$0,48 \pm 0,10$	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,49	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	$0,50 \pm 0,10$	2.058	Nelore	Polizel et al. (2018)
	$0,20 \pm 0,16$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,15	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	$0,45 \pm 0,03$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
GPR	$-0,46 \pm 0,11$	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	-0,34	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	$-0,13 \pm 0,17$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	$-0,23 \pm 0,03$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
CGR	-0,90	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	$-0,61 \pm 0,06$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Consumo de matéria seca				
EA	$-0,11 \pm 0,18$	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	$-0,50 \pm 0,05$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
CA	$0,28 \pm 0,23$	464	Angus, Charolês e Compostos	Nkrumah et al. (2007a)
	$0,60 \pm 0,26$	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	$0,38 \pm 0,11$	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	$0,38 \pm 0,11$	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,10	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	$0,10 \pm 0,04$	2.058	Nelore	Polizel et al. (2018)
	$-0,12 \pm 0,16$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	$0,32 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

Continua...

Tabela 1. Continuação.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
GPR	-0,03 \pm 0,13	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	-0,03 \pm 0,11	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,10 \pm 0,22	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	-0,12	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,19 \pm 0,16	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,13 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
CGR	-0,35 \pm 0,11	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	-0,14 \pm 0,18	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	-0,87	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,62 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Eficiência alimentar				
CA	-0,46 \pm 0,05	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
GPR	0,21 \pm 0,17	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,28 \pm 0,07	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
CGR	-0,17 \pm 0,16	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,54 \pm 0,04	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Conversão alimentar				
GPR	-0,89 \pm 0,03	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	-0,89 \pm 0,03	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	-0,95	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,92 \pm 0,04	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,58 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
CGR	-0,80 \pm 0,05	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	-0,48	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,55 \pm 0,08	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Ganho em peso residual				
CGR	0,83 \pm 0,04	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,82	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,46 \pm 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

§Carac – características; †N – número de observações.

A baixa correlação genética entre CMS e GPR confirma a independência e a ausência de resposta correlacionada da segunda característica no consumo de alimento. A variação de moderada a alta nas estimativas de correlação genética entre CGR e CMS relatada em estudos anteriores pode ser atribuída à utilização do CAR para estimação do CGR, isso porque o CAR é obtido considerando o CMS. Assim, CGR pode ser um eficaz critério de seleção para redução do CMS, porém com menor resposta correlacionada que o CAR.

As estimativas de correlações genéticas entre EA e CA, GPR ou CGR, relatadas na Tabela 1, variam de baixas a moderadas (-0,46 a 0,54). Já as correlações genéticas entre CA e GPR ou CGR variam de moderadas a altas (-0,95 a -0,48). Assim, espera-se que a seleção genética para redução da conversão alimentar resulte no aumento de GPR e de CGR, sendo esses resultados favoráveis para o sistema de produção, pois leva a obtenção de animais mais eficientes.

As estimativas de herdabilidade para CMS variaram de 0,23 a 0,64, sendo consideradas de moderadas a altas, com exceção do estudo de Cancino-Baier et al. (2019), que apresentou baixa estimativa (0,10) em bovinos Guzerá (Tabela 2). Por outro lado, as estimativas de herdabilidade de EA (0,07 a 0,47) e CA (0,06 a 0,42) variaram de baixas a moderadas. Assim, entre as medidas de eficiência alimentar, menores ganhos genéticos podem ser esperados para EA e CA.

Estudos genéticos com CAR são mais recorrentes em raças taurinas, nos quais as estimativas de herdabilidade variam de moderada a alta magnitude (0,21 a 0,62) (Archer et al., 1999; Basarab et al., 2003; Berry; Crowley, 2012; Koch et al., 1963; Mao et al., 2013; Nkrumah et al., 2007a; Savietto et al., 2014). Poucos trabalhos relatam estimativas de herdabilidade em zebuínos, sendo observados valores moderados (0,17 a 0,43) (Grion et al., 2014; Olivieri et al., 2016; Santana et al., 2014b, 2014c) (Tabela 2).

As avaliações do GPR têm sido ainda menos frequentes que o CAR. Com isso, poucas estimativas de herdabilidade têm sido relatadas para essa característica, as quais variam de 0,19 a 0,62 para taurinos (Crowley et al., 2010; Koch et al., 1963) e de 0,13 a 0,40 para zebuínos (Grion et al., 2014; Santana et al., 2012) (Tabela 2). Em animais taurinos, a herdabilidade relatada para CGR é de $0,36 \pm 0,06$, sendo um valor intermediário entre as herda-

bilidades para CAR e GPR (Berry; Crowley, 2013). Para bovinos Nelore, as estimativas de herdabilidade relatadas variam de 0,15 a 0,54 (Ceacero et al., 2016; Grion et al., 2014) (Tabela 2).

Tabela 2. Estimativas de herdabilidade e seus respectivos desvios-padrão ($h^2 \pm DP$) para consumo alimentar residual (CAR), consumo de matéria seca (CMS), eficiência alimentar (EA), conversão alimentar (CA), ganho em peso residual (GPR) e consumo e ganho em peso residual (CGR) em bovinos de corte.

§Carac	$h^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
CAR	0,28	1.324	Angus, Hereford, Shorthorn	Koch et al. (1963)
	$0,62 \pm 0,14$	760	Angus, Hereford, Limousin	Archer et al. (1999)
	$0,39 \pm 0,03$	1.180	Angus	Arthur et al. (2001)
	$0,21 \pm 0,12$	464	Angus, Charolês, Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	$0,47 \pm 0,13$	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	$0,45 \pm 0,06$	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	$0,45 \pm 0,06$	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,33	593	Nelore	de Oliveira et al. (2014)
	$0,22 \pm 0,07$	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	$0,37 \pm 0,16$	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	$0,17 \pm 0,07$	986	Nelore	Silva (2015)
	$0,24 \pm 0,06$	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	$0,18 \pm 0,05$	683	Nelore	Olivieri et al. (2016)
	$0,43 \pm 0,05$	677	Nelore	de Moraes et al. (2017)
	$0,28 \pm 0,07$	2.058	Nelore	Polizel et al. (2018)
	$0,24 \pm 0,07$	946	Nelore	Silva (2018)
	$0,40 \pm 0,07$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	$0,12 \pm 0,00$	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	$0,36 \pm 0,02$	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	$0,22 \pm 0,02$	11.448	Angus, Charolês, Composto	Zhang et al. (2020)
	$0,17 \pm 0,04$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

Continua...

Tabela 2. Continuação.

§Carac	h ² ±DP	†N	Raça	Autor
CMS	0,64	1.324	Angus, Hereford, Shorthorn	Koch et al., (1963)
	0,62 ± 0,12	760	Angus, Hereford, Limousin	Archer et al. (1999)
	0,39 ± 0,03	1.180	Angus	Arthur et al. (2001)
	0,54 ± 0,15	464	Angus, Charolês, Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	0,48 ± 0,14	468	Brangus	Lancaster et al., (2009)
	0,49 ± 0,06	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,42	593	Nelore	de Oliveira et al.(2014)
	0,60 ± 0,18	785	Nelore	Grión et al. (2014)
	0,40 ± 0,16	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,43 ± 0,08	986	Nelore	Silva (2015)
	0,47 ± 0,05	683	Nelore	Olivieri et al. (2016)
	0,36 ± 0,05	677	Nelore	de Moraes et al. (2017)
	0,46 ± 0,09	2.058	Nelore	Polizel et al., (2018)
	0,55 ± 0,08	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,10 ± 0,00	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	0,49 ± 0,07	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	0,39 ± 0,02	11.448	Angus, Charolês, Composto	Zhang et al. (2020)
EA	0,23 ± 0,04	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
	0,36	1.324	Angus, Hereford, Shorthorn	Koch et al. (1963)
	0,47	593	Nelore	de Oliveira et al.(2014)
	0,14 ± 0,06	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,07 ± 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

Continua...

Tabela 2. Continuação.

§Carac	h ² ±DP	†N	Raça	Autor
CA	0,42 ± 0,13	760	Angus, Hereford, Limousin	Archer et al., (1999)
	0,29 ± 0,04	1.180	Angus	Arthur et al. (2001)
	0,41 ± 0,15	464	Angus, Charolês, Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	0,29 ± 0,12	468	Brangus	Lancaster et al., (2009)
	0,30 ± 0,06	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	0,30 ± 0,06	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,39	593	Nelore	de Oliveira et al.(2014)
	0,19 ± 0,07	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	0,31 ± 0,11	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,11 ± 0,06	986	Nelore	Silva (2015)
	0,13 ± 0,06	683	Nelore	Olivieri et al. (2016)
	0,19 ± 0,06	2.058	Nelore	Polizel et al., (2018)
	0,20 ± 0,06	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,06 ± 0,07	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	0,09 ± 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
GPR	0,62	1.324	Angus, Hereford, Shorthorn	Koch et al., (1963)
	0,45 ± 0,05	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al., (2010)
	0,28 ± 0,06	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,13 ± 0,07	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	0,40 ± 0,14	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,19 ± 0,06	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,19 ± 0,06	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,17 ± 0,05	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
CGR	0,36 ± 0,06	2.605	<i>Bos taurus</i>	Berry e Crowley (2012)
	0,19 ± 0,08	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	0,54 ± 0,17	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,15 ± 0,05	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,20 ± 0,05	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

§Carac – características; †N – número de observações.

Apesar do moderado sinergismo entre as características de eficiência alimentar (Tabela 1), estas apresentam diferentes bases genéticas e podem levar a diferentes respostas na melhoria da eficiência alimentar. Considerando os diferentes sistemas de produção de bovinos, a escolha do critério de seleção para eficiência alimentar mais adequado vai depender do sistema e do objetivo de produção. Enquanto o CAR pode ser um critério de seleção efetivo para redução do consumo e indicado para ser utilizado em sistemas de produção com baixa oferta de alimento, o CGR permite a seleção de animais de baixo consumo e maior ganho em peso residual e é indicado para sistemas mais intensivos de produção.

O cálculo do CAR atribui independência fenotípica do peso adulto, do tamanho corporal e da taxa de crescimento, o que corrobora as baixas correlações genéticas relatadas entre essas características (Tabela 3). A equação faz do CAR um dos melhores índices para eficiência alimentar, pois leva em consideração o desempenho previsto e o ajuste do peso metabólico do indivíduo, além de indicar a variação genética da utilização de nutrientes (Basarab et al., 2003). Tem sido demonstrado que animais mais eficientes avaliados pelo CAR em idades jovens, como a desmama, também apresentam CAR negativo em idades mais avançadas (Arthur et al., 2005; Arthur; Herd, 2008; Herd et al., 2002).

Tabela 3. Correlações genéticas \pm desvio-padrão ($r_g^2 \pm DP$) entre características de crescimento e eficiência alimentar em bovinos de corte.

[§] Carac	$r_g^2 \pm DP$	[†] N	Raça	Autor
Consumo alimentar residual				
PN	0,00 \pm 0,12	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,02 \pm 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P120	0,06 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P200	0,25 \pm 0,14	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P210	-0,36 \pm 0,15	785	Nelore	Grión et al. (2014)
P240	0,07 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P365	0,22 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P400	-0,02 \pm 0,14	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P450	0,19 \pm 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P600	0,15 \pm 0,11	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)

Continua...

Tabela 3. Continuação.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	°N	Raça	Autor
PM ^{0,75}	0,33 ± 0,29	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	-0,20 ± 0,15	785	Nelore	Grimon et al. (2014)
	0,18 ± 0,07	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,40	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	-0,07	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
GMD	0,04 ± 0,32	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	-0,53 ± 0,10	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	0,06 ± 0,19	785	Nelore	Grimon et al. (2014)
	0,11	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,13 ± 0,27	945	Nelore	de Moraes et al. (2017)
	-0,19 ± 0,05	2.058	Nelore	Polizel et al. (2018)
	0,34 ± 0,13	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,44	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	0,61	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
Consumo de matéria seca				
PN	0,20 ± 0,10	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,23 ± 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P120	0,32 ± 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P200	0,68 ± 0,09	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P240	0,36 ± 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P365	0,56 ± 0,08	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P400	0,42 ± 0,11	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P450	0,56 ± 0,08	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P600	0,61 ± 0,07	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
PM ^{0,75}	0,56 ± 0,22	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	0,37 ± 0,04	785	Nelore	Grimon et al. (2014)
	0,82 ± 0,05	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,67 ± 0,07	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,50	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)

Continua...

