

## ***Metodologia para avaliação genética de populações multirraciais usando modelos hierárquicos bayesianos***



ISSN 1982-5390

Novembro, 2008

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

# **Documentos 75**

## ***Metodologia para avaliação genética de populações multirraciais usando modelos hierárquicos bayesianos***

*Fernando Flores Cardoso  
Maurício Morgado Oliveira  
Oscar Mario Lema Queijo  
Robert John Tempelman*

Embrapa Pecuária Sul  
Bagé, RS  
2008

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

**Embrapa Pecuária Sul**

BR 153, km 603 - Caixa Postal 242

96401-970 - Bagé, RS

Fone/Fax: (0XX53) 3242-8499

<http://www.cppsul.embrapa.br>

[sac@cppsul.embrapa.br](mailto:sac@cppsul.embrapa.br)

**Comitê Local de Publicações da Embrapa Pecuária Sul**

Presidente: Alexandre Varella

Secretário-Executivo: Ana Maria Sastre Sacco

Membros: Eduardo Salomoni, Eliane Mattos Monteiro, Eliara Freire Quincozes, Graciela Olivella Oliveira, João Batista Beltrão Marques, Magda Vieira Benavides, Naylor Bastiani Perez

Supervisor editorial: Comitê Local de Publicações - Embrapa Pecuária Sul

Revisor de Texto: Comitê Local de Publicações - Embrapa Pecuária Sul

Normalização bibliográfica: Graciela Olivella Oliveira

Tratamento de ilustrações: Kellen Pohlmann

Editoração eletrônica: Kellen Pohlmann

**1ª edição (2008)**

**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 Pecuária Sul**

---

Metodologia para avaliação genética de populações multirraciais usando modelos hierárquicos bayesianos / Fernando Flores Cardoso, Maurício Morgado Oliveira, Oscar Mario Lema Queijo, Robert John Tempelman.\_ Bagé: Embrapa Pecuária Sul, 2008.

(Documentos / Embrapa Pecuária Sul, ISSN 1982-5390 ; 75)

Sistema requerido: Adobe Acrobat Reader

Modo de acesso:

< <http://www.cppsul.embrapa.br/unidade/publicacoes/list/191> >

Título da página Web (acesso em 30 dez. 2008)

1. Gado de corte. 2. Parâmetro genético. 3. Genética quantitativa. I. Cardoso, Fernando Flores. II. Oliveira, Maurício Morgado. III. Queijo, Oscar Mario Lema. IV. Tempelman, Robert John. V. Título. VI. Série.

---

CDD 636.0821

© Embrapa, 2008

# **Autores**

**Fernando Flores Cardoso**

Pesquisador A da Embrapa Pecuária Sul

**Maurício Morgado Oliveira**

Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal de Pelotas

**Oscar Mario Lema Queijo**

Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal de Pelotas

**Robert John Tempelman**

Professor da Universidade do Estado de Michigan

# Sumário

<b>Introdução.....</b>	<b>10</b>
<b>Metodologia.....</b>	<b>18</b>
<b>Resultados e Discussão.....</b>	<b>26</b>
<b>Considerações finais e implicações para o melhoramento genético.....</b>	<b>43</b>
<b>Referências.....</b>	<b>45</b>

# Lista de Figuras

- Fig. 1.** Média a posteriori (marcas intermediárias) e intervalo de probabilidade a posteriori 95% (marcas das extremidades) do ganho pós-desmama dos terneiros Hereford, retrocruzamento Hereford ( $RC_{(Hereford)}$ ), avançado 3/8 (A 3/8) Nelore 5/8 Hereford,  $F_1$ ,  $F_2$  e retrocruzamento Nelore ( $RC_{(Nelore)}$ ) obtidas pelo modelo animal multirracial..... 34
- Fig. 2.** Densidades a posteriori das variâncias genéticas aditivas e da segregação obtidas pelo modelo animal multirracial (MAMR) e da variância genética aditiva homogênea (comum às duas raças) obtidas pelo modelo animal convencional (MA) para ganho pós-desmama em cruzas Nelore-Hereford..... 37
- Fig. 3.** Gráfico da média a posteriori dos efeitos genéticos aditivos dos animais Hereford, Nelore e  $F_1$  obtidos pelo modelo animal multirracial (MAMR) vs. aqueles obtidos pelo modelo animal convencional (MA)..... 42

# Lista de Tabelas

- Tabela 1.** Distribuição dos registros por região, número total de indivíduos com registros e ganho médio pós-desmama por grupos de composição racial no conjunto de dados Nelore (N) - Hereford (H)..... 25
- Tabela 2.** Valores observados, média a posteriori (MÉDIAP), desvio-padrão a posteriori (DPP), moda a posteriori (MODAP), intervalos de probabilidade de 95% a posteriori (IPP), e tamanho efetivo de amostra (TEA) para as variâncias médias de cinco réplicas da População I (população com duas raças), baseado nas análises usando o modelo animal convencional ou o modelo animal multirracial..... 28
- Tabela 3.** Valores observados e as médias empíricas das variâncias genéticas aditivas da média a posteriori (MÉDIAP), obtidas pelo modelo animal multirracial para as diferentes composições raciais na População I..... 29

**Tabela 4.** Médias empíricas<sup>a</sup> das correlações de ordem de Kendall e de Pearson entre os efeitos genéticos aditivos verdadeiros e médias a posteriori obtidas pelo modelo animal multirracial (MAMR) e pelo modelo animal convencional (MA), para todos os animais, animais 10% e 5% superiores para cada uma das populações I e II..... 31

**Tabela 5.** Médias a posteriori (MEDIAP) e desvio-padrão a posteriori (DPP) dos efeitos genéticos fixos obtidos pelo modelo animal multirracial (MAMR) e o modelo animal convencional (MA) para ganho pós-desmama em cruzas Nelore-Hereford.. 33

**Tabela 6.** Média a posteriori (MEDIAP), desvio-padrão a posteriori (DPP), moda a posteriori (MODAP), intervalo de probabilidade a posteriori 95% (IPP), e tamanho efetivo das amostras (TEA) da variância estimada para ganho pós-desmama em cruzas Nelore-Hereford, obtidas pelo modelo animal multirracial e modelo animal convencional..... 36

**Tabela 7.** Média a posteriori (MEDIAP), desvio-padrão a posteriori (DPP), moda a posteriori (MODAP), intervalo de probabilidade a posteriori 95% (IPP), e tamanho efetivo das amostras (TEA) da herdabilidade aditiva direta do ganho pós-desmama para diferentes composições Nelore-Hereford, obtidas pelo modelo animal multirracial e modelo animal convencional..... 39

**Tabela 8.** Correlação de ordem de Kendall entre a média a posteriori dos efeitos genéticos aditivos pelo modelo animal multirracial e o modelo animal convencional para todos os animais dentro das composições mais freqüentes da raça.... 41

# Metodologia para avaliação genética de populações multirraciais usando modelos hierárquicos bayesianos

---

*Fernando Flores Cardoso  
Maurício Morgado Oliveira  
Oscar Mario Lema Queijo  
Robert John Tempelman*

## Introdução

O cruzamento é uma ferramenta importante para incrementar a eficiência na produção de carne através da heterose e da complementaridade entre raças (GREGORY et al., 1999). Esta é uma das razões que tem determinado o incremento de animais cruzados nas populações de bovinos de corte. Além disso, cruzamento e seleção são fatores sinérgicos para melhorar a produção no longo prazo. Por outro lado, a resposta a seleção é proporcional à precisão na predição do mérito genético (FALCONER; MACKAY, 1996). Em animais cruzados, a precisão destas predições depende da estimação fidedigna das médias específicas por composição racial, dos desvios dos animais em relação a estas médias e das covariâncias genéticas entre parentes puros e/ou cruzados (FERNANDO, 1999). Neste caso, o mérito genético de um animal é compreendido pela média de seu grupo de composição racial mais seu desvio individual específico em relação ao grupo. Diferente dos efeitos residuais, os desvios genéticos individuais são devido aos efeitos aditivos e não aditivos aleatórios que podem ser estimados usando registros de desempenho do indivíduo e de seus parentes. A fim de usar mais eficientemente estes registros, é importante modelar de forma correta as covariâncias genéticas entre parentes, como especificadas por Lo et al. para um modelo de efeitos genéticos aditivos, pois no caso de população multirracial

diferem do padrão usado nas avaliações de raças puras.