Tabela 3. Continuação.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
GMD	$0,77 \pm 0,15$	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	$0,63 \pm 0,03$	785	Nelore	Gron et al. (2014)
	0,76	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	$0,83 \pm 0,06$	8.078	Nelore	Ceacero et al., (2016)
	$0,46 \pm 0,10$	2.058	Nelore	Polizel et al. (2018)
	$0,72 \pm 0,08$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,40	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
Eficiência alimentar				
PN	$-0,07 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P120	$0,09 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P240	$0,16 \pm 0,01$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P365	$0,40 \pm 0,04$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P450	$0,19 \pm 0,03$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Conversão alimentar				
PN	$-0,09 \pm 0,15$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	$0,08 \pm 0,04$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P120	$0,09 \pm 0,03$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P200	$0,05 \pm 0,18$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P240	$0,23 \pm 0,01$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P365	$0,24 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P400	$0,10 \pm 0,17$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P450	$0,18 \pm 0,03$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P600	$-0,12 \pm 0,15$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
PM ^{0,75}	$-0,29 \pm 0,32$	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	$-0,21 \pm 0,17$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
GMD	$-0,36 \pm 0,31$	468	Brangus	Lancaster et al. (2009)
	-0,57	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	$-0,40 \pm 0,09$	2.058	Nelore	Polizel et al. (2018)
	$-0,69 \pm 0,09$	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)

Continua...

Tabela 3. Continuação.

[§] Carac	$r_g^2 \pm DP$	[†] N	Raça	Autor
Ganho em peso residual				
PN	0,19 \pm 0,15	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,17 \pm 0,05	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P120	0,15 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P200	-0,06 \pm 0,18	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P210	0,21 \pm 0,22	785	Nelore	Grion et al. (2014)
P240	-0,12 \pm 0,04	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P365	-0,12 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P400	-0,12 \pm 0,17	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
P450	-0,15 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P600	0,09 \pm 0,15	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
PM ^{0,75}	0,26 \pm 0,21	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	0,21 \pm 0,17	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
GMD	0,82 \pm 0,05	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	0,53 \pm 0,16	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	0,81 \pm 0,06	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
Consumo e ganho em peso residual				
PN	0,03 \pm 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P120	0,08 \pm 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P210	0,37 \pm 0,18	785	Nelore	Grion et al. (2014)
P240	0,16 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P365	-0,15 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P450	-0,15 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PM ^{0,75}	0,28 \pm 0,17	785	Nelore	Grion et al. (2014)
GMD	0,56 \pm 0,09	2.605	<i>Bos taurus</i>	Crowley et al. (2010)
	0,18 \pm 0,20	785	Nelore	Grion et al. (2014)
	0,20	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)

[§]Carac – características; [†]N – número de observações, PN - peso ao nascer; P120 – peso aos 120 dias de idade; P200 – peso aos 200 dias de idade; P210 – peso aos 210 dias de idade; P240 – peso aos 240 dias de idade; P365 – peso aos 365 dias de idade; P400 – peso aos 400 dias de idade; P450 – peso aos 450 dias de idade; P600 – peso aos 600 dias de idade; PM^{0,75} – peso metabólico; GMD – ganho médio diário.

Por meio da equação do GPR, é possível identificar animais que apresentem crescimento mais rápido, consumindo menos alimento que o esperado e sem apresentar diferenças no peso vivo. Esse comportamento é respaldado pela baixa correlação entre GPR e características de crescimento, como peso ajustado e peso metabólico, e pela alta correlação genética com GMD (Tabela 3).

O CGR é estimado para ser independente do tamanho adulto, possuir baixa correlação genética com características de peso (Tabela 3) e relação favorável e equilibrada entre CMS e GMD (Berry; Crowley, 2012; Ceacero et al., 2016). O CGR, assim como o CAR, apresenta independência do peso metabólico, porém, apresenta correlação fenotípica negativa com a ingestão de alimentos e positiva com ganho de peso. Assim, espera-se que a seleção realizada para CGR reduza a probabilidade de um animal de crescimento lento ter classificação favorável para eficiência alimentar, pois possibilita a identificação de animais que apresentem maiores ganhos em peso e menor consumo, sendo economicamente mais vantajosos (Berry; Crowley, 2012).

Entre as medidas de eficiência alimentar, o CMS apresentou as maiores correlações genéticas com peso corporal (0,20 a 0,82) (Tabela 3). Esse comportamento era esperado, uma vez que animais de maior tamanho corporal são também os de maior exigência de manutenção e de maior consumo. Contudo, o aumento do CMS não é desejável, em razão da sua relação direta com o aumento dos custos com alimentação e de produção, além de não levar à obtenção de animais mais eficientes. Nesse sentido, CAR, GPR e CGR podem ser critérios de seleção mais indicados para obtenção de animais mais eficientes quanto ao uso de alimento.

Conforme mencionado anteriormente, uma das desvantagens da utilização da EA e CA como critério de seleção é a correlação com peso corporal, sendo animais de maior peso corporal os de maior conversão alimentar, ou seja, menos eficientes, sobretudo para peso a maiores idades (Tabela 3).

Além das baixas correlações com as características de crescimento (Tabela 3), estudos relatam que a seleção para eficiência alimentar utilizando CAR, GPR e CGR pode levar a melhoria no desempenho de características como a musculabilidade e a conformação de carcaça (Berry; Crowley, 2012; Crowley et al., 2010; Santana et al., 2012, 2014b). Isso devido à correlação genética

favorável do CAR, GPR e CGR com algumas das características de carcaça, como área do músculo *Longissimus dorsi*, peso da carcaça e características musculares (Brunes et al., 2020; Cancino-Baier et al., 2019; Moraes et al., 2019; Retallick et al., 2014). As correlações genéticas entre GPR e CGR com área de olho de lombo (AOL), espessura de gordura subcutânea (EG) e espessura de gordura na garupa (P8) variaram de -0,12 a 0,28 em bovinos Angus e Nelore (Tabela 4).

Tabela 4. Correlações genéticas \pm desvio-padrão ($r_g^2 \pm DP$) entre características de carcaça e eficiência alimentar em bovinos de corte.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
Consumo alimentar residual				
AOL	-0,52 \pm 0,30	464	Angus, Charolês e Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	-0,38	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,70 \pm 0,20	945	Nelore	de Moraes et al. (2017)
	-0,19 \pm 0,14	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,09	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	-0,42	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	0,04 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
EG	0,35 \pm 0,30	464	Angus, Charolês e Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	0,02	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,06 \pm 0,25	945	Nelore	de Moraes et al. (2017)
	0,18 \pm 0,16	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,34	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	-0,02	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	0,13 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P8	0,17	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,42 \pm 0,21	945	Nelore	de Moraes et al. (2017)
	0,24 \pm 0,13	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,07	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	-0,02	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	0,13 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

Continua...

Tabela 4. Continuação.

§Carac	r _g ² ± DP	†N	Raça	Autor
Consumo de matéria seca				
AOL	0,40 ± 0,20	464	Angus, Charolês e Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	-0,37	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,48 ± 0,10	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	-0,05 ± 0,13	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,15	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	-0,17 ± 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
EG	0,29 ± 0,19	464	Angus, Charolês e Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	0,03	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,29 ± 0,13	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,11 ± 0,15	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,24	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	-0,05 ± 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P8	0,03	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,39 ± 0,11	8.078	Nelore	Ceacero et al. (2016)
	0,20 ± 0,12	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,01	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
	0,07 ± 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Eficiência alimentar				
AOL	-0,17 ± 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
EG	-0,04 ± 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P8	-0,12 ± 0,04	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Conversão alimentar				
AOL	0,54 ± 0,23	464	Angus, Charolês e Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	-0,19	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,05 ± 0,18	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,27 ± 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
EG	-0,29 ± 0,20	464	Angus, Charolês e Composto	Nkrumah et al. (2007a)
	-0,03	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,23 ± 0,20	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,02 ± 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

Continua...

Tabela 4. Continuação.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
P8	0,26	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,12 \pm 0,17	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,18 \pm 0,03	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Ganho em peso residual				
AOL	0,08 \pm 0,18	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,12 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
EG	0,28 \pm 0,20	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	0,05 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P8	0,24 \pm 0,17	2.200	Angus	Torres-Vasquez et al. (2018)
	-0,09 \pm 0,02	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Consumo e ganho em peso residual				
AOL	0,02	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	-0,02 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
EG	-0,03	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,07 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
P8	0,03	1.038	Nelore	Santana et al. (2014a)
	0,06 \pm 0,01	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

§Carac – características; †N – número de observações, AOL – área de olho de lombo; EG – espessura de gordura; P8 – espessura de gordura na garupa.

Por outro lado, outros estudos relataram correlações desfavoráveis entre CAR e características de carcaça, sobretudo para AOL, variando de -0,70 a 0,09 (Arthur et al., 2001; Santana et al., 2014b). Nkrumah et al. (2007a) também relataram correlação desfavorável entre CAR e EG (0,35), sendo a seleção genética para redução do CAR uma possibilidade de levar à redução da deposição de gordura na carcaça (Tabela 4). Dessa forma, a seleção para eficiência alimentar, principalmente, baseada no CAR, pode reduzir a proporção de gordura subcutânea na carcaça (Santana et al., 2012), e os animais mais eficientes tendem a apresentar carcaça com maior proporção de tecido muscular, porém mais magras e com menor grau de acabamento, devido ao CAR estar relacionado fenotipicamente com a composição corporal (Archer et al., 1999; Basarab et al., 2003; Leme; Gomes, 2007).

Sabe-se que carcaças com maior proporção de tecido muscular em relação ao tecido adiposo podem afetar negativamente a qualidade de carne, a precocidade sexual e o desempenho reprodutivo dos animais, bem como a rentabilidade do sistema, sendo esta uma limitação para adoção do CAR (Arthur et al., 2005; Awda et al., 2013; Dilozenzo; Lamb, 2012; Nkrumah et al., 2007a; Randel; Welsh, 2013).

Ainda assim, em sua maioria, a associação genética entre CAR e qualidade de carcaça e precocidade sexual, tem sido pequena (Tabelas 4 e 5). Esse fato é atribuído às diferenças na maturidade fisiológica e na curva de crescimento entre os animais avaliados, o que afeta a composição do ganho corporal, taxa de metabólica e maturidade reprodutiva (Arthur; Herd, 2008; Basarab et al., 2003; Jensen et al., 1992; Lanna; Almeida, 2004; Leme; Gomes, 2007). Portanto, para a seleção de bovinos de corte, são necessárias estratégias para aumentar a eficiência alimentar, mas sem prejudicar características de desempenho, ou associadas à qualidade final do produto (Olivieri et al., 2016).

Tabela 5. Correlações genéticas \pm desvio-padrão ($r_g^2 \pm DP$) entre características de reprodução e eficiência alimentar em bovinos de corte.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
Consumo alimentar residual				
PE365	$0,17 \pm 0,01$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE450	0,10	945	Nelore	Moraes et al. (2019)
	$-0,19 \pm 0,01$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE	0,28	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
Consumo de matéria seca				
PE365	$0,25 \pm 0,01$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE450	$0,27 \pm 0,09$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE	0,43	2.697	Guzerá	Cancino-Baier et al. (2019)
Eficiência alimentar				
PE365	$-0,17 \pm 0,07$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE450	$-0,11 \pm 0,04$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Conversão alimentar				
PE365	$0,16 \pm 0,03$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE450	$0,10 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

Continua...

Tabela 5. Continuação.

§Carac	$r_g^2 \pm DP$	†N	Raça	Autor
Ganho em peso residual				
PE365	$0,06 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE450	$0,08 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
Consumo e ganho em peso residual				
PE365	$-0,21 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE365	$-0,21 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)
PE450	$-0,24 \pm 0,02$	4.329	Nelore	Brunes et al. (2020)

§Carac – características; †N – número de observações; PE365 – perímetro escrotal aos 365 dias de idade; PE450 – peso aos 450 dias de idade; PE – perímetro escrotal.

Considerando uma possível influência negativa da seleção para eficiência alimentar no acabamento de carcaça, foi proposta a inclusão da EG na estimação do CAR e do GPR, corrigindo assim, o viés para a composição da carcaça. A inclusão da EG para ajuste do CAR e do GPR leva a menor influência da composição do ganho nas características de eficiência alimentar e, assim, reduz a correlação genética entre essas medidas com EG e a influência negativa da seleção para eficiência alimentar no acabamento de carcaça. Como vantagem adicional, quando o CAR e GPR são ajustados para EG, não são observadas diferenças nos índices reprodutivos, como a taxa de prenhez e reconcepção (Basarab et al., 2003, 2011; Mao et al., 2013). De fato, baixas correlações genéticas têm sido relatadas entre CAR, EA, CA, GPR, CGR e perímetro escrotal (-0,19 a 0,28) em bovinos Nelore e Guzerá (Brunes et al., 2020; Cancino-Baier et al., 2019; Ferreira Júnior et al., 2018; Moraes et al., 2019) (Tabela 5).

Entre EA e carcaça, as correlações genéticas observadas foram baixas (-0,17 a 0,04), indicando ausência de respostas correlacionadas entre essas características. Por outro lado, as correlações genéticas entre CA e carcaça variaram de baixas a moderadas e com grande amplitude (-0,29 a 0,54). Com base nas estimativas relatadas na literatura (Tabela 4), a seleção para redução do CA, somente, pode levar ao aumento de EG.

As correlações genéticas entre CMS e características de carcaça apresentam amplitude que varia de -0,27 a 0,48 (Tabela 4). Conforme já mencionado, as variações nas estimativas de correlação de características de eficiência ali-

mentar e carcaça podem estar relacionadas à variação na idade de mensuração e, conseqüentemente, à curva de crescimento dos animais. Ainda assim, e de maneira geral, observa-se que as correlações genéticas entre CMS e carcaça são moderadas e indicam que a seleção para aumento do CMS pode levar ao aumento do rendimento e acabamento de carcaça.

De maneira geral, as medidas relacionadas à eficiência alimentar apresentam baixas correlações genéticas com perímetro escrotal e, portanto, reduzida resposta correlacionada pode ser esperada na precocidade sexual e na fertilidade de machos em decorrência da seleção para eficiência alimentar.

Considerando as baixas a moderadas correlações genéticas entre CAR, GPR e CGR, principalmente, com características de peso e de perímetro escrotal, recomenda-se a seleção direta para CAR, GPR e CGR visando melhoria da eficiência alimentar. Com isso, é necessária a mensuração dos fenótipos para eficiência alimentar em bovinos Nelore. Ressalta-se que a seleção para eficiência alimentar deve ser realizada utilizando índices de seleção que combinem essas com outras características de importância econômica.

Apesar dos esforços na mensuração do consumo de matéria seca e da avaliação genética da eficiência alimentar, ainda é um desafio estimar o valor genético de animais jovens com alta acurácia para essas características. A utilização de estudos que englobam informações genômicas, aliada aos métodos tradicionais de melhoramento genético, pode ser uma alternativa para superar essas limitações.

Estudos genômicos e marcadores moleculares

No âmbito da genética animal, a maioria das características de importância econômica tem herança poligênica, ou seja, são controladas por grande número de genes com efeitos pequenos e variáveis. Para esse grupo de características quantitativas, os loci que afetam a sua expressão são denominados QTLs (Ferreira; Grattapaglia, 1998). A disponibilidade de marcadores moleculares permitiu que estudos mais refinados de mapeamento de características quantitativas fossem realizados, levando a identificação de QTLs (Ferreira; Grattapaglia, 1998). As técnicas de biologia molecular existentes e o sequenciamento de genomas permitiram o desenvolvimento de uma série

de marcadores moleculares, como os microssatélites, polimorfismo de DNA amplificados ao acaso (RAPD), polimorfismo de comprimento de fragmentos amplificados (AFLP), SNP, entre outros (Ferreira; Grattapaglia, 1998).

Entre esses, marcadores do tipo SNP, se mostraram mais promissores, tornando-se preferenciais sobre outros tipos de marcadores moleculares. Isso porque SNPs representam a diversidade da sequência genômica, abundância de polimorfismos no genoma, são acessados por meio de metodologia de fácil aplicação e alta automação, além do baixo custo. SNPs são polimorfismos específicos a diferenças em uma única posição no genoma, um único nucleotídeo (substituição, deleção ou inserção). A maioria dos SNPs ocorre em regiões não codificadoras do genoma, um importante subconjunto corresponde a mutações em genes que estão associados a doenças ou outros fenótipos (Turchetto-Zolet et al., 2017).

Os SNPs podem estar diretamente associados à expressão fenotípica quando eles são a mutação causal, alterando a regulação e/ou a expressão do gene, ou indiretamente associados, quando se encontram ligados à mutação causal, devido ao DL. Este, por sua vez, é uma associação não aleatória entre alelos de diferentes loci (Caetano, 2009). As informações de marcadores em DL com QTL podem ser utilizadas como fontes de variação de mérito genético e, assim, aplicadas na identificação de indivíduos candidatos a seleção, aumentando a acurácia de avaliação genética (Resende et al., 2012).

O sequenciamento do genoma bovino possibilitou o desenvolvimento de painéis de genotipagem de alta densidade e que contêm um grande número de marcadores moleculares do tipo SNP distribuídos ao longo do genoma. Com o avanço das metodologias genômicas, painéis de menor densidade e menor custo têm se tornado preferido pelos melhoristas. Apesar da menor densidade, esses painéis contêm os SNPs mais informativos, o melhor conteúdo dos painéis de maior densidade, além de boa cobertura do genoma (Geneseek, 2019). Essas informações apresentam potencial para capturar grande parte da variação genética responsável pela expressão de características (Matukumalli et al., 2009).

Métodos de predição do valor genômico e sua aplicação em características associadas à eficiência alimentar

A seleção genômica é um método que permite incluir informações de marcadores moleculares na avaliação genética dos animais, baseando-se no uso de um conjunto denso de marcadores, geralmente SNPs, que cobre todo o genoma e possibilita a estimação dos efeitos desses marcadores ou de cada segmento contido entre dois marcadores nas características de interesse econômico e emprego dessa informação na seleção de reprodutores. A GS contempla três etapas: (1) estimação e validação do modelo de predição; (2) predição dos valores genéticos dos candidatos à seleção; e (3) seleção dos genótipos baseados nas predições (Meuwissen et al., 2001; Resende, 2010). Para tal, uma população (de referência) com dados de fenótipos e genótipos conhecidos é utilizada para estimar uma equação de predição dos efeitos dos marcadores de DNA simultaneamente, combinando informações fenotípicas. Essas equações de regressão entre fenótipos e genótipos que permitem estimar o efeito da substituição dos alelos de cada marcador em cada característica avaliada (Meuwissen et al., 2013). Esta equação composta pela combinação dos genótipos para cada SNP e as estimativas dos efeitos dos marcadores são, então, utilizadas para prever GEBVs de animais de outra população (a de validação), com informação genotípica, mas que não precisam necessariamente possuir dados fenotípicos. Após validada, esta equação pode ser utilizada para prever o GEBVs dos candidatos à seleção. Assim, a soma de todos os efeitos dos SNPs é utilizada como preditor do mérito genético dos animais avaliados (Meuwissen et al., 2001; Resende, 2010).

Apesar de muitos marcadores terem sido associados à eficiência alimentar, ainda não foram descritos marcadores e genes com alta influência para essas características (Meuwissen et al., 2013; Sherman et al., 2009; Sherman et al., 2010), o que é justificado pela natureza poligênica dessas características, influenciadas por muitos genes de efeito pequeno. Nesse sentido, a combinação dos marcadores moleculares, considerando as regiões genômicas de alto e baixo efeito, para predição genômica, pode ter maior potencial para explicar a variância genética de características poligênicas, aumentando a acurácia de avaliação.

Ao combinar informações fenotípicas, genômicas e de pedigree, é possível aumentar a acurácia de avaliação dos animais, principalmente, para características que se expressam em um único sexo, de forma tardia, de alto custo de mensuração e/ou que apresentam baixa herdabilidade. Além disso, a GS possibilita conhecer a arquitetura genética das características e a seleção de animais jovens, antecipando o processo de seleção e reduzindo o intervalo de gerações, além de, geralmente, diminuir os custos de avaliação e aumentar o ganho genético (Vanraden, 2008). Outra vantagem da GS é a predição do mérito genético dos animais ainda jovens, mesmo daqueles que não tenham seus próprios fenótipos ou o de parentes mais próximos (Meuwissen et al., 2013). Assim, a seleção genômica permite otimizar o ganho genético de várias características de importância econômica e de difícil mensuração, incluindo-as como rotina de avaliação em programas de seleção e intensificando o uso de animais geneticamente superiores, mesmo aqueles ainda jovens (Carvalho et al., 2014).

Tanto a metodologia adotada para a estimação dos efeitos dos marcadores quanto para a validação e os pseudofenótipos utilizados como variáveis respostas nas equações de predição são de extrema importância para a acurácia de predição dos GEBVs e seleção dos animais (Vanraden, 2008). Vários métodos utilizados para estimar os efeitos dos marcadores foram propostos com o objetivo de identificar o que apresenta maior habilidade de predição dos valores genômicos para as características avaliadas. No entanto, não há consenso em relação à metodologia mais adequada para cada característica, uma vez que esta é condicionada à característica avaliada. A habilidade de predição é dependente da distribuição dos efeitos dos QTLs, da quantidade de informação fenotípica na população de referência, densidade e tipo de marcadores utilizados, herdabilidade e arquitetura genética da característica, entre outros (Meuwissen et al., 2001, 2013; Vanraden, 2008).

Os métodos de predição genômica variam em relação à distribuição *a priori* dos efeitos dos marcadores, que podem ser obtidos assumindo que todos os SNPs contribuem igualmente para a variação genética (GBLUP), ou assumindo que a distribuição prévia dos efeitos dos marcadores e/ou QTLs não segue distribuição normal (métodos bayesianos). Entre os métodos bayesianos, no BayesA, assume-se variância heterogênea e a probabilidade do efeito do SNP (π) tratada como zero para que nenhum SNP tenha efeito nulo.

No BayesB, assume-se que parte dos SNPs sem efeito com probabilidade π e uma fração de efeito com probabilidade $1-\pi$ com variância heterogênea (Meuwissen et al., 2001). No BayesC, assume-se que parte dos SNPs sem efeito com probabilidade π e uma fração de efeito com probabilidade $1-\pi$ com variância homogênea binomial. No método BayesC π , assume-se variância comum para todos os SNPs, *prioris* não informativas, e π estimado a partir dos dados (Habier et al., 2011). No LASSO bayesiano, assume-se uma distribuição exponencial dupla próxima de zero e com variâncias individuais (Park; Casella, 2008). No método BayesR, os efeitos dos SNPs são derivados de uma mistura de quatro distribuições normais, variando de 0% a 1% da variância genética aditiva (Erbe et al., 2012).

Atualmente, a maioria dos estudos de GS tem sido focada na comparação de metodologias quanto à habilidade de predição dos GEBVs. No estudo de Pryce et al. (2012), foram realizadas predições genômicas para CAR em 2 mil novilhas de corte e leiteiras e os autores encontraram uma vantagem na acurácia das predições genômicas obtidas usando modelos bayesianos (0,31 a 0,37), como o BayesA, sobre o GBLUP. Os autores levantaram a hipótese de que os métodos bayesianos devem fornecer maior acurácia de predição quando alguns SNPs estão em DL com QTL de efeito moderado a grande. Além disso, métodos frequentistas exigem um maior número de informações para atingir a mesma acurácia de predição que os métodos bayesianos (Meuwissen, 2009). Além disso, base de dados com informação de pedigree ausente, a predição genômica utilizando métodos frequentistas pode ser comprometida, aumentando o viés, levando a problemas de convergência e incompatibilidade entre as matrizes genômicas e de pedigree (Misztal et al., 2013).

Chen et al. (2013) utilizaram três métodos estatísticos (BLUP, GBLUP e BayesB) para a predição genômica de CAR em 522 bovinos Angus e 395 bovinos Charolês. Considerando a raça Angus como população de treinamento e validação, os autores reportaram acurácias de 0,58; 0,54 e 0,53 para os modelos GBLUP, BLUP e BayesB, respectivamente. Considerando a raça Charolês como população de treinamento e validação, os autores reportaram acurácias de 0,64, 0,62 e 0,38 para os modelos BayesB, GBLUP e BLUP, respectivamente. A superioridade do método GBLUP em relação ao método BLUP tradicional foi atribuída à capacidade do primeiro método em capturar

o DL entre o QTL e os marcadores, além da melhor captura da relação genética em comparação à matriz de parentesco baseada apenas no pedigree. Já as diferenças entre os métodos BayesB e GBLUP são atribuídas à arquitetura genética da característica, visto que o BayesB pode apresentar maior habilidade de predição que o GBLUP quando existem QTLs de maior efeito influenciando a característica. Já o GBLUP apresenta predições com maior acurácia para características com grande número de QTLs de efeito pequeno (Chen et al., 2013). Assim, raças de diferentes tipos biológicos e com arquiteturas distintas também podem se adequar melhor a diferentes métodos de predição genômica.