A complexidade das situações biológicas e ambientais envolvidas nas avaliações genéticas multirraciais tornam desafiante o trabalho de modelagem dos dados nessas análises. Neste contexto, a estatística bayesiana fornece uma série de ferramentas flexíveis e uma estrutura de trabalho geral para lidar com estas situações. Modelos hierárquicos bayesianos podem ajustar diversos níveis de complexidade presentes na população de interesse e são particularmente úteis quando as observações são correlacionadas, sendo o caso típico de animais aparentados. Adicionalmente, esses modelos podem ser utilizados para estimar parâmetros de interesse combinando informação presente nos dados com inferências prévias da literatura. Por exemplo, o modelo atualmente usado nas avaliações genéticas multirraciais nos Estados Unidos utiliza inferência bayesiana para incorporar conhecimento a priori sobre heterose.

Os objetivos deste estudo foram: 1) revisar o estado atual do conhecimento sobre os maiores problemas envolvidos na predição do desempenho e do mérito genético em populações multirraciais de bovinos de corte; 2) apresentar uma construção hierárquica de Bayes do modelo animal multirracial derivado por Lo et al. (1993) a fim de estimar efeitos genéticos fixos e aleatórios quando os componentes de variâncias genéticas raciais e de segregação entre raças são desconhecidos e 3) comparar o ajuste deste modelo com modelo animal convencional, atualmente utilizado em avaliações multirraciais no Brasil, usando dados simulados e um conjunto de dados de ganho pós-desmama de bovinos cruzados Nelore-Hereford.

## **Revisão bibliográfica**

*Médias genotípicas:* Em populações multirraciais vários caminhos podem ser considerados na estimação das médias dos genótipos ou grupos de mesma composição racial. A estratégia mais simples envolve a inclusão da composição racial na definição dos grupos de contemporâneos (GC) e conseqüente estimação conjunta dos efeitos de heterose, GC e suas interações. No entanto, este método diminui o número de possíveis comparações diretas e a conectividade na população, dado que animais com diferente composição racial são considerados em diferentes grupos

contemporâneos apesar de serem criados juntos, com o mesmo manejo e as mesmas condições ambientais.

Modelos mais parcimoniosos são obtidos pela estimação das médias das composições raciais como função de coeficientes genéticos aditivos (proporção racial) e não aditivos (grau de interações alélicas e não alélicas). Segundo Gregory et al. (1999), se a heterose é determinada primariamente pela dominância (interação alélica), quando não há epistasia, ela é proporcional à heterozigose (proporção de loci heterozigotos). No entanto, Dickerson introduziu o conceito de “perdas por recombinação” para explicar os desvios da heterozigose observados no desempenho de animais cruzados. As perdas por recombinação são iguais à fração média dos pares de loci que segregam de forma independente nos gametas de ambos os pais que são esperadas como sendo combinações não parentais. O efeito das perdas por recombinação é atribuível à perda de combinações epistáticas favoráveis presentes nos gametas de raças puras produto da seleção de longo prazo. Kinghorn propôs várias hipóteses e modelos para calcular “perdas por epistasia” em populações cruzadas, enquanto Wolf et al. propuseram um modelo geral baseado na teoria de dois loci para calcular os efeitos de dominância e epistasia.

Confundimento estatístico e multicolinearidade entre os coeficientes dos efeitos genéticos dificultam a estimação dos efeitos de dominância e epistasia de forma independente, por este motivo a maioria dos modelos propostos para avaliações multirraciais são baseados somente em efeitos de dominância.

O ajuste dos dados observados para os efeitos médios aditivos e de heterose nas avaliações genéticas pode ser realizado das seguintes formas:

- 1) Usando somente informações da literatura por meio de fatores de pré-correção, desde que existam estimativas publicadas confiáveis e aplicáveis à população sendo avaliada;
- 2) Através da estimação destes efeitos médios puramente a partir dos dados da população sob pesquisa; ou

- 3) Através da utilização simultânea de informação da literatura combinada com informação dos dados. Este último caso se dá com o modelo atualmente utilizado na indústria da carne nos Estados Unidos.

Considerando  $g$  um genótipo (composição racial) composto por  $B$  raças; considerando  $f_b$  como a fração ou proporção dos genes provenientes da  $b^{\text{ésima}}$  raça; considerando  $\delta_{bb'}$  e  $\delta_{bb}$  como a probabilidade de que em um locus escolhido aleatoriamente num indivíduo do grupo  $g$ , um alelo seja proveniente da  $b^{\text{ésima}}$  raça e o outro alelo seja proveniente, respectivamente, da  $b^{\text{ésima}}$  e  $b^{\text{ésima}}$  populações de origem. Um modelo geral para a média do genótipo  $g$  ( $\mu_g$ ), baseado na teoria de dois loci na ausência de endogamia é o seguinte (WOLF et al., 1995):

$$\begin{aligned} \mu_g = & \mu + \sum_{b=1}^B \beta_{A_b} f_b + \sum_{b=1}^B \sum_{b'=b}^B \beta_{D_{bb'}} \delta_{bb'} + \sum_{b=1}^B \beta_{AA_{bb}} f_b^2 + 2 \sum_{b=1}^{B-1} \sum_{b'=b+1}^B \beta_{AA_{bb'}} f_b f_{b'} \\ & + \sum_{b=1}^B \sum_{b'=1}^B \sum_{b''=b'}^B \beta_{AD_{b(b'b')}} f_b \delta_{b'b''} + \sum_{b=1}^B \sum_{b'=b}^B \beta_{DD_{(bb')(b'b'')}} \delta_{bb'}^2 + \sum_{b=1}^B \sum_{b'=b}^B \sum_{b''=b'}^B \sum_{b'''=b''}^B \beta_{DD_{(bb')(b'b'')(b''b''')}} \delta_{bb'} \delta_{b'b''} \end{aligned} \quad (1)$$

onde  $\mu$  é a média geral e os  $\beta_i$ 's são parâmetros correspondentes aos efeitos aditivos ou de fração racial  $A_b$  aos efeitos de dominância  $D_{bb'}$ , aos efeitos de epistasia aditiva  $\times$  aditiva  $AA_{bb'}$ , aditiva  $\times$  dominância  $AD_{b(b'b')}$  e dominância  $\times$  dominância  $DD_{(bb')(b'b'')}$  onde os índices referem-se às populações do origem. A extensão de [1] para outros efeitos é naturalmente resultante da adição de termos análogos referentes a efeitos extras; por exemplo,  $\beta_{A_b^M}$  seriam os efeitos aditivos maternos. Os coeficientes em [1] podem ser obtidos a partir das gerações parentais como segue:  $f_b = 0,5(f_b^P + f_b^M)$ ,  $\delta_{bb} = f_b^P f_b^M$ ,  $\delta_{bb'} = f_b^P f_{b'}^M + f_{b'}^P f_b^M$  para  $b = 1, \dots, B$ ;  $b' = 1, \dots, B$ ;  $b < b'$  Aqui P e M denotam grupos paternal e maternal, respectivamente.