Bolormaa et al. (2013a), avaliando a acurácia de predições genômicas para características de eficiência alimentar (CAR, CMS, GMD) em 10.181 animais *Bos taurus*, Brahman, compostos e cruzados, utilizando BayesR e GBLUP, observaram acurácia média de 0,27, considerando todas as raças e características avaliadas, sendo os valores obtidos por BayesR, em média, 0,03 maiores do que as acurácias obtidas com GBLUP e essa superioridade chegou até 0,23. É importante ressaltar que Bolormaa et al. (2013a) mencionam que BayesR foi capaz de detectar, em sua maioria, os mesmos loci detectados por GWAS, mas possivelmente com maior precisão no mapeamento e com maior efeito atribuído a SNPs próximos das mutações causais. Além disso, foi demonstrado que características com grande número de registros fenotípicos e genotípicos, bem como alta herdabilidade, apresentaram maior acurácia para os GEBVs (Bolormaa et al., 2013a).

Avaliando 761 bovinos da raça Nelore, Silva et al. (2016), comparando os métodos BLUP tradicional, GBLUP, GBLUP passo único (ssGBLUP – *single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction*) e BayesC π para características CAR, GMD, CA e CMS em bovinos Nelore, apresentaram acurácias médias variando de 0,10 a 0,58 por meio do método BLUP. As acurácias variaram de 0,09 a 0,48 usando GBLUP, de 0,06 a 0,49 usando BayesC π e de 0,22 a 0,49 usando ssGBLUP. Foi observado que o ssGBLUP forneceu predições de maior acurácia do que os métodos de múltiplas etapas, principalmente, para características de baixa herdabilidade. Os autores atribuíram esses resultados à inclusão de animais que apresentam apenas informações fenotípicas, em combinação com animais que possuem informações genotípicas e fenotípicas, por meio da matriz combinada com informações genômicas e de

pedigree. Isso porque ssGBLUP considera as informações das relações de parentesco entre os animais, ao invés de considerar o animal de forma individual, o que resultou em um aumento de 15% na acurácia de predição. Assim, ssGBLUP pode ser indicado para populações que possuem animais genotipados e não genotipados, visto que esse método utiliza todas as informações disponíveis (Lourenco et al., 2014), possibilitando a predição genômica de animais que não possuem fenótipo. Outra característica do ssGBLUP que pode ter levado a essa superioridade é que este método não necessita de pré-processamento dos fenótipos, comparados a métodos de múltiplos passos, considerando toda a estrutura da população para estimar os GEBVs (Lourenco et al., 2014).

No estudo de Silva et al. (2016), foi observado maiores acurácias de predição para características de maior herdabilidade, o que também foi constatado por Bolormaa et al. (2013a). Os resultados apresentados demonstram que a inclusão de informações dos marcadores pode aumentar a acurácia de predição, em relação ao BLUP tradicional, principalmente para características de baixa herdabilidade como o CAR, o que corrobora com os resultados apresentados por Chen et al. (2013). Silva et al. (2016) também destacaram que a predição genômica usando BayesC π apresentam valores precisos, principalmente para características de baixa herdabilidade (CAR=0,17 e CA=0,11).

Assim, diversos fatores intrínsecos à característica, ao método escolhido e às informações (fenótipo e/ou genótipo) disponíveis podem afetar a habilidade de predição dos modelos genômicos. Quando grandes populações que informações de fenótipo e genótipo para a maior parte dos animais estão disponíveis, os métodos de predição genômica frequentistas e bayesianos podem apresentar similaridade quanto à acurácia de viés de predição (Meuwissen, 2009). Associado a estrutura e a disponibilidade dos dados, características poligênicas que são afetadas por muitos genes de pequeno efeito podem apresentar similaridade na habilidade de predição de diferentes métodos (De Los Campos et al., 2013).

O uso de informação genômica para estimar os valores genéticos dos animais é uma alternativa viável para obter maior acurácia na identificação de animais com maior eficiência de utilização. Porém, em função do limitado número de estudos com bovinos Nelore e da importância da eficiência alimentar sobre os índices econômicos e produtivos em sistemas de produção de bovinos, é

primordial a avaliação da metodologia adequada para definição de equações de predição dos GEBVs para eficiência alimentar, considerando a estrutura e as informações disponíveis para as características avaliadas.

Estudos de associação genômica ampla e sua aplicação em características associadas à eficiência alimentar

Por meio dos estudos de GWAS, tem-se a exploração de loci ou de regiões genômicas, cujas variações dos marcadores possibilitam associar à variância genética aditiva e a diferenças fenotípicas entre os animais. Esse tipo de estudo tem como pressuposição o desequilíbrio de ligação entre pelo menos um marcador e um polimorfismo de efeito maior (ou QTLs) responsável por uma proporção da variação genética e da fenotípica observada (Hu et al., 2016; Oliveira, 2015). Para esse fim, estima-se a correlação entre a variação genotípica observada em um marcador ou gene candidato e a variação de uma característica avaliada, sendo a correlação significativa, quando há DL entre o marcador e o locus (Resende et al., 2012; Wang et al., 2005). Ressalta-se que, em sua maioria, características de interesse para sistemas de produção de bovinos apresentam base genética complexa, sendo influenciadas por grande número de loci de pequeno efeito (De Los Campos et al., 2013). Dessa forma, várias regiões genômicas podem ser identificadas associadas à expressão fenotípica de características, possibilitando a incorporação dessas informações nas avaliações dos animais (Barendse et al., 2007; Bolormaa et al., 2011; De Oliveira et al., 2014; Gomes et al., 2013; Mujibi et al., 2011; Nkrumah et al., 2007a; Olivieri et al., 2016; Rolf et al., 2012; Santana et al., 2014a; Santos, 2018; Seabury et al., 2017; Sherman et al., 2009; Tizioto, 2014; Wang et al., 2005).

A utilização de métodos estatísticos capazes de detectar com precisão as associações genômicas é o ponto crítico da realização de estudos de GWAS, principalmente, porque realizam-se a comparação de centenas de milhares de SNPs, um a um, o que aumenta as taxas de falsos positivos ou erro tipo I (Chan et al., 2009).

Metodologias que consideram a avaliação simultânea de todos SNPs tornaram-se promissoras para estudos de GWAS, devido a simplicidade de aplicação e alta acurácia, sendo amplamente utilizados em estudos com bovinos, tal como o ssGBLUP (Wang et al., 2012a). A principal vantagem de métodos *single-step* é a possibilidade de combinar simultaneamente em uma única etapa todas as informações disponíveis, que são os fenótipos, os pedigrees e os genótipos (marcadores SNPs) e utilizar, inclusive, animais sem genótipos para compor também a matriz de parentesco genômica, ao invés de matriz clássica baseada apenas no pedigree. A partir desse método, a inclusão de animais não genotipados nas análises pode aumentar a acurácia de identificação de QTL associados às características avaliadas (Misztal et al., 2009). Esse método gera soluções de equações de modelos mistos que serão utilizadas para investigar as regiões genômicas potencialmente envolvidas com a expressão fenotípica da característica avaliada (Wang et al., 2012b).

O ssGBLUP baseia-se no modelo infinitesimal, que assume igual variância para todos os efeitos dos SNPs (Wang et al., 2012b). Entretanto, com a possibilidade de contabilizar efeitos distintos para cada marcador, foi proposto o ssGBLUP ponderado (WssGBLUP - *Weighted single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction*), que também combina informações de fenótipos dos animais genotipados e não genotipados, bem como dos seus pedigrees. Além disso, esse método elimina a necessidade de calcular pseudofenótipos e atribuem pesos diferentes para os marcadores, de acordo com sua suposta relevância, por meio de um processo iterativo que atualiza as soluções dos efeitos dos SNPs e melhora a detecção de QTLs (Wang et al., 2012a, 2014).

Assim, como em métodos bayesianos, o WssGBLUP permite identificar QTLs com efeitos pequenos a grandes, resultando em maior precisão na estimativa dos efeitos dos SNPs. Os GEBVs dos animais genotipados obtidos pelo ssGBLUP são convertidos para os efeitos dos SNPs e, portanto, as associações com o fenótipo em questão podem ser estudadas. Nesse contexto, uma outra vantagem do WssGBLUP é a possibilidade de trabalhar com janelas de SNP, uma vez que SNPs consecutivos nos GWAS podem ter mais sucesso na identificação QTLs em comparação com a análise de SNPs individualmente, por causa do DL (De Los Campos et al., 2013). Por isso, é um método adequado para características complexas, como as quantitativas, para análise de múltiplas características ou para situações em que há muitos animais com

fenótipo disponível, mas poucos genótipos- comuns em populações comerciais (Wang et al., 2012a, 2014).

Recentemente, o número de estudos de associação genômica com características associadas à eficiência alimentar em bovinos tem aumentando, principalmente utilizando raças taurinas, possibilitando a identificação de diversas regiões cromossômicas associadas à essas características.

Barendse et al. (2007) avaliaram 189 touros de sete raças diferentes (Angus, Brahman, Belmont Red, Hereford, Murray Grey, Santa Gertrudis e Shorthorn), encontrando 161 SNPs que representam 141 regiões do genoma bovino relacionadas com o CAR. Nkrumah et al. (2007b), avaliando 400 bovinos das raças Angus, Charolês e cruzados, identificaram QTLs localizados nos cromossomos 1, 5, 7, 8, 12, 16, 17 e 26 associados ao CAR; nos cromossomos 5, 6, 7, 11, 14, 16, 17, 18, 19 e 28 associados à GMD; nos cromossomos 1, 3, 15, 17, 18, 20 e 26 para CMS; e nos cromossomos 3, 5, 7, 11, 16, 17, 22, 24 e 28 associados à EA. Sherman et al. (2009), avaliando 400 bovinos das raças Angus, Charolês e animais compostos, encontraram 19 cromossomos contendo QTLs associados ao CAR, 12 associados à CA e 4 associados ao CMS. Sherman et al. (2010), avaliando 2.663 bovinos *Bos taurus* e compostos, encontraram 23 SNPs significativamente associados com o CAR, formando um painel de SNPs que teve efeito significativo na eficiência alimentar, explicando 36,5% da variação do CAR para essa população e em regiões semelhantes aquelas apresentadas por Barendse et al. (2007) e Sherman et al. (2009).

Bolormaa et al. (2011) avaliaram associações genômicas para CAR, peso corporal e altura de garupa em diferentes grupos genéticos (*Bos indicus*, *Bos taurus* e *B. indicus* x *B. taurus*), utilizando dados de genótipos dos SNPs obtidos com painéis de 10K e 50K. Nesse estudo, os autores encontraram 27 marcadores SNP significativos ($p < 0,001$) para CAR em 24 cromossomos, em todas as raças e em ambos os painéis. Dos achados de Bolormaa et al. (2011), os SNPs mais significativos foram detectados nos *Bos taurus autosomes* (BTAs) 3, 5, 7 e 8. Os SNPs detectados nos BTAs 8, 11, 17, 18, 21, 22, 24, 25 e 26 por Bolormaa et al. (2011) estão próximos aos relatados por Sherman et al. (2009) e Nkrumah et al. (2007b) associados à CAR.

Mujibi et al. (2011), avaliando 728 bovinos compostos e das raças Angus e Charolês, encontraram 34, 35 e 44 SNPs associados ao CAR, GMD e CMS, que explicaram 16,1%, 17,1% e 7,29% da variância fenotípica, respectivamente. Avaliando 3.887 novilhos da raça Angus, Rolf et al. (2012) encontraram 66, 53 e 68 SNPs associados ao CAR, CMS e GMD, que explicaram 62,69%; 54,12% e 55,13% da variância genética aditiva, respectivamente. Seabury et al. (2017), trabalhando com características de crescimento e eficiência alimentar para 698 animais das raças Angus, Hereford e SimAngus, detectaram 14 regiões genômicas para as características de CAR, CMS, GMD e peso metabólico.

Santana et al. (2014b), avaliando a associação genômica com CMS e CAR em 720 bovinos Nelore, identificaram dois SNPs localizados nos cromossomos 8 e 21 associados ao CAR, 10 SNPs localizados nos cromossomos 3 e 10 associados ao GMD e três SNPs localizados nos cromossomos 4, 8 e 14 associados ao CMS, respectivamente. Regiões genômicas associadas ao CAR semelhantes às relatadas por Santana et al. (2014b) também foram relatadas por Bolormaa et al. (2011; 2013b), Sherman et al. (2009) e Nkrumah et al. (2007b) em animais taurinos.

Olivieri et al. (2016), avaliando características de eficiência alimentar em 896 bovinos Nelore, encontraram oito janelas, composta por 10 SNPs consecutivos, que explicaram mais de 1% da variância genética aditiva associadas ao CMS, 12 janelas para CAR, 14 para eficiência alimentar e 18 janelas para GMD. Para GMD, as regiões genômicas significativas estavam localizadas nos BTAs 1, 3, 5, 6, 10, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 25 e 27. Para CAR, as regiões genômicas significativas estavam presentes nos BTAs 1, 4, 7, 8, 10, 11, 18, 20, 21, 22 e 27. Para CMS, as regiões genômicas significativas estavam presentes nos BTAs 4, 9, 11, 15, 18 e 22 (Olivieri et al., 2016).

Avaliando 593 bovinos Nelore, de Oliveira et al. (2014) identificaram seis (BTAs 1, 3, 7, 9, 14 e 16), três (BTAs 9, 13 e 24), quatro (12, 15, 18 e 20), quatro (BTAs 1, 2, 9 e 14), e quatro (9, 11, 18 e 21) janelas genômicas de um Mb que representavam mais de 1,0% da variância genética associadas à GMD, CMS, CA, EA e CAR, respectivamente. Neste estudo, a quantidade de variação genética explicada por janelas individuais de QTL para características de eficiência alimentar variou de 0,5% a 9,07%.

Avaliando duas populações com um total de 1.137 bovinos Nelore de programas de avaliação genética (Instituto de Zootecnia e Nelore Qualitas), Santos (2018) identificou regiões genômicas (100 SNPs consecutivos) localizados nos cromossomos 1, 5, 6, 7,8, 10, 13 e 14, que explicaram 23,15% e 16,45% da variância genética para CA, no Instituto de Zootecnia (IZ) e Qualitas, respectivamente. Para CAR, Santos (2018) identificou 18 regiões que explicaram 17,73% e 7,98% da variância genética aditiva nos rebanhos IZ e Qualitas, respectivamente. Para CMS, Santos (2018) identificou 14 regiões que explicaram 17,42% e 16,49% da variância genética nas populações IZ e Qualitas, respectivamente. Para EA, Santos (2018) identificou 10 regiões localizadas que explicaram 26,07% e 9,06% da variância genética aditiva no IZ e Qualitas, respectivamente.

QTLs e regiões genômicas relatadas na literatura indicam algumas das regiões específicas de baixo efeito que controlam fenótipos para CAR e outras características associadas à eficiência alimentar. Contudo, poucos são os GWAS que avaliaram GPR e CGR. Além disso, diferentes regiões genômicas têm sido associadas com as mesmas características em diferentes populações (Barendse et al., 2007; Bolormaa et al., 2011; De Oliveira et al., 2014; Nkrumah et al., 2007b; Olivieri et al., 2016; Santana et al., 2014a; Santos, 2018; Sherman et al., 2009; Sherman et al., 2010). Essas diferenças estão relacionadas às variações entre raças e ao desequilíbrio de ligação entre SNPs e variáveis causais (Tizioto et al., 2013) ou até devido às falsas associações entre fenótipos ocasionadas pelo pequeno número de amostras disponíveis nos estudos (Dekkers, 2004; Mujibi et al., 2011).

As regiões genômicas já identificadas associadas à eficiência alimentar podem ser utilizadas em estudos futuros de mapeamento fino, desenvolvimento de modelos genômicos com a incorporação de variações causais e no desenvolvimento de painéis de SNPs personalizados.

Os resultados obtidos por GWAS indicam que a seleção para essas características pode ser realizada de forma eficaz e sem promover uma resposta correlacionada no tamanho adulto ou taxa de crescimento, visto que os SNPs associados às características indicadoras de eficiência alimentar, muitas vezes, diferem das demais características de importância econômica (De Oliveira et al., 2014; Olivieri et al., 2016; Santana et al., 2014a; Santos, 2018). Após validação, os SNPs e as regiões genômicas identificados nos GWAS podem ser

utilizados para a confecção de painéis de marcadores e para estimação dos valores genéticos moleculares e diferenças esperadas nas progênies (DEPs) genômicas. Esses resultados também podem ser utilizados em estudos futuros de mapeamento fino, desenvolvimento de modelos genômicos com a incorporação de variações causais e no desenvolvimento de painéis de SNPs personalizados. Além disso, as regiões genômicas e SNPs identificados nos estudos de GWAS podem ser avaliadas em análises de enriquecimento de vias metabólicas e funcionais, identificando assim as funções dos genes associados às características de interesse (Yang et al., 2013).

Análises de prospecção de genes e enriquecimento de vias metabólicas e funcionais

Considerando que cada estudo de GWAS tem grande poder para detectar variantes relacionadas às características complexas e detectam por volta de 50 SNPs mais significativos e seus genes vizinhos, que representam apenas uma fração da variância genética (Wang et al., 2014, 2005), é importante utilizar esses resultados para a identificação de genes associados à regulação dessas características, aumentando o entendimento de mecanismos biológicos. Nos últimos anos, diferentes métodos e ferramentas foram desenvolvidos para interpretar as listas de genes oriundas de GWAS utilizando informações disponíveis nos bancos de dados biológicos (Fontanillo et al., 2011). Essa abordagem consiste, basicamente, em avaliar a frequência dos termos funcionais da lista de genes, aplicando testes estatísticos para determinar aqueles termos significativamente representados ou enriquecidos (Webber, 2011).

Para bovinos, o método comumente utilizado se baseia no proposto por Subramanian et al. (2005), conhecido como análise de enriquecimento de genes (*gene set enrichment analysis*). Esse método consiste na comparação entre uma lista de genes ordenados de acordo com sua correlação com o fenótipo e os genes descritos em uma via metabólica específica, por meio da realização de cálculos do índice de enriquecimento, níveis de significância absolutos e corrigidos para testes múltiplos. Ressalta-se que esse método foi desenvolvido inicialmente para dados provenientes de estudos de expressão gênica, em que a lista de genes é determinada por genes com expressão

diferencial em determinadas de classes de fenótipos. Entretanto, de acordo com Subramanian et al. (2005), a utilização dessa metodologia com lista de genes provenientes de estudos de GWAS tem sido bastante promissora para a formulação de hipóteses biológicas. Além disso, esse tipo de análise permite inferir a funcionalidade de uma longa lista de genes derivados dos estudos de GWAS, fornecendo interpretação dos mecanismos biológicos destes genes, informação essencial para o estudo dos processos fisiológicos que influenciam os fenótipos (Huang et al., 2009; Zhu; Stephens, 2018).

Várias ferramentas foram desenvolvidas a fim de investigar as listas de SNPs significativos enriquecidos em genes que constituem uma via metabólica ou tem regulação em comum, utilizando informações disponíveis nos bancos de dados biológicos que auxiliam na compreensão dos resultados obtidos no GWAS (Huang et al., 2009). Essas ferramentas são utilizadas para avaliar a frequência dos termos funcionais da lista de genes, aplicando testes estatísticos para determinar os termos significativamente representados ou enriquecidos (Webber, 2011). Informações provenientes de bancos como *Gene Ontology Consortium* (GO) (Ashburner et al., 2000), a Enciclopédia de Genes e Genomas de Kyoto (KEGG - *Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes*) (Kanehisa, 2002), David (2019) (Huang et al., 2009), MeSH (2019), Ensembl (Aken et al., 2016), entre outras, são utilizadas nesse contexto.

Por meio de análises que possibilitam identificar genes localizados próximo ou nos SNPs significativos detectados por GWAS, importantes genes relacionados a características associadas à eficiência alimentar já foram identificados. Barendse et al. (2007), analisando genótipos de touros de sete raças diferentes (Angus, Brahman, Belmont Red, Hereford, Murray Grey, Santa Gertrudis, e Shorthorn), encontraram genes associados ao CAR que desempenham funções relacionadas à utilização de energia na célula, incluindo processos como apoptose, canais iônicos e fluxo, transcrição, tradução, crescimento e desenvolvimento, além de genes envolvidos com a homeostase, regulação de apetite e controle de massa corpórea.

Sherman et al. (2009) também identificaram genes relacionados ao CAR em bovinos das raças Angus, Charolês e animais compostos, como o gene para o receptor do hormônio do crescimento e regiões cromossômicas que codificam proteínas associadas a moduladores de apetite (grelina e neuropeptídeo Y). Sherman et al. (2010), avaliando bovinos *Bos taurus* e compostos, en-

contraram genes associadas ao CAR com funções celulares relacionadas ao controle do ciclo celular, metabolismo e olfato. Mujibi et al. (2011), avaliando bovinos compostos e das raças Angus e Charolês, identificaram genes associados ao CAR que desempenham funções relacionadas ao metabolismo de aminoácidos, respostas imunológicas, transporte de cátions e íons, além de serem relacionados as atividades de proteínas do tipo *zinc finger* e dos componentes de membranas. Rolf et al. (2012), avaliando bovinos da raça Angus, encontraram genes associados ao CAR cujas funções estão relacionadas a processos metabólicos, crescimento e a eficiência de utilização de energia. Na pesquisa de Seabury et al. (2017), avaliando animais das raças Angus, Hereford e SimAngus, os autores identificaram genes associadas ao CAR que produz a riboflavina, relacionados a recuperação celular, além de serem associados ao metabolismo oxidativo de carboidratos, aminoácidos e ácidos graxos.

Em bovinos Nelore, Santana et al. (2014b) identificaram genes envolvidos com o CAR relacionados a processos de transporte iônico e ao gasto energético de ruminantes, semelhante ao resultado apresentado por Barendse et al. (2007). Ainda na pesquisa de Santana et al. (2014b), foi identificado um gene que codifica o hormônio leptina, associado ao controle de apetite, o gasto energético e o metabolismo da gordura e glicose. Também em bovinos Nelore, de Oliveira et al. (2014) encontraram dois genes candidatos posicionais e funcionais associados ao CAR e que desempenham funções associadas à degradação e ao *turnover* proteico, metabolismo de ácido graxo e biossíntese lipídica. Santos (2018), por meio de análises de enriquecimento funcional em bovinos Nelore, identificou genes associados ao CAR com funções relacionadas ao transporte de íons e codificação de proteínas de ligação do tipo *Zinc Fingers*, que dependem de íons de zinco para estabilidade, canais de potássio, receptores sensoriais, além de proteínas de membrana com funções biológicas associadas a processos celulares, tais como transcrição, secreção celular e transporte através de membranas. Resultados similares aos apresentados por Santos também foram observadas por Mujibi et al. (2011) em animais taurinos. Para CAR, Olivieri et al. (2016) encontraram genes que desempenham funções relacionadas ao metabolismo de insulina, receptores olfativos, transporte de íons, sistema imune e canais de cálcio.

Olivieri et al. (2016), avaliando bovinos Nelore, encontraram genes ancorados em regiões relacionadas à eficiência alimentar que codificam uma proteí-

na de ligação à guanosina trifosfato, e estão associados à ligação de íons de cálcio, à regulação de tráfego de membrana, à atividade nos canais de cálcio/potássio, à resposta ao estresse metabólico, aos processos de troca iônica, à regulação do pH, à eliminação dos ácidos produzidos pelo próprio metabolismo do organismo e ao metabolismo de carboidratos. Para CMS, Olivieri et al. (2016) relataram genes associados ao transporte de íons, paladar e receptores olfativos.