A equação [1] é claramente sobre parametrizada; portanto, restrições devem ser aplicadas aos parâmetros para permitir que eles sejam estimáveis. Estas restrições são baseadas nas relações entre os coeficientes, a saber,  $\sum_{b=1}^B f_b = 1$ ,  $\sum_{b \leq b'} \delta_{bb'} = 1$ , e  $f_b = \delta_{bb} + 0,5 \sum_{b'}^B \delta_{bb'}$

Por exemplo, em uma situação de duas populações (1 e 2) o modelo com restrições poderia ser descrito por:

$$\mu_g = \mu + \beta_{A_1} f_1 + \beta_{D_{12}} \delta_{12} + \beta_{AA_{12}} 2f_1 (1 - f_1) + \beta_{AD_{1(2)}} f_1 \delta_{12} + \beta_{DD_{(2)(2)}} \delta_{12}^2 \quad (2)$$

o qual tem seis parâmetros e para estimá-los são necessários ao menos seis grupos genéticos distintos na população. Este modelo é uma reparametrização equivalente aos modelos propostos por Mather e Jinks (1971) e Hill (1982).

Outro aspecto importante a considerar em populações cruzadas é que a relação entre o desempenho e a contribuição de cada raça não é linear para todas as composições, podendo também ser dependente do ambiente (ARTHUR et al., 1999; LONG, 1980). Exemplo disto é que o desempenho ótimo da combinação de *Bos Indicus* (para adaptação) e *Bos Taurus* (para produção) pode variar de acordo com a qualidade do ambiente em termos de manejo e clima. Maiores percentagens de *Bos Taurus* podem ser mais apropriados em ambientes temperados, enquanto em ambientes tropicais espera-se um melhor desempenho de animais com maior composição genética *Bos Indicus*.

Se dividíssemos os diferentes ambientes em  $R$  regiões, a média de um grupo racial  $g$  criado na  $r^{\text{ésima}}$  região pode ser escrito como:

$$\mu_{g,r} = \mu + \beta_{A_1} f_1 + \beta_{D_{12}} \delta_{12} + \beta_{AA_{12}} 2f_1 (1 - f_1) + \beta_{AD_{1(2)}} f_1 \delta_{12} + \beta_{DD_{(12)(12)}} \delta_{12}^2 + \text{Reg}_r + \beta_{A_1 \text{Reg}_r} f_1, \quad (3)$$

$r = 1, \dots, R.$

onde  $\text{Reg}_r$ ,  $r^{\text{ésima}}$  classe de região e  $\beta_{A_1 \text{Reg}_r}$  a interação entre a fração da raça 1 e a classe de região  $r$ . Efeitos genéticos de ordem mais elevada também podem interagir com os efeitos da região (ARTHUR et al., 1999) permitindo uma extensão direta de [3]. Por outro lado, modelos mais simples podem ser obtidos assumindo que alguns dos efeitos são iguais a zero no modelo geral em [1]. Por exemplo, o modelo que inclui somente efeitos aditivos e de dominância é obtido quando todos os efeitos

$\beta_{AA_{bb'}}$ ,  $\beta_{AD_{b(b'b')}}$ , e  $\beta_{DD_{(bb')(b'b')}}$  equivalerem a zero.

Os modelos de Dickerson (1973) e Kinghorn (1980) baseados no conceito de perdas por recombinação são também versões mais simples de [1]. Estes modelos são equivalentes em populações de duas raças (WOLF et al., 1995) mas a parametrização do modelo de Kinghorn permite uma melhor interpretação biológica. A hipótese X de Kinghorn para perdas por recombinação assume que cada locus codifica diferentes componentes de uma enzima dimórfica, assim sendo as perdas por epistasia são proporcionais à probabilidade de que escolhendo um alelo de cada locus, esses provenham de diferentes raças. Isto equivale a assumir que as perdas por recombinação são determinadas por efeitos aditivos  $\times$  aditivos e o modelo pode ser escrito como:

$$\mu_g = \mu + \beta_{A_1} f_1 + \beta_{D_{12}} \delta_{12} + \beta_{A_{A_{12}}} 2f_1 (1 - f_1) \quad (4)$$

**Efeitos genéticos aditivos.** Conforme mencionado acima, em populações multirraciais, o valor genético de um animal pode ser determinado através da média de sua composição racial (grupo genético) somada ao desvio do indivíduo em relação a este grupo ARNOLD et al., 1992; ELZO, 1994; KLEI et al., 1996; SULLIVAN et al., 1999). Os desvios são devidos a efeitos genéticos aditivos e não aditivos. Efeitos aditivos ou “valores de cria” indicam o desvio esperado na progênie de um indivíduo em relação à média da população, quando acasalado aleatoriamente com outros indivíduos da população. Efeitos não aditivos são utilizados para determinar habilidades combinatórias específicas entre indivíduos FALCONER; MACKAY, 1996). Estes desvios são determinados pelo desempenho de um indivíduo e seus parentes, portanto é importante calcular adequadamente a covariância entre parentes para prever o valor genético de animais cruzados.

Uma teoria para estimar a covariância entre animais cruzados foi apresentada por Lo et al. (1993) para um modelo com efeitos aditivos e por Lo et al. (1995) para um modelo com efeitos aditivos e de dominância. No modelo aditivo, as (co)variâncias são modeladas como uma função das variâncias aditivas raciais específicas e das variâncias de segregação entre raças. Estas variâncias de segregação representam a variância adicional observada em indivíduos F2 comparada à de indivíduos F1 (LO et al., 1993). Esses métodos derivam médias genéticas e covariâncias entre indivíduos puros e cruzados a partir de modos de identidade entre loci e baseiam-se na probabilidade que os indivíduos

aparentados tenham alelos em comum que sejam idênticos por descendência (IBD). O modelo aditivo-dominante é derivado para uma situação de duas raças e seus cruzamentos (LO et al., 1995). Este modelo é uma dedução teórica exata e pode ser adaptado à presença de endogamia, mas requer um número relativamente grande de componentes de variância para ser estimado (mais de 25 quando a endogamia está presente). Simplificações ocorrem quando a população é composta somente por duas raças puras e indivíduos F1 (LO et al., 1997) sendo este modelo aplicado em dados de suínos (LUTAAYA et. al., 2001).

Para esquemas mais gerais de cruzamentos, o modelo-dominante apresentado por (LO et. al., 1995), é impraticável devido ao alto número de parâmetros de dispersão a serem estimados, enquanto o modelo aditivo (LO et al., 1993) pode ser implementado sem grande dificuldade. Uma formulação alternativa ao modelo aditivo com uma aproximação via regressão para calcular efeitos não aditivos e um modelo touro-avô materno foi proposto por Elzo (1994) e aplicado em dados multirraciais (ELZO et al., 1998; ELZO; WAKEMAN, 1998). Recentemente, Birchmeier et al. (2002) propuseram um algoritmo REML para estimar variâncias aditivas e de segregação racial para o modelo animal e uma estrutura geral de parentesco. No entanto, alguns modelos propostos nos últimos anos (KLEI et al., 1996; MILLER; WILTON, 1999; QUAAS; POLLAK, 1999; ROSO; FRIES, 1998; SULLIVAN et al., 1999) ainda assumem que todas as raças tem a mesma variância aditiva e que em cruzamentos avançados não existe variância de segregação entre raças. Por outro lado, um modelo que inclui efeitos genéticos fixos aditivos e não aditivos com desvios individuais aditivos aleatórios é computacionalmente tratável, assim sendo uma alternativa satisfatória e parcimoniosa para a avaliação genética de populações multirraciais (CARDOSO, 2003; CARDOSO; TEMPELMAN, 2004).

Inferência Bayesiana e modelos hierárquicos em avaliações genéticas. O artigo que introduz a inferência Bayesiana na pesquisa do melhoramento animal é atribuído a Gianola e Fernando (1986). A diferença mais notável e, portanto controversa, entre a inferência clássica (ou freqüentista) e a Bayesiana se dá na forma de incorporação de informação a priori (BLASCO, 2001). Do ponto de vista prático, se existe um volume significativo de informação disponível a priori, parece pouco lógico desprezá-las nas análises, especialmente quando a complexidade do problema é gran-

de e a informação nos dados limitada.