As análises funcionais realizadas para características relacionadas à eficiência alimentar revelaram diversas vias associadas a mecanismos relacionados à produção e ao gasto de energia e também às exigências de manutenção, além de outros mecanismos biológicos. Além disso, também foram identificados importantes mecanismos biológicos relacionados ao comportamento alimentar, consumo e saciedade, levando a diferenças na eficiência do uso de alimento (Barendse et al., 2007; De Oliveira et al., 2014; Mujibi et al., 2011; Olivieri et al., 2016; Santana et al., 2014a; Santos, 2018; Seabury et al., 2017; Sherman et al., 2009; Sherman et al., 2010). Apesar de essas informações serem importantes, ainda são insuficientes para elucidar todos os mecanismos que afetam a expressão fenotípica da eficiência alimentar (Gomes et al., 2013). Dessa forma, a contínua identificação desses mecanismos pode ser utilizada para melhorar a compreensão biológica das características associadas à eficiência alimentar, uma vez que indicam os processos fisiológicos que afetam as variações genéticas e sua manifestação pelo fenótipo e, assim, fornecem conhecimento sobre os componentes genéticos dessas características.

Considerações finais

O consumo alimentar residual (CAR), ganho em peso residual (GPR) e consumo e ganho residual (CGR) estão entre os critérios de seleção genética que podem ser utilizados para a seleção de bovinos mais eficientes quanto ao uso de alimento, apresentando baixas respostas em outras características de importância econômica. Assim, a seleção para melhoria da eficiência alimentar, baseada em CAR, GPR ou CGR pode não afetar o crescimento, a reprodução e a carcaça. Dessa forma, é possível incluir essas características como critério de seleção e aumentar a eficiência alimentar sem prejudicar o desempenho de bovinos de corte. Além disso, essas características apresen-

tam maior possibilidade de obtenção de ganhos genéticos em comparação à eficiência alimentar e a conversão alimentar. Considerando os diferentes sistemas de produção de bovinos, a escolha do critério de seleção para eficiência alimentar mais adequado vai depender do sistema e do objetivo de produção.

A seleção para eficiência alimentar resulta em animais de menor consumo e melhor desempenho, que são mais rentáveis para a produção de bovinos de corte. Além dos benefícios produtivos e econômicos, a seleção para eficiência alimentar traz benefícios ambientais. Contudo, esta deve ser realizada associada a outras características de importância econômica, por meio de índices de seleção, para obtenção de sistemas de produção mais eficientes.

Os métodos adequados para obtenção dos valores genômicos dependem da arquitetura genética e dos parâmetros genéticos da característica, além da população avaliada. Ainda assim, os métodos de predição genômica já avaliados para eficiência alimentar em bovinos de corte resultaram em moderadas acurácias de predição e viabilidade de utilização. A utilização de predições genômicas aliadas à avaliação genética pode aumentar a acurácia de predição do valor genético dos animais, mesmo aqueles jovens ou que ainda não apresentaram o fenótipo. Essas informações podem acelerar o ganho genético e auxiliar a inclusão de características relacionadas à eficiência alimentar de forma maciça em programas de melhoramento genético de bovinos Nelore.

Vários cromossomos e regiões genômicas de pequeno efeito associadas às características de eficiência alimentar em bovinos de corte foram relatadas na literatura. Algumas dessas regiões são semelhantes entre as características relacionadas à eficiência alimentar, atuando simultaneamente na expressão dessas. Os genes ancorados nessas regiões têm sido relatados associados, principalmente, a processos relacionados à produção e gasto de energia. Assim, este pode ser um importante mecanismo biológico relacionado à expressão fenotípica da eficiência alimentar. Essas informações auxiliam no entendimento de como se processa o controle genético de características relacionadas à eficiência alimentar, podendo contribuir para a inclusão destas no processo de seleção e servindo de base para a realização de estudos de genômica funcional.

Referências

ABIEC - ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DAS INDÚSTRIAS EXPORTADORAS. **Beef Report: perfil da pecuária no Brasil**. Brasília, DF: ABIEC, 2018.

AKEN, B. L.; AYLING, S.; BARRELL, D.; CLARKE, L.; VALERY, C.; FAIRLEY, S.; BANET, J. F.; BILLIS, K.; GIRON, C. G.; HOURLIER, T.; HOWE, K.; KAHARI, A.; KOKOCINSKI, F.; MARTIN, F. J.; MURPHY, D. N.; NAG, R.; RUFFIER, M.; SCHUSTER, M.; TANG, Y. A.; VOGEL, J.; WHITE, S.; ZADISSA, A.; FLICEK, P.; SEARLE, S. M. J. The Ensembl gene annotation system. **Database**, p. 1-19, 2016.

ARCHER, J. A.; RICHARDSON, E. C.; HERD, R. M.; ARTHUR, P. F. Potential for selection to improve efficiency of feed use in beef cattle: A review. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 50, p. 147-161, 1999.

ARTHUR, P. F.; ARCHER, J. A.; JOHNSTON, D. J.; HERD, R. M.; RICHARDSON, E. C.; PARNELL, P. F. Genetic and phenotypic variance and covariance components for feed intake, feed efficiency and other postweaning traits in Angus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 79, p. 2805-2811, 2001.

ARTHUR, P. F.; HERD, R. M.; WILKINS, J. F.; ARCHER, J. A. Maternal productivity of Angus cows divergently selected for post-weaning residual feed intake. **Animal Production Science**, v. 45, p. 985-993, 2005.

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

ASHBURNER, M.; BALL, C. A.; BLAKE, J. A.; BOTSTEIN, D.; BUTLER, H.; CHERRY, J. M.; DAVIS, A. P.; BOLINSKI, K.; DWIGHT, S. S.; EPPIG, J. T.; HARRIS, M. A.; HILL, D. P.; ISSELTARVER, L.; KASARSKIS, A.; LEWIS, S.; MATESE, J. C.; RICHARDSON, J. E.; RINGWALD, M.; RUBIN, G. Gene ontologie: Tool for the unification of biology. **Nature Genetics**, v. 25, n. 1, p. 25-29, 2000.

ASSUMPTÃO, T.; SOUZA, M. A.; AALBERTON, C.; PALLAORO, R.; KITAGAWA, C. M.; SILVA, N. A. Características reprodutivas de machos bovinos da raça Nelore da fase pré-púbere à maturidade sexual. **Revista Brasileira de Ciência Veterinária**, v. 20, n. 3, p. 148-154, 2013.

AWDA, B. J.; MILLER, S. P.; MONTANHOLI, Y. R.; VOORT, G. V.; CALDWELLT.; BUHR, M. M.; SWANSON, K. C. The relationship between feed efficiency traits and fertility in young beef bulls. **Canadian Journal of Animal Science**, v. 93, p. 185-192, 2013.

BARENDSE, W.; REVERTER, A.; BUNCH, R. J.; HARRISON, B. E.; BARRIS, W.; THOMAS, M. B. A validated whole-genome association study of efficient food conversion in cattle. **Genetics**, v. 176, n. 3, p. 1893-1905, 2007.

BASARAB, J. A.; PRICE, M. A.; AALHUS, J. L.; OKINE, E. K.; SNELLING, W. M.; LYLE, K. L. Residual feed intake and body composition in young growing cattle. **Canadian Journal of Animal Science**, v. 83, n. 2, p. 189-204, 2003.

BASARAB, J. A.; COLAZO, M. G.; AMBROSE, D. J.; NOVAK, S.; MCCARTNEY, D.; BARON, V. S. Residual feed intake adjusted for backfat thickness and feeding frequency is independent of fertility in beef heifers. **Canadian Journal of Animal Science**, v. 91, n. 4, p. 573-584, 2011.

BERRY, D. P.; CROWLEY, J. J. Residual intake and body weight gain: A new measure of efficiency in growing cattle. **Journal of Animal Science**, v. 90, n. 1, p. 109-115, 2012.

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

BOAITEY, A.; GODDARD, E.; MOHAPATRA, S.; CROWLEY, J. Feed efficiency estimates in cattle: The economic and environmental impacts of reranking. **Sustainable Agriculture Research**, v. 6, n. 2, p. 35-47, 2017.

BODDHIREDDY, P.; KELLY, M. J.; NORTHCUTT, S.; PRAYAGA, K. C.; RUMPH, J.; DENISE, S. Genomic predictions in Angus cattle: Comparisons of sample size, response variables, and clustering methods for cross-validation. **Journal of Animal Science**, v. 92, p. 485-492, 2014.

BOLORMAA, S.; HAYES, B. J.; SAVIN, K.; HAWKEN, R.; BARENDSE, W.; ARTHUR, P. F.; HERD, R. M.; GODDARD, M. E. Genome-wide association studies for feedlot and growth traits in cattle. **Journal of Animal Science**, v. 89, n. 6, p. 1684-1697, 2011.

BOLORMAA, S.; PRYCE, J. E.; KEMPER, K.; SAVIN, K.; HAYES, B. J.; BARENDSE, W.; ZHANG, Y.; REICH, C. M.; MASON, B. A.; BUNCH, R. J.; HARRISON, B. E.; REVERTER, A.; HERD, R. M.; TIER, B.; GRASER, H.-U.; GODDARD, M. E. Accuracy of prediction of genomic breeding values for residual feed intake and carcass and meat quality traits in *Bos taurus*, *Bos indicus*, and composite beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 91, n. 7, p. 3088-3104; 2013a.

BOLORMAA, S.; PRYCE, J. E.; KEMPER, K. E.; HAYES, B. J.; ZHANG, Y.; TIER, B.; BARENDSE, W.; REVERTER, A.; GODDARD, M. E. Detection of quantitative trait loci in *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle using genome-wide association studies. **Genetics Selection Evolution**, v. 45, p. 43, 2013b.

BONAMY, M.; KLUSKA, S.; PERIPOLLI, E.; DE LEMOS, M. V. E.; AMORIM, S. T.; VACA, R. J.; LÔBO, R. B.; DE CASTRO, L. M.; DE FARIA, C. U.; FERRARI, F. B.; BALDI, F. Genetic association between different criteria to define sexual precocious heifers with growth, carcass, reproductive and feed efficiency indicator traits in Nellore cattle using genomic information. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 136, p. 15-22, 2019.

BRUNES, L. C.; BALDI, F.; LOPES, F. B.; LOBO, R. B.; ESPIGOLAN, R.; COSTA, M. F. O.; MAGNABOSCO, C. U. Genetic association between feed efficiency indicator traits with growth, reproductive and carcass traits in Nellore cattle using genomic information. In: JOVENS TALENTOS 2020 - EMBRAPA ARROZ E FEIJÃO, 14., 2020, Santo Antônio de Goiás. **Anais...** Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2020.

CAETANO, A. R. Marcadores SNP: conceitos básicos, aplicações no manejo e no melhoramento animal e perspectivas para o futuro. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, p. 64-71, 2009.

CANCINO-BAIER, D. E.; MAMANI, G. C.; SANTANA, B. F.; MATTOS, E. C.; ELER, J. P.; SAINZ, R. D.; TONETTO, T.; TONETTO, V.; TONETTO, F.; QUIÑONES, J. A.; SEPÚLVEDA, N. G.; FERRAZ, J. B. S. Estimation of variance components for carcass and production traits in Guzerat cattle. **Genetics and Molecular Research**, v. 18, n. 3, p. 1-9, 2019.

CARVALHEIRO, R.; BOISON, S. A.; NEVES, A. H. R.; SARGOLZAEI, M.; SCHENKEL, F. S.; UTSUNOMIYA, Y. T.; O'BRIEN, A. M. P.; SÖLKNER, J.; MCEWAN, J. C.; VAN TASSELL, C. P.; SONSTEGARD, T. S.; GARCIA, J. F. Accuracy of genotype imputation in Nellore cattle. **Genetic Selection Evolution**, v. 46, n. 1, p. 69, 2014.

CEACERO, T. M.; MERCADANTE, M. E. Z.; CYRILLO, J. N. dos S. G.; CANESIN, R. C.; BONILHA, S. F. M.; DE ALBUQUERQUE, L. G. Phenotypic and genetic correlations of feed efficiency traits with growth and carcass traits in Nellore cattle selected for postweaning weight. **PLoS ONE**, v. 11, n. 8, p. 1-11, 2016.

CEPEA - Centro de Pesquisas Econômicas da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. **Pib do Agronegócio Brasileiro**. 2018. Disponível em: <https://www.cepea.esalq.usp.br/br/pib-do-agronegocio-brasileiro.aspx>. Acesso em: 29 jan. 2018.

CHAN, E. K. F.; HAWKEN, R.; REVERTER, A. The combined effect of SNPmarker and phenotype attributes in genome-wide association studies. **Animal Genetics**, v. 40, p. 149-156, 2009.