Modelos hierárquicos ou de vários estágios são utilizados em inferência Bayesiana para descrever problemas complexos através de séries de níveis aninhados ou sub-modelos (SORENSEN; GIANOLA, 2002). Distribuições de probabilidade e valores de parâmetros associados com estas distribuições (hiperparâmetros em terminologia bayesiana) são utilizados para integrar informação a priori nas análises. As equações de modelos mistos de Henderson (1973) amplamente utilizadas no melhoramento animal são um exemplo de modelo em dois estágios, no qual o primeiro estágio é a distribuição das observações dado os efeitos fixos e aleatórios e o segundo corresponde a pressuposição sobre a distribuição dos efeitos aleatórios.

Do produto da densidade amostral dos dados (ou verossimilhança) com as funções de densidade a priori para os parâmetros do modelo obtém-se a densidade posterior conjunta, da qual são derivadas as inferências (por exemplo, estimação de médias de genótipos ou predição de valores de cria). Existem duas formas principais de obter estas estimativas: 1) uma aproximação empírica de Bayes, na qual as modas para todos os parâmetros são obtidas por métodos iterativos, como o algoritmo de expectativa-maximização (EM) (DEMPESTER et al., 1977) e erros-padrão aproximados “para amostras grandes” são derivados da matriz de informação; 2) um enfoque puramente Bayesiano, usando métodos Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC), um algoritmo de simulação intensiva utilizado para derivar densidades marginais obtendo inferências “exatas” para todos os parâmetros mesmo de amostras pequenas (GILKS et al., 1996), O algoritmo de Metropolis-Hasting (HASTING, 1970; METROPOLIS et al., 1953) e o amostrador de Gibbs (GELFAND; SMITH, 1990; GEMAN; GEMAN, 1984) são as estratégias mais comuns de MCMC utilizadas no melhoramento animal. Amostras são salvas a partir da geração de um número grande de ciclos e eventualmente a amostragem de Gibbs converge para uma distribuição conjunta posterior. Valores obtidos após convergência são considerados amostragens aleatórias para a distribuição conjunta posterior e são utilizados para realizar inferências (como por exemplo, calcular médias, modas, medianas, erros-padrão, intervalos de probabilidade, etc.) (SORENSEN; GIANOLA, 2002).

Métodos inteiramente Bayesianos foram utilizados na última década para realizar inferências em problemas de melhoramento animal em diversas aplicações. Nestas se incluem estimação de componentes de variância (JENSEN et al., 1994; WANG et al., 1994b), predição de resposta à seleção (SORENSEN et al., 1994; WANG et al., 1994a) e desenvolvimento de modelos para dados categóricos (SORENSEN et al., 1995; WANG et al., 1997). A possibilidade de combinar informação prévia com a informação obtida dos dados e a habilidade de fornecer inferências exatas para amostras pequenas fazem os métodos Bayesianos atraentes para o melhoramento animal e para os problemas genéticos, especialmente quando o número de parâmetros excede o número de observações.

## Metodologia

### Derivação Hierárquica Bayesiana para o Modelo Animal Multirracial

**Primeiro Estágio.** O primeiro estágio do modelo especifica a densidade condicional do vetor de dados  $\mathbf{y} = \{y_j\}$  com dimensão  $n \times 1$ . Embora esta proposição possa prontamente ser estendida a registros múltiplos por animal, o caso de no máximo um registro por animal é apresentado por razões pedagógicas. O componente da densidade conjunta em  $\mathbf{y}$ , devido a um único registro  $y_j$  do individuo  $j$ , é dado por:

$$y_j | \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{\gamma}, \mathbf{u}, \mathbf{a}, \sigma_e^2 \sim N(\mathbf{x}'_j \boldsymbol{\beta} + \mathbf{z}'_{1j} \mathbf{u} + \mathbf{z}'_{2j} \mathbf{a}, \sigma_e^2), j \in S. [5]$$

onde,  $\boldsymbol{\beta}$  é um vetor  $p \times 1$  dos efeitos fixos não genéticos (por exemplo, sexo, idade da vaca, etc.) e genéticos - por exemplo, os parâmetros da média genotípica  $\beta_{A_b}$ ,  $\beta_{D_{bb'}}$  e  $\beta_{AA_{bb'}}$  referentes aos componentes aditivo (A), dominância (D) e  $A \times A_{bb'}$ , com  $b$  e  $b'$  denotando as raça que correspondem estes efeitos, para  $b = 1, \dots, B$ ;  $b' = b + 1, \dots, B$ ;  $b < b'$ . Além disso,  $\mathbf{u}$  é um vetor  $t \times 1$  de efeitos aleatórios não genéticos (por exemplo, grupos contemporâneos);  $\mathbf{a}$  é um vetor  $q \times 1$  de efeitos genéticos aditivos dos animais, Também  $\mathbf{x}'_j$ ,  $\mathbf{z}'_{1j}$  e  $\mathbf{z}'_{2j}$  são os vetores de incidência conhecidos. Agora  $S$  representa o conjunto de amostras de tamanho  $n$  dos animais que têm registros; tipicamente  $n < q$  sendo que  $a$  inclui efeitos para animais ancestrais sem registros. Finalmente,  $\sigma_e^2$

representa a variação residual, assumindo homogeneidade através dos grupos de composição racial.

**Segundo Estágio.** Como nas especificações dos modelos mistos lineares convencionais, densidades a priori normais multivariadas são especificadas para ambos os efeitos aleatórios  $\mathbf{u} | \sigma_u^2 \sim N(0, \mathbf{I}_t \sigma_u^2)$  e  $\mathbf{a} | \boldsymbol{\varphi} \sim N(0, \mathbf{G}(\boldsymbol{\varphi}))$  onde  $\mathbf{I}_t$  é uma matriz identidade de ordem  $t$ . Nas especificações Bayesianas, pode-se também especificar a priores subjetivos nos efeitos fixos, que no caso deste segundo estágio também envolveria a seguinte pressuposição:  $\boldsymbol{\beta} | \boldsymbol{\beta}_0, \mathbf{V}_\beta \sim N(\boldsymbol{\beta}_0, \mathbf{V}_\beta)$  (SORENSEN; GIANOLA, 2002) sendo  $\boldsymbol{\beta}_0$  e  $\mathbf{V}_\beta$  hiperparâmetros conhecidos especificados pelo analista dos dados. Alternativamente, as priores para os elementos de  $\boldsymbol{\beta}$  podem ser distribuições uniformes limitadas.

A matriz de variância-covariância genética aditiva  $\mathbf{G}(\boldsymbol{\varphi})$  é uma função de mais de um parâmetro de dispersão incluído em  $\mathbf{G}(\boldsymbol{\varphi})$  podem ser computados pelo método tabular, com o  $j$ -ésimo elemento diagonal sendo determinado como:

$$\text{Var}(a_j) = \sum_{b=1}^B f_b^j \sigma_{A_b}^2 + \sum_{b=1}^{B-1} \sum_{b'>b}^B 2(f_b^s f_{b'}^s + f_b^d f_{b'}^d) \sigma_{S_{bb'}}^2 + 0.5 \text{cov}(a_j^s, a_j^d) \quad [6]$$

Neste caso  $f_b^j$ ,  $f_b^s$  e  $f_b^d$  representam, respectivamente, a proporção dos alelos da raça  $b$  para o indivíduo, pai e mãe;  $a_j^s$  e  $a_j^d$  denotam, respectivamente, o efeito genético aditivo do pai e da mãe de  $j$ ;  $\sigma_{A_b}^2$  é a variância aditiva da raça  $b$ ; e  $\sigma_{S_{bb'}}^2$  é a variância devido à segregação entre a raça  $b$  e  $b'$ . Seguindo Quaas (1988), Lo et al. (1993) mostram que a inversa de  $\mathbf{G}(\boldsymbol{\varphi})$  pode ser computada usando:

$$(\mathbf{G}(\boldsymbol{\varphi}))^{-1} = (\mathbf{I} - \mathbf{P})' (\boldsymbol{\Omega}(\boldsymbol{\varphi}))^{-1} (\mathbf{I} - \mathbf{P})$$

onde  $\mathbf{I}$  é uma matriz identidade,  $\mathbf{P}$  é uma matriz que relaciona a progênie aos pais e  $\boldsymbol{\omega}_j = \text{Var}(a_j) - 0.25 (\text{Var}(a_j^s) + \text{Var}(a_j^d)) - 0.5 \text{cov}(a_j^s, a_j^d)$

que é uma função linear dos elementos de  $\boldsymbol{\varphi}$

**Terceiro Estágio.** As densidades a priori chi-quadrado invertidas escaladas são especificadas nos componentes de variância como segue:

$$\sigma_e^2 \left| v_e, s_e^2 \sim s_e^2 \chi_{v_e}^{-2}, \quad \sigma_u^2 \left| v_u, s_u^2 \sim s_u^2 \chi_{v_u}^{-2}, \quad \sigma_{A_b}^2 \left| v_{A_b}, s_{A_b}^2 \sim s_{A_b}^2 \chi_{v_{A_b}}^{-2}, \quad b=1, \dots, B; \right. \right.$$

$$\sigma_{S_{bb'}}^2 \left| v_{S_{bb'}}, s_{S_{bb'}}^2 \sim s_{S_{bb'}}^2 \chi_{v_{S_{bb'}}}^{-2}, \quad b = 1, \dots, B-1; \quad b' = b+1, \dots, B.$$

Neste caso,  $v_e, s_e^2, v_u, s_u^2, v_{A_b}, s_{A_b}^2, b=1, \dots, B$ , e  $v_{S_{bb'}}, s_{S_{bb'}}^2, b=1, \dots, B-1, b'=b+1, \dots, B$  são hiper-parâmetros.

Densidades a posteriori condicionais completas e conjunta. A densidade a posteriori conjunta de todos os parâmetros desconhecidos é obtida pelo produto da densidade amostral na equação [5] e em todas as densidades a priori especificadas no segundo e terceiro estágios. Desta densidade conjunta, as densidades condicionais completas de todos os parâmetros desconhecidos ou blocos destes necessários para conduzir a inferência MCMC são derivados. Detalhes dessas derivações podem ser obtidas em Cardoso e Tempelman (2004).

### Validação do Modelo por Simulação

Um estudo de simulação do sistema de cruzamento de duas raças foi conduzido. Cinco réplicas foram geradas de cada uma de duas populações diferentes. A população I foi composta por duas raças com variâncias genéticas aditivas diferentes e variância de segregação maior que zero, enquanto que a população II teve o mesmo delineamento de cruzamento de duas raças, entretanto, as variâncias genéticas aditivas foram iguais e a variância de segregação foi igual a zero, deste modo a população II foi geneticamente equivalente a uma população de raça pura. Na população I, a variância genética aditiva da raça 1 ( $\sigma_{A_1}^2$ ) e da raça 2 ( $\sigma_{A_2}^2$ ) foram definidas em 100,0 e a 50,0, respectivamente; além disso, a variância da segregação entre as raças 1 e 2 foi de 20,0 e a variação residual de 100,0. Alternativamente, estes parâmetros para a população II foram  $\sigma_{A_1}^2 = \sigma_{A_2}^2 = 75,0$ ,  $\sigma_{S_{12}}^2 = 0,0$  e  $\sigma_e^2 = 100,0$ .

O mesmo esquema de acasalamento foi usado para cada réplica dos conjuntos de dados em ambas as populações. Inicialmente, os dados foram gerados em indivíduos de cada um das duas raças puras base, P1 e P2, consistindo de 240 animais cada. Seis touros de cada raça base foram selecionados aleatoriamente e acasalados com 20 vacas base da outra raça para produzir 120 terneiros da geração F1, gerando 240 animais F1 (120 filhos de pais P1 e 120 filhos de pais P2). Destes, 12 touros e 40 vacas foram então selecionados aleatoriamente; os seis machos F1, filhos de pais P1, foram acasalados com 20 fêmeas F1, filhas de pais P2, para produzir 120 indivíduos F2 e também com 20 vacas F1, filhas de pais P1 para produzir 120 produtos retro cruzados (RC1). Os outros seis machos F1, filhos de pais P2, foram acasalados com 20 fêmeas F1, filhas de pais P1, para produzir 120 indivíduos F2 e com 20 vacas F1, filhas de pais P2, para produzir 120 produtos retro cruzados (RC2). Adicionalmente, 120 indivíduos RC1 e 120 RC2 foram obtidos por acasalamento, respectivamente, por seis touros P1 as vacas F1, filhas de pais de P2, e dos seis touros P2 com as vacas F1 filhas de touros P1. Neste ponto, a população consiste de 240 indivíduos de cada uma das composições raciais P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2. Posteriormente, seis touros e 20 vacas de cada um dos grupos RC1 e RC2 e 12 touros e 40 vacas F2 foram selecionados aleatoriamente e então, juntamente com todos os machos e fêmeas selecionados previamente, foram acasalados ao acaso produzindo indivíduos de raça pura, F1, F2, RC1 e RC2 e uma geração avançada de cruzamento com diversas composições raciais. O número total de animais foi fixado em 4.000, mas o número de animais em cada grupo de composição racial foi aleatório e desbalanceado dentro de cada série de dados. Havia aproximadamente 290 animais para cada raça pura, 350 F1, 430 F2, 450 animais para cada uma das categorias RC1 e RC2 e 1.650 animais de cruzamentos avançados, tendo as seguintes composições raciais baseadas na proporção prevista de alelos derivados de P1 (com número de indivíduos dentro de parênteses): 1/8 (90), 1/4 (240), 3/8 (330), 1/2 (420), 5/8 (330), 3/4 (240), 7/8 (90). Note que os indivíduos 1/4-raça, 1/2-raça e 3/4-raça desta geração avançada não têm necessariamente as mesmas variâncias genéticas que os indivíduos RC2, F1, F2 e RC1, respectivamente. Note que os indivíduos 1/4-raça, 1/2-raça e 3/4-raça desta geração avançada não têm necessariamente as mesmas variâncias genéticas que os indivíduos RC2, F1, F2 e RC1, respectivamente. Por exemplo, um indivíduo não consanguíneo 1/2 sangue derivado de um acasalamento RC1 × RC2 tem uma variância genética  $\text{Var}(a_j) = 90$ , enquanto que,

$\text{Var}(a_j) = 75$  para um indivíduo F1 e  $\text{Var}(a_j) = 95$  para um indivíduo F2 usando a Equação [6] e os parâmetros especificados para a população I. A consangüinidade foi evitada em todos os acasalamentos e o sexo de cada prole foi atribuído aleatoriamente com igual probabilidade.

Um único registro para cada animal foi gerado baseado num modelo de efeitos mistos com especificações simples para efeitos fixos, incluindo a escolha arbitrária de uma média geral ( $m = 100$ ) e de um efeito aditivo, sem nenhum efeito não aditivo ( $\beta_{A_1} = 25$ ,  $\beta_{A_2} = 0$ ,  $\beta_{D_2} = 0$ , e  $\beta_{AA_2} = 0$ ). Os efeitos aleatórios incluíram um efeito genético aditivo e um efeito residual independente. O efeito genético aditivo de um animal  $j$  foi gerado usando  $a_j = 0,5a_j^s + 0,5a_j^d + z_j\sqrt{\omega_j}$ , onde  $z_j \sim N(0,1)$  com  $\omega_j$  como definidos na Equação [7], para  $j = 1, 2, \dots, 4000$ . As contribuições parentais de  $a_j^s$  e  $a_j^d$  são nulas quando os pais não são conhecidos, como no caso de animais da população base, tal que  $\omega_j$  é então a variância genética aditiva específica correspondente.