CHEN, L.; SCHENKEL, F.; VINSKY, M.; CREWS, D. H. Jr.; LI, C. Accuracy of predicting genomic breeding values for residual feed intake in Angus and Charolais beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 91, n. 10, p. 4669-4678, 2013.

CROWLEY, J. J.; MCGEE, M.; KENNY, D. A.; CREWS JR, D. H.; EVANS, R. D.; BERRY, D. P. Phenotypic and genetic parameters for different measures of feed efficiency in different breeds of Irish performance-tested beef bulls. **Journal of Animal Science**, v. 88, p. 885-894, 2010.

DAVID - The Database for Annotation, Visualization and Integrated Discovery. 2019. Disponível em: <https://david.ncifcrf.gov/>. Acesso em: 1 dez. 2019.

DE LOS CAMPOS, G.; HICKEY, J. M. M.; PONG-WONG, R.; DAETWYLER, H. D. D.; CALUS, M. P.L. Whole Genome Regression and Prediction Methods Applied to Plant and Animal Breeding. **Genetics**, v. 193, 2013.

DE MORAES, G. F.; ABREU, L. R. A.; FERREIRA, I. C.; PEREIRA, I. G. Genetic analysis of residual feed intake adjusted for fat and carcass and performance traits in a Nellore herd. **Ciência Rural**, v. 47, n. 02, p. 1-6, 2017.

DE OLIVEIRA, P. S. N.; CESAR, A. I. S. M.; DO NASCIMENTO, M. L.; CHAVES, A. S.; TIZIOTO, P. C.; TULLIO, R. R.; LANNA, D. P. D.; ROSA, A. N.; SONSTEGARD, T. S.; MOURAO, G. B.; REECY, J. M.; GARRICK, D. J.; MUDADU, M. A.; COUTINHO, L. L.; REGITANO, L. C. A. Identification of genomic regions associated with feed efficiency in Nelore cattle. **BMC genetics**, v. 15, n. 1, p. 100, 2014.

DEKKERS, J. C. M. Commercial application of marker and gene-assisted selection in livestock: Strategies and lessons. *Journal of Animal Science*, v. 82, p. 313-328, 2004.

DIORENZO, N.; LAMB, G. C. **Environmental and Economic Benefits of Selecting Beef Cattle for Feed Efficiency**. Gainesville: UF/IFAS Extension, 2012.

ERBE, M.; HAYES, B. J.; MATUKUMALLI, L. K.; GOSWAMI, S.; BOWMAN, P. J.; REICH, C. M.; MASON, B. A.; GODDARD, M. E. Improving accuracy of genomic predictions within and between dairy cattle breeds with imputed high-density single nucleotide polymorphism panels. *Journal of Dairy Science*, v. 95, n. 7, p. 4114-4129, 2012.

FERREIRA JÚNIOR, R. J.; BONILHA, S. F. M.; MONTEIRO, F. M.; CYRILLO, J. N. S. G.; BRANCO, R. H.; SILVA, J. A. II V.; MERCADANTE, M. E. Z. Evidence of negative relationship between female fertility and feed efficiency in Nellore cattle. *Journal of Animal Science*, v. 96, p. 4035-4044, 2018.

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. 3. ed. Brasília, DF: EMBRAPA-CENARGEM, 1998.

FERRELL, C. L.; JENKINS, T. G. Energy utilization by hereford and simmental males and females. *Animal Production*, v. 41, p. 53-61, 1985.

FONTANILLO, C.; NOGALES-CADENAS, R.; PASCUAL-MONTANO, A.; DE LAS RIVAS, J. Functional Analysis beyond Enrichment: Non-Redundant Reciprocal Linkage of Genes and Biological Terms. *PLoS ONE*, v. 6, n. 9, p. e24289, 2011.

GENESEEEK. **GeneSeek® Genomic Profiler Bovine LD**. 2019. Disponível em: https://genomics.neogen.com/pdf/ag267_ggp_bovineld.pdf. Acesso em: 13 fev. 2019.

GOMES, R. C.; SILVA, S. L.; CARVALHO, M. E.; REZENDE, F. M.; PINTO, L. F. B.; SANTANA, M. H. A.; STELLA, T. R.; MEIRELLES, F. V.; ROSSI JÚNIOR, P.; LEME, P. R.; FERRAZ, J. B. S. Protein synthesis and degradation gene SNPs related to feed intake, feed efficiency, growth, and ultrasound carcass traits in Nellore cattle. *Genetics and Molecular Research*, v. 12, n. 3, p. 2923-2936, 2013.

GRION, A. L.; MERCADANTE, M. E. Z.; CYRILLO, J. N. S. G.; BONILHA, S. F. M.; MAGNANI, E.; BRANCO, R. H. Selection for feed efficiency traits and correlated genetic responses in feed intake and weight gain of Nellore cattle. *Journal of Animal Science*, v. 92, n. 3, p. 955-965, 2014.

GUNSETT, F. C. Linear index selection to improve traits defined as ratio. *Journal of Animal Science*, v. 59, p. 1185-1193, 1984.

HABIER, D.; FERNANDO, R. L.; KIZILKAYA, K.; GARRICK, D. J. Extension of the bayesian alphabet for genomic selection. *BMC bioinformatics*, v. 12, n. 1, p. 186, 2011.

HERD, R. M.; HEGARTY, R. S.; DICKER, R. W.; ARCHER, J. A.; ARTHUR, P. F. Selection for residual feed intake improves feed conversion in steers on pasture. *Animal Production Science*, v. 24, p. 85-88, 2002.

HU, Z. L.; PARK, C. A.; REECY, J. M. Developmental progress and current status of the animal QTLdb. **Nucleic Acids Research**, v. 44, n. D1, p. 827-833, 2016.

HUANG, D. W.; SHERMAN, B. T.; LEMPICKI, R. A. Bioinformatics enrichment tools: Paths toward the comprehensive functional analysis of large gene lists. **Nucleic Acids Research**, v. 37, n. 1, p. 1-13, 2009.

JENSEN, J.; MAO, I. L.; ANDERSEN, B. B.; MADSEN, P. Phenotypic and genetic relationships between residual energy intake and growth, feed intake, and carcass traits of young bulls. **Journal of Animal Science**, v. 70, p. 386-395, 1992.

KANEHISA, M. **The KEGG database**. Novartis Foundation symposium. New York: Novartis Foundation, 2002.

KOCH, R. M.; SWIGER, L. A.; CHAMBERS, D.; GREGORY, K. E. Efficiency of feed use in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 22, p. 486-494, 1963.

LANCASTER, P. A.; CARSTENS, G. E.; CREWS JR., D. H.; WELSH JR., T. H.; FORBES, T. D. A.; FORREST, D. W.; TEDESCHI, L. O.; RANDEL, R. D.; ROUQUETTE, F. M. Phenotypic and genetic relationships of residual feed intake with performance and ultrasound carcass traits in Brangus heifers. **Journal of animal science**, v. 87, p. 3887-3896, 2009.

LANNA, D. P.; ALMEIDA, R. Residual feedintake: Um novo critério de seleção? 2004. In: SIMPÓSIO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL, 5., 2004, Pirassununga. **Anais...** Pirassununga: SBMA, 2004.

LEME, P. R.; GOMES, R. C. Características de carcaça de novilhos Nelore com diferente consumo alimentar residual. 2007. In: REUNIÓN ASOCIACIÓN LATINOAMERICANA DE PRODUCCIÓN ANIMAL, Cuzco, 2007. **Anais...** Cuzco: ALPA, 2007.

LI, Y.; WILLER, C.; SANNA, S.; ABECASIS, G. Genotype imputation. **Annual Review of Genomics and Human Genetics**, v. 10, p. 387-406, 2009.

LIMA, N. L. L.; PEREIRA, I. G.; RIBEIRO, J. S. Consumo alimentar residual como critério de seleção para eficiência alimentar. **Acta Veterinaria Brasilica**, v. 7, p. 255-260, 2014.

LOURENCO, D. A. L.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S.; AGUILAR, I.; EZRA, E.; RON, M.; SHIRAK, A.; WELLER, J. L. Methods for genomic evaluation of a relatively small genotyped dairy population and effect of genotyped cow information in multiparity analyses. **Journal of Dairy Science**, v. 97, p. 1742-1752, 2014.

MAO, F.; CHEN, L.; VINSKY, M.; OKINE, E.; WANG, Z.; BASARAB, J.; LI, C. Phenotypic and genetic relationships of feed efficiency with growth performance, ultrasound, and carcass merit traits in Angus and Charolais steers. **Journal of Animal Science**, v. 91, p. 2067-2076, 2013.

MATUKUMALLI, L. K.; LAWLEY, C. T.; SCHNABEL, R. D.; TAYLOR, J. F.; ALLAN, M. F.; HEATON, M. P.; O'CONNELL, J.; MOORE, S. S.; SMITH, T. P. L.; SONSTEGARD, T. S.; VAN TASSELL, C. P. Development and Characterization of a High Density SNP Genotyping Assay for Cattle. **PLoS ONE**, v. 4, n. 4, p. e5350, 2009.

MESH. **Use of Medical Subject Headings for Cataloging**. 2019. Disponível em: <https://wayback.archive-it.org/org-350/20191102205216/https://www.nlm.nih.gov/mesh/catpractices.html>. Acesso em: 20 out. 2020.

MEUWISSEN, T. H. E.; HAYES, B. J.; GODDARD, M. E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. **Genetics**, v. 157, n. 4, p. 1819-1829, 2001.

MEUWISSEN, T. H. E. Accuracy of breeding values of 'unrelated' individuals predicted by dense SNP genotyping. **Genetics Selection Evolution**, v. 41, p. 1-9, 2009.

MEUWISSEN, T.; HAYES, B.; GODDARD, M. Accelerating Improvement of Livestock with Genomic Selection. **Annual Review of Animal Biosciences**, v. 1, n. 1, p. 221-37, 2013.

MISZTAL, I.; LEGARRA, A.; AGUILAR, I. C. Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. **Journal of Dairy Science**, v. 92, n. 9, p. 4648-4655, 2009.

MISZTAL, I.; VITEZICA, Z. G.; LEGARRA, A.; AGUILAR, I.; SWAN, A. A. Unknown-parent groups in single-step genomic evaluation. **Journal of Animal Breeding Genetics**, v. 130, p. 252-258, 2013.

MOORE, S. S.; MUJIBI, F. D.; SHERMAN, E. L. Molecular basis for residual feed intake in beef cattle. **Journal of animal science**, v. 87, n. 14, p. 41-47, 2009.

MORAES, F. D.; ABREU, L. R. A.; TORAL, L. F. B.; FERREIRA, I. C.; VENTURA, H. T.; BERGMANN, J. A. G.; PEREIRA, I. G. Selection for feed efficiency does not change the selection for growth and carcass traits in Nellore cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 136, n. 6, p. 464-473, 2019.

MUJIBI, F. D. N.; NKRUMAH, J. D.; DURUNNA, O. N.; GRANT, J. R.; MAH, J.; WANG, Z.; BASARAB, J.; PLASTOW, G.; CREWS JR., D. H.; MOORE, S. S. Associations of marker panel scores with feed intake and efficiency traits in beef cattle using preselected single nucleotide polymorphisms. **Journal of Animal Science**, v. 89, p. 3362-3371, 2011.

NKRUMAH, J. D.; BASARAB, J. A.; WANG, Z.; LI, C.; PRICE, M. A.; OKINE, E. K.; CREWS Jr., D. H.; MOORE, S. S. Genetic and phenotypic relationships of feed intake and measures of efficiency with growth and carcass merit of beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 85, n. 10, p. 2711-2720, 2007a.

NKRUMAH, J. D.; SHERMAN, E. L.; MARQUES, E.; CREWS, D. H. Jr.; BARTUSIAK, R.; MURDOCH, B.; WANG, Z.; BASARAB, J. A.; MOORE, S. S. Primary genome scan to identify putative quantitative trait loci for feedlot growth rate, feed intake, and feed efficiency of beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 85, n. 1, p. 3170-3181, 2007b.

OLIVEIRA, F. C. **Um método para seleção de atributos em dados genômicos**. 2015. 273 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Ciências Exatas, Universidade de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2015.

OLIVEIRA, M. de. **Contribuições dos bovinos brasileiros**. Pesquisa Fapesp, 2018. Disponível em: <http://revistapesquisa.fapesp.br/2018/02/15/contribuicoes-dos-bovinos-brasileiros/>. Acesso em: 29 jan. 2019.