A inferência foi baseada em MCMC utilizando-se o programa INTERGEN (CARDOSO, 2008) e dois modelos diferentes: o modelo animal multirracial (MAMR) descrito neste estudo e um modelo animal convencional (MA) que supõe variâncias genéticas raciais iguais com nenhuma variância de segregação entre raças. Priors uniformes limitadas foram utilizados para os componentes de variância. O comprimento da cadeia foi de  $G = 60.000$  ciclos após um período de aquecimento que compreendeu 10.000 ciclos. As amostras foram salvas a cada dez ciclos. Para cada componente de variância, a aproximação da seqüência monotônica inicial (1992) foi usada para calcular o tamanho efetivo da amostra (TEA), que estima o número de amostras independentes com o índice de informação equivalente àquele contido dentro das 6.000 amostras dependentes (SORENSEN et al., 1995).

As correlações de ordem de Pearson e de Kendall entre a média a posteriori ( $\hat{a}_j$ ) e o valor verdadeiro ( $a_j$ ) dos efeitos genéticos aditivos foram usados para comparar MAMR e MA em termos de ordenamento dos animais para seleção. Além disso, a média de  $a_j$  para animais ordenados como 10% superiores baseado na sua  $\hat{a}_j$  obtida pelo MAMR e a média  $a_j$  para os animais ordenados como 10% superior baseado em sua  $\hat{a}_j$  obtida pelo MA, foi computada para avaliar potenciais diferenças na resposta de seleção obtida pelos dois modelos avaliados.

Estas quantidades foram também computadas para os animais 5% superiores.

**Critério de Escolha do Modelo.** O Pseudo-Fator de Bayes (PFB) (GELFAND, 1996) foi usado como critério para a escolha do modelo de melhor ajuste. O PFB envolve a avaliação da densidade do primeiro estágio em [5] para cada amostra MCMC. Para comparar MAMR com o MA, o PFB correspondente foi determinado ser:

$$PBF_{MAMR,MA} = \prod_{j \in S} \frac{p(y_j | \mathbf{y}_{(-j)})_{MAMR}}{p(y_j | \mathbf{y}_{(-j)})_{MA}}$$

onde  $p(y_j | \mathbf{y}_{(-j)})_{MAMR}$  e  $p(y_j | \mathbf{y}_{(-j)})_{MA}$  são as ordenada preditivas condicionais (CPO) para a observação  $y_j$  condicional em todas as outras observações  $\mathbf{y}_{(-j)}$  exceto  $y_j$ , específicas para cada modelo. Uma aproximação MCMC para o CPO para  $y_j$  usando o modelo M, é obtida por uma média harmônica:

$$p(y_j | \mathbf{y}_{(-j)})_M \approx \frac{1}{\frac{1}{G} \sum_{l=1}^G p^{-1}(y_j | \boldsymbol{\beta}^{(l)}, \mathbf{u}^{(l)}, \mathbf{a}^{(l)}, \sigma_e^{2(l)})_M}$$

onde  $\boldsymbol{\beta}^{(l)}, \mathbf{u}^{(l)}, \mathbf{a}^{(l)}$  e  $\sigma_e^{2(l)}$  são as amostras pós aquecimento MCMC para  $\boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{a}$  e  $\sigma_e^2$ , respectivamente,  $l = 1, 2, \dots, G$ .

### Aplicação em dados de campo

Registros de ganho pós-desmame (GPD) de animais produtos do cruzamento entre as raças Nelore e Hereford sob avaliação genética no Brasil foram analisados para comparar o ajuste do MAMR com o MA convencional em dados de campo. De um total de 61.656 GPD registros coletados entre 1974 e 2000 por um programa de melhoramento de grande escala chamado de "Conexão delta G", um subconjunto de 22.717 registros permaneceu após a exclusão de registros de animais com

paternidade desconhecida (47,5%), grupos contemporâneos com menos de 10 animais (14,9%) e touros com menos de cinco filhos (0,7%). Havia 40.082 animais representados no arquivo de pedigree. Os animais foram criados a pasto sob condições extensivas em 15 rebanhos e em três diferentes regiões, duas das quais eram tropicais e uma subtropical. A região 1 compreendia duas fazendas situadas entre a latitude 14°S e 16°S com 5.410 registros (23,8%), região 2 compreendia três fazendas situadas entre 21°S e 23°S com 3.110 registros (13,7%), e a região 3 tinha dez fazendas localizadas entre 30°S e 32°S com 14.197 registros (62,5%). O GPD médio foi de 98,2kg  $\pm$  41,2 entre todas as composições raciais, e as médias específicas por grupo racial são apresentados na Tabela 1. As idades dos terneiros ao desmame variaram de 114 a 300 dias com uma média de 208 dias, enquanto que períodos de teste pós-desmama variaram de 106 a 483 dias com uma média de 280 dias.

Os animais com registros tiveram composições raciais que variavam de Hereford puro a Nelore; entretanto, os animais Hereford puros e F1 representavam quase 90% dos registros (Tabela 1) sem nenhum animal Nelore puro que tivesse registro. As vacas foram representadas principalmente por animais puros de cada raça. A maioria dos animais com registros na parte tropical do país (regiões 1 e 2) eram F1 (Tabela 1) uma vez que estes rebanhos pertenciam aos produtores de Hereford do sul do Brasil e de produtores de Nelore do Brasil central cooperando na produção de animais da raça Braford.

**Tabela 1.** Distribuição dos registros por região, número total de indivíduos com registros e ganho médio pós-desmama por grupos de composição racial no conjunto de dados Nelore (N) - Hereford (H)

Composição Racial	Número de Indivíduos				Média, kg	DP, kg
	Região 1	Região 2	Região 3	Total		
BC <sub>(Nelore)</sub>	0	0	91	91	102,3	48,7
F <sub>1</sub> (H × N)	5.346	2.997	0	8.343	92,5	37,7
F <sub>1</sub> (N × H)	0	0	375	375	116,7	37,6
F <sub>2</sub>	0	18	35	53	105,2	42,6
? Nelore	0	79	1.006	1.085	104,5	45,9
BC <sub>(Hereford)</sub>	8	12	560	580	109,0	43,7
Hereford	0	0	11.660	11.660	99,9	42,4
Outros	56	4	470	530	112,0	39,3

Os efeitos fixos não genéticos em ambos os modelos incluíram os efeitos principais de região, sexo, duração do período do teste pós-desmama, e efeitos linear e quadrático da idade da vaca, este último foi incluído para modelar um possível crescimento compensatório devido à idade da vaca. Os efeitos fixos genéticos foram especificados com base no mesmo modelo de perdas por epistasia (KINGHORN, 1980) para um cenário de duas raças, incluindo um efeito aditivo representado pela proporção da raça Nelore, um efeito de dominância Nelore-Hereford, e por um efeito da interação A × A Nelore-Hereford. Além disso, a porção de efeitos fixos do modelo foi expandida para permitir interações entre sexo, duração do teste, e os efeitos polinomiais da idade da vaca com proporção racial.

A interação da região com a proporção racial foi inicialmente considerada, mas teve de ser eventualmente eliminada devido a problemas de multicolinearidade uma vez que quase todos os animais com registros nas regiões 1 e 2 eram F1, como relatado previamente. Os grupos de contemporâneos (rebanho, ano, estação e subclasses de manejo) foram modelados como efeitos aleatórios não correlacionados. Devido à falta de informação a priori objetiva nesta população, priores uniformes limitados foram adotados em  $b$  e conjugado, contudo especificações relativamente não informativas, nos componentes de variância, especificamente,

$$v_{A_1} = v_{A_2} = v_{S_{12}} = v_u = v_e = 5, s_{A_1}^2 = s_{A_2}^2 = 80 \text{ kg}^2, s_{S_{12}}^2 = 10 \text{ kg}^2,$$

$$s_u^2 = 850 \text{ kg}^2 \text{ e } s_e^2 = 350 \text{ kg}^2.$$

O comprimento da cadeia MCMC para GPD foi de 200.000 ciclos após 15.000 ciclos do período de aquecimento e as amostras eram salvas a cada dez ciclos, para MAMR e MA, utilizando-se o programa INTERGEN (CARDOSO, 2008). Médias, moda, percentis e desvios -padrão a posteriori dos parâmetros foram obtidos de suas densidades a posteriori marginais. As correlações de ordenamento de Kendall foram calculadas entre MAMR e MA para as médias a posteriori dos efeitos genéticos aditivos baseados em todos os animais por grupo de composição racial.

## Resultados e Discussão

### Estudo da Simulação

**Variâncias Genéticas Aditivas Multirraciais.** As médias a posteriori, moda, desvios -padrão, e os intervalos de probabilidade de 95% a posteriori (IPP) para os componentes de variância médios calculados a partir das cinco réplicas da população I obtidos por MCMC usando MAMR ou MA são apresentados na Tabela 2. A média calculada a posteriori e a moda de todos os componentes de variância obtidos pelo MAMR indicaram que estas estimativas foram essencialmente não-viesadas. Os limites de 95% IPP individuais incluíram o verdadeiro valor do parâmetro em 19 dos 20 casos (baseados nos quatro componentes de variância estimados dentro de cada um das cinco réplicas), estando, deste modo, dentro de sua expectativa probabilística.

A variância genética aditiva única estimada usando MA para a população I foi ligeiramente maior do que a média dos dois valores verdadeiros para as variâncias genéticas específicas por raça, sendo esse desvio provavelmente devido à variância da segregação entre raças ser diferente de zero. Considerando a complexidade da estrutura da população multirracional e os tamanhos de amostra neste estudo, os resultados na Tabela 2 indicam que uma análise MAMR baseada em MCMC infere fidedignamente sobre os componentes de variância genética aditivas nas populações que consistem de animais produtos de cruzamentos.

**Tabela 2.** Valores observados, média a posteriori (MÉDIAP), desvio-padrão a posteriori (DPP), moda a posteriori (MODAP), intervalos de probabilidade de 95% a posteriori (IPP), e tamanho efetivo de amostra (TEA) para as variâncias médias de cinco réplicas da População I (população com duas raças), baseado nas análises usando o modelo animal convencional ou o modelo animal multirracial.

Variâncias <sup>a</sup>	Valor					
	verdadeiro	MÉDIAP	DPP	MODAP	IPP 95%	TEA
<b>Modelo animal convencional</b>						
$\sigma_A^2$	-	84,3	9,7	83,2	66,6 a 104,5	856
$\sigma_e^2$	100,0	105,1	5,9	105,6	93,2 a 116,5	1.108
<b>Modelo animal multirracial</b>						
$\sigma_{A_1}^2$	100,0	106,4	14,1	105,5	80,0 a 135,3	1.245
$\sigma_{A_2}^2$	50,0	48,7	10,4	46,6	30,2 a 70,9	1.046
$\sigma_{S_{12}}^2$	20,0	21,3	8,2	19,6	6,7 a 38,6	1.205
$\sigma_e^2$	100,0	100,2	6,1	100,0	88,0 a 111,9	1.003

<sup>a</sup>  $\sigma_A^2$  = variância genética aditiva,  $\sigma_e^2$  = variância residual,  $\sigma_{A_1}^2$  = variância genética aditiva para a raça 1,  $\sigma_{A_2}^2$  = variância genética aditiva para a raça 2,  $\sigma_{S_{12}}^2$  = variância genética aditiva devido a segregação entre as raças 1 e 2.

O MAMR também caracteriza adequadamente a variabilidade genética heterogênea devido aos diferentes grupos raciais nas populações simuladas do cruzamento. Na Tabela 3, é apresentada a variância genética aditiva ( $\sigma_{A_i}^2$ ) estimada e verdadeira para diferentes grupos raciais. A variância genética de cada grupo racial usando o MAMR é uma função de variâncias específicas por raça e da variância da segregação; por exemplo, assumindo ausência de consangüinidade, a variância genética do grupo F2  $\sigma_{AF_2}^2$  é obtida por  $0,5\sigma_{A_1}^2 + 0,5\sigma_{A_2}^2 + \sigma_{S_{12}}^2$  e, em geral, para o grupo racial  $g$  por

$$\sigma_{A_g}^2 = \sum_{b=1}^B f_b^g \sigma_{A_b}^2 + \sum_{b=1}^{B-1} \sum_{b'>b}^B 2(f_b^s f_{b'}^s + f_b^d f_{b'}^d) \sigma_{S_{bb'}}^2$$

(LO et. al., 1993) enquanto que uma variância genética comum é atribuída a todos os grupos raciais no MA.

**Tabela 3.** Valores observados e as médias empíricas das variâncias genéticas aditivas da média a posteriori (MÉDIAP), obtidas pelo modelo animal multirracial para as diferentes composições raciais na População I (população com duas raças) nas cinco réplicas.

Composição Racial	Valor verdadeiro	MÉDIAP <sup>a</sup>
P <sub>1</sub>	100,0	106,4 ± 5,4
RC <sub>1</sub>	97,5	102,7 ± 2,8
F <sub>1</sub>	75,0	77,5 ± 3,1
F <sub>2</sub>	95,0	98,9 ± 4,1
RC <sub>2</sub>	72,5	73,8 ± 4,1
P <sub>2</sub>	50,0	48,7 ± 4,8

<sup>a</sup>Para todas as composições raciais, a média a posteriori correspondente usada no modelo animal convencional (MA), foi 84,3 ± 3,3

**Escolha do Modelo.** O PFB foi usado para comparar o MAMR com o MA no ajuste de cada série de dados simulados. O PFB para MAMR/AM variou de  $9.785 \times 10^2$  a  $3.337 \times 10^6$  nas cinco réplicas da população I, desse modo estando sempre a favor do MAMR. Estes resultados indicam que as probabilidades a posteriori variam de aproximadamente 1.000 a 300.000 a favor do MAMR sobre o MA para o ajuste do modelo aos dados. Inversamente, quando as cinco séries de dados da População II (cenário de raça pura) foram analisadas, o PFB variou de  $1.163 \times 10^{-5}$  a 5.472, desse modo estando a favor do MA ou inconclusivo. Portanto, o PFB foi sempre capaz de escolher precisamente o modelo mais correto para populações multirraciais e quando a estrutura de raça pura foi postulada, geralmente escolheu o modelo mais parcimonioso (MA) embora MAMR e MA fossem equivalentes neste caso. Esses resultados validaram o uso do PBF como ferramenta para a escolha de modelo em populações multirraciais.