OLIVIERI, B. F.; MERCADANTE, M. E. Z.; CYRILLO, J. N. S. G.; BRANCO, R. H.; BONILHA, S. F. M.; ALBUQUERQUE, L. G.; SILVA, R. M. O.; BALDI, F. Genomic regions associated with feed efficiency indicator traits in an experimental Nellore cattle population. **PLoS ONE**, v. 11, n. 10, p. 1-19, 2016.

PARK, T.; CASELLA, G. The Bayesian Lasso. **Journal of the American Statistical Association**, v. 103, p. 681-686, 2008.

POLIZEL, G. H. G.; GRIGOLETTO, L.; CARVALHO, M.; ROSSI JUNIOR, P.; FERRAZ, J.B.S.; SANTANA, M. H. A. Genetic correlations and heritability estimates for dry matter intake, weight gain and feed efficiency of Nellore cattle in feedlot. **Livestock Science**, v. 214, p. 209-210, 2018.

POLL, H.; KIST, B. B.; SANTOS, C. E.; CARVALHO, C.; REETZ, E. R.; SILVEIRA, D. N. **Pronto para ir além. Anuário Brasileiro da pecuária 2013**. Santa Cruz do Sul: Gazeta Santa Cruz, 2013.

PRYCE, J. E.; ARIAS, J.; BOWMAN, P. J.; DAVIS, S. R.; MACDONALD, K. A.; WAGHORN, G. C.; WALES, W. J.; WILLIAMS, Y. J.; SPELMAN, R. J.; HAYES, B. J. Accuracy of genomic predictions of residual feed intake and 250-day body weight in growing heifers using 625,000 single nucleotide polymorphism markers. **Journal of Dairy Science**, v. 95, p. 2108-2119, 2012.

PRYCE, J. E.; WALES, W. J.; HAAS, Y.; VEERKAMP, R. F.; HAYES, B. J. Genomic selection for feed efficiency in dairy cattle. **Animal**, v. 8, n. 1, p. 1-10, 2014.

RANDEL, R. D.; WELSH, J. R. Interactions of feed efficiency with beef heifer reproductive development. **Journal of Animal Science**, v. 91, p. 1321-1322, 2013.

RESENDE, M. D. V. **Computação da Seleção Genômica Ampla (GWS)**. Colombo: Embrapa Florestas, 2010.

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

RETALLICK, K. M.; FAULKNER, D. B.; RODRIGUEZ-ZAS, S. L.; NKURUMAH, J. D.; SHIKE, D. W. Relationship among performance, carcass, and feed efficiency characteristics, and their ability to predict economic value in the feedlot. **Journal of Animal Science**, v. 91, p. 5954-5961, 2014.

ROLF, M. M.; TAYLOR, J. F.; SCHNABEL, R. D.; MCKAY, S. D.; MCCLURE, M. C.; NORTHCUTT, S. L.; KERLEY, M. S.; WEABER, R. L. Genome-wide association analysis for feed efficiency in Angus cattle. **Animal Genetics**, v. 43, n. 4, p. 367-374, 2012.

ROSA, K. O. **Análise do perfil da expressão de genes candidatos com a eficiência alimentar de animais da raça Nelore**. 2015. 70 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Jaboticabal, 2015.

SAINZ, R. D.; BARIONI, L. G.; PAULINO, P. V. R.; VALADARES FILHO, S. C.; OLTJEN, J. W. Growth patterns of nelore vs. british beef cattle breeds assessed using a dynamic, mechanistic model of cattle growth and composition. In: KEBREAB, E.; DIJKSTRA, J.; BANNINK, A.; GERRITS, W. J. J.; FRANCE, J. (Ed.). **Nutrient digestion and utilization in farm animals: modelling approaches**. Cambridge: CAB International, 2006. p. 160-170.

SANTANA, M. H. A.; ROSSI, P.; ALMEIDA, R.; CUCCO, D. C. Feed efficiency and its correlations with carcass traits measured by ultrasound in Nelore bulls. **Livestock Science**, v. 145, n. 1-3, p. 252-257, 2012.

SANTANA, M. H. A.; OLIVEIRA, G. A.; GOMES, R. C.; SILVA, S. L.; LEME, P. R.; STELLA, T. R.; MATTOS, E. C.; ROSSI, P.; BALDI, F. S.; ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S. Genetic parameter estimates for feed efficiency and dry matter intake and their association with growth and carcass traits in Nelore cattle. **Livestock Science**, v. 167, n. 1, p. 80-85, 2014a.

SANTANA, M. H. A.; UTSUNOMIYA, Y. T.; NEVES, H. H. R.; GOMES, R. C.; GARCIA, J. F.; FUKUMASU, H.; SILVA, S. L.; OLIVEIRA JUNIOR, G. A.; ALEXANDRE, P. A.; LEME, P. R.; BRASSALOTI, R. A.; COUTINHO, L. L.; LOPES, T. G.; MEIRELLES, F. V.; ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S. Genome-wide association analysis of feed intake and residual feed intake in Nelore cattle. **BMC Genetics**, v. 15, p. 1-8, 2014b.

SANTANA, M. L.; ELER, J. P.; BIGNARDI, A. B.; FERRAZ, J. B. S. Genetic associations among average annual productivity, growth traits, and stayability: a parallel between Nelore and composite beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 91, n. 6, p. 2566-2574, 2014c.

SANTOS, A. W. B. **Estudos genômicos de características indicadoras de eficiência alimentar em duas populações de bovinos da raça Nelore**. 2018. 82 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2018.

SAVIETTO, S.; BERRY, D. P.; FRIGGENS, N. C. Towards an improved estimation of the biological components of residual feed intake in growing cattle. **Journal of Animal Science**, v. 92, p. 467-476, 2014.

SEABURY, C. M.; OLDESCHULTE, D. L.; SAATCHI, M.; BEEVER, J. E.; DECKER, J. E.; HALLEY, Y. A.; BHATTARAI, E. K.; MOLAEI, M.; FREETLY, H. C.; HANSEN, S. L.; YAMPARA-IQUISE, H.; JOHNSON, K. A.; KERLEY, M. S.; KIM, J.; LOY, D. D.; MARQUES, E.; NEIBERGS, H. L.; SCHNABEL, R. D.; SHIKE, D. W.; SPANGLER, M. L.; WEABER, R. L.; GARRICK, D. J.; TAYLOR, J. F. Genome-wide association study for feed efficiency and growth traits in U.S. beef cattle. **BMC Genomics**, v. 18, n. 1, p. 336, 2017.

SHERMAN, E. L.; NKRUMAH, J. D. JD; BARTUSIAK, C.; MURDOCH, B. M.; MOORE, S. S. SS; LI, C.; BARTUSIAK, R.; MURDOCH, B. M.; MOORE, S. S. SS. Fine mapping quantitative trait loci for feed intake and feed efficiency in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 87, n. 1, p. 37-45, 2009.

SHERMAN, E. L.; NKURUMAH, J. D.; MOORE, S. S. Whole genome single nucleotide polymorphism associations with feed intake and feed efficiency in beef cattle. **Journal of animal science**, v. 88, p. 16-22, 2010.

SILVA, R. M. O. **Seleção genômica e estudo de associação em um rebanho experimental da raça Nelore**. 2015. 87 f. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2015.

SILVA, R. M.; FRAGOMENI, B. O.; LOURENCO, D. A.; MAGALHÃES, A. F.; IRANO, N.; CARVALHEIRO, R.; CANESIN, R. C.; MERCADANTE, M. E.; BOLIGON, A. A.; BALDI, F. S.; MISZTAL, I.; ALBUQUERQUE, L. G. Accuracies of genomic prediction of feed efficiency traits using different prediction and validation methods in an experimental Nelore cattle population. **Journal of Animal Science**, v. 94, n. 9, p. 3613-3623, 2016.

SILVA, B. M. P. de. **Arquitetura genética do consumo alimentar residual em bovinos Nelore**. 2018. 85 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2018.

SUBRAMANIAN, A.; TAMAYO, P.; MOOTHA, V. K.; MUKHERJEE, S.; EBERT, B. L.; GILLETTE, M. A.; PAULOVICH, A.; POMEROY, S. L.; GOLUB, T. R.; LANDER, E. S.; MESIROV, J. P. Gene set enrichment analysis: A knowledge-based approach for interpreting genome-wide expression profiles. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 43, p. 15545-15550, 2005.

TIZIOTO, P. C.; DECKER, J. E.; TAYLOR, J. F.; SCHNABEL, R. D.; MUDADU, M. A.; SILVA, F. L.; MOURÃO, G. B.; COUTINHO, L. L.; THOLON, P.; SONSTEGARD, T. S.; ROSA, A. N.; ALENCAR, M. M.; TULLIO, R. R.; MEDEIROS, S. R.; NASSU, R. T.; FEIJÓ, G. L.; SILVA, L. O.; TORRES, R. A.; SIQUEIRA, F.; HIGA, R. H.; REGITANO, L. C. Genome scan for meat quality traits in Nelore beef cattle. **Physiology Genomics**, v. 45, n. 21, p. 1012-20, 2013.

TIZIOTO, P. C. **Identificação de regiões genômicas e genes candidatos posicionais e funcionais para características de eficiência alimentar em bovinos da raça Nelore**. 2014. 122 f. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

TORRES-VÁZQUEZ, J. A.; DER WERF, J. H. J. V.; CLARK, S. A. Genetic and phenotypic associations of feed efficiency with growth and carcass traits in Australian Angus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 96, p. 4521-4531, 2018.

TURCHETTO-ZOLET, A. C.; TURCHETTO, C.; ZANELLA, C. M.; PASSAIA, G. **Marcadores moleculares na era genômica: metodologias e aplicações**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2017. p. 181.

USDA - UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **Livestock and Poultry: World Markets and Trade**. Washington, D.C: Foreign Agricultural Service/USDA, Office of Global Analysis, 2019.

VANRADEN, P. M.. Efficient methods to compute genomic predictions. **Journal of Dairy Science**, v. 91, n. 11, p. 4414-4423, 2008.

WANG, W. Y. S.; BARRATT, B. J.; CLAYTON, D. G.; TODD, J. A. Genome wide association studies: theoretical and practical concerns. **Nature Reviews Genetics**. Advance Online Publication, v. 6, p. 109-118, 2005.

WANG, H.; MISZTAL, I.; AGUILAR, I.; LEGARRA, A.; MUIR, W. M. Genome-wide association mapping including phenotypes from relatives without genotypes. **Genetics Research**, v. 94, p. 73-83, 2012a.

WANG, Z.; COLAZO, M. G.; BASARAB, J. A.; GOONEWARDENE, L. A.; AMBROSE, D. J.; MARQUES, E.; MOORE, S. S. Impact of selection for residual feed intake on breeding soundness and reproductive performance of bulls on pasture-based multisire mating. **Journal of Animal Science**, v. 90, p. 2963-2969, 2012b.

WANG, H.; MISZTAL, I.; AGUILAR, I.; LEGARRA, A.; FERNANDO, R. L.; VITEZICA, Z.; OKIMOTO, R.; WING, T.; HAWKEN, R.; MUIR, W. M. Genome-wide association mapping including phenotypes from relatives without genotypes in a single-step (ssGWAS) for 6-week body weight in broiler chickens. **Frontiers in Genetics**, v. 5, p. 1-10, 2014.

WEBBER, C. Functional enrichment analysis with structural variants: pitfalls and strategies. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 135, n. 3-4, p. 277-285, 2011.

YANG, J.; LEE, S. H.; GODDARD, M. E.; VISSCHER, P. M. Genome-wide complex trait analysis (GCTA): methods, data analyses, and interpretations. **Methods in Molecular Biology**, v. 1019, p. 215-36, 2013.

ZHANG, F.; WANG, Y.; MUKIIBI, R.; CHEN, L.; VINSKY, M.; PLASTOW, G.; BASARAB, J.; STOTHARD, P.; LI, C. Genetic architecture of quantitative traits in beef cattle revealed by genome wide association studies of imputed whole genome sequence variants: I: feed efficiency and component traits. **BMC Genomics**, v. 21, n. 36, 2020.

ZHU, X.; STEPHENS, M. Large-scale genome-wide enrichment analyses identify new trait-associated genes and pathways across 31 human phenotypes. **Nature Communications**, v. 9, p. 4361, 2018.