**Efeitos Genéticos Aditivos Preditos.** As correlações de ordenamento de Kendall e de Pearson entre os efeitos genéticos aditivos verdadeiros e a média a posteriori são apresentados na Tabela 4. Na População I, as correlações de Kendall foram maiores entre os efeitos genéticos aditivos verdadeiros e a média a posteriori do MAMR do que entre os efeitos genéticos aditivos verdadeiros e a média a posteriori do MA para todas as intensidades da seleção (5% e 10% superiores ou todos os animais) consideradas. As diferenças, entretanto, foram pequenas não havendo evidência de diferença ( $P > 0,05$ ) entre a média de  $a_j$  dos animais ordenados como 10% superiores (e 5%) pela sua  $\hat{a}_j$  usando MAMR e a média de  $a_j$  para animais ordenados como 10% superiores (e 5%) pela sua  $\hat{a}_j$  usando MA (dados não apresentados). Deve-se notar, entretanto, que deriva genética e segregação mendeliana limitam o poder desta avaliação de forma similar a ponderação da efetividade da seleção assistida por marcadores (DEKKERS; HOSPITAL, 2002). Não há virtualmente diferença nas correlações de ordem entre os modelos para as séries de dados geradas na População II. Além disso, as ordenações das correlações de Kendall entre  $\hat{a}_j$  obtida pelo MAMR e  $\hat{a}_j$  obtida pelo MA foram elevadas em ambas as Populações I e II. Os resultados da correlação de Pearson seguem padrão similar ao discutido para correlações de Kendall, tendo somente magnitudes um pouco maiores (Tabela 4). Como esperado, o MA convencional e o MAMR desempenharam similarmente quando as raças tiveram a mesma variância genética e sem variância devido à segregação entre raças na População II.

**Tabela 4.** Médias empíricas das correlações de ordem de Kendall e de Pearson entre os efeitos genéticos aditivos verdadeiros e médias a posteriori obtidas pelo modelo animal multirracial (MAMR) e pelo modelo animal convencional (MA), para todos os animais, animais 10% e 5% superiores para cada uma das populações I e II

Cenário de Simulação <sup>b</sup>	Porcentagem de animais	Par em comparação		
		MA-verdadeiro	MAMR-verdadeiro	MAMR-AM
<i>Correlação de Kendall</i>				
População I	Todos	0,560 ± 0,026	0,562 ± 0,026	0,940 ± 0,009
População I	10% superiores	0,296 ± 0,013	0,303 ± 0,012	0,898 ± 0,013
População I	5% superiores	0,266 ± 0,030	0,279 ± 0,025	0,892 ± 0,022
População II	Todos	0,545 ± 0,023	0,545 ± 0,023	0,978 ± 0,014
População II	10% superiores	0,257 ± 0,050	0,256 ± 0,049	0,961 ± 0,022
População II	5% superiores	0,236 ± 0,051	0,236 ± 0,054	0,957 ± 0,025
<i>Correlação de Pearson</i>				
População I	Todos	0,773 ± 0,026	0,775 ± 0,025	0,994 ± 0,001
População I	10% superiores	0,479 ± 0,042	0,488 ± 0,037	0,986 ± 0,003
População I	5% superiores	0,442 ± 0,073	0,455 ± 0,058	0,985 ± 0,006
População II	Todos	0,753 ± 0,022	0,752 ± 0,023	0,999 ± 0,001
População II	10% superiores	0,407 ± 0,091	0,405 ± 0,090	0,997 ± 0,003
População II	5% superiores	0,364 ± 0,106	0,362 ± 0,108	0,997 ± 0,004

<sup>a</sup>Baseadas em cinco réplicas para cada população.

<sup>b</sup>População I: dados gerados com diferentes variâncias genéticas aditivas e a variância de segregação diferente de zero; População II: dados gerados com variâncias genéticas aditivas iguais e variância de segregação igual a zero.

## **Análise do Ganho Pós-desmama**

**Escolha do Modelo.** Para a análise de dados de GPD dos animais cruzados Nelore-Hereford, o PFB comparando MAMR/AM foi  $1.152 \times 10^4$ . Isto implica que as probabilidades a posteriori para a hipótese que MAMR teve um ajuste melhor aos dados do que o MA são maiores de que 10.000, provendo evidência decisiva em favor do MAMR para estes dados de cruzamento.

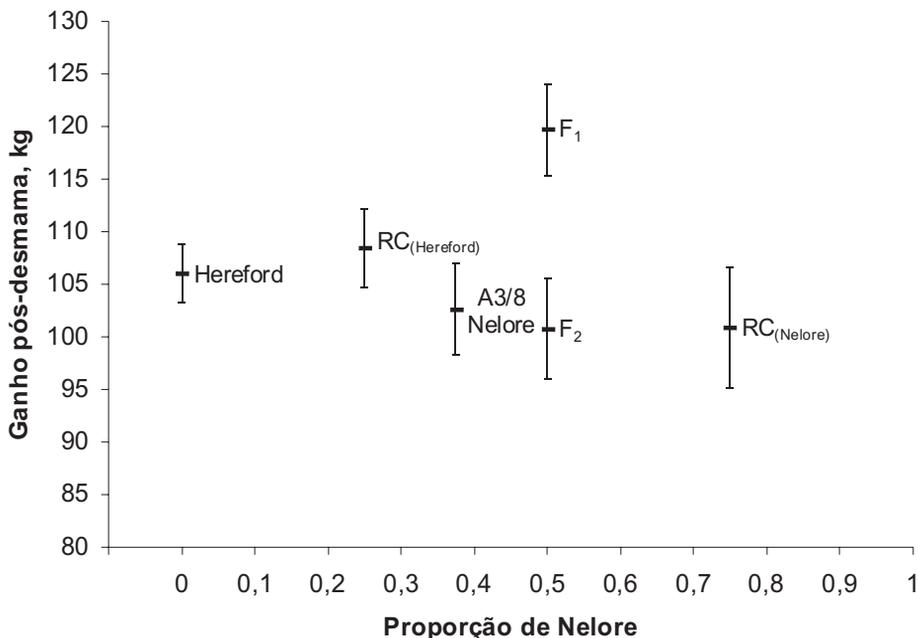
**Efeitos Genéticos Fixos.** Médias a posteriori e desvios-padrão dos efeitos genéticos fixos do GPD obtido por MAMR e MA usando a parametrização de perda epistática de Kinghorn (1980) são apresentados na Tabela 5. A inferência obtida usando ambos modelos foi similar com a média do GPD decrescendo a medida que a proporção de Nelore aumentou. Como esperado, a dominância afeta favoravelmente o GPD, enquanto que a interação aditiva  $\times$  aditiva (isto é, perda epistática) afeta adversamente o GPD. Foi realizada uma tentativa de ajustar o modelo completo de dois loci para efeitos genéticos fixos (HILL, 1982; WOLF et al., 1995); entretanto, esta análise não foi bem sucedida devido às correlações extremamente elevadas entre os coeficientes dos efeitos genéticos que variam de 0,92 entre aditivo  $\times$  aditivo ( $2f_1f_2$ ) e a dominância  $\times$  dominância ( $f_{12}^2$ ) a um máximo de 0,99 entre  $f_{12}^2$  e os coeficientes aditivos  $\times$  dominância ( $f_1f_{12}$ ). Um problema similar foi observado por Birchmeier et al. (2002), que eventualmente decidiu por um modelo com somente efeitos aditivos e de dominância, sem efeitos epistáticos. Os efeitos genéticos fixos não aditivos são geralmente difíceis de estimar usando dados de campo por causa do confundimento e da multicolinearidade (KLEI et al., 1996; BIRCHMEIER et al., 2002), particularmente quando vários efeitos epistáticos são modelados. Conseqüentemente, os efeitos genéticos fixos nos sistemas de avaliação genética multirraciais geralmente incluem apenas efeitos aditivos e de dominância (CUNNINGHAM, 1987; KLEI et al., 1996; MILLER; WILTON, 1999; SULLIVAN et al., 1999). A especificação da informação a priori sobre efeitos genéticos fixos, conforme disponíveis na literatura, pode ser útil para análises de conjuntos de dados de populações produto de cruzamentos e com estrutura desbalanceada (QUAAS; POLLAK, 1999) para reduzir os efeitos de multicolinearidade entre os efeitos dos coeficientes genéticos. Estimativas fidedignas de efeitos de dominância estão disponíveis da literatura por exemplo, Gregory et al. (1999), enquanto que estimativas relativas a efeitos

epistáticos são muito raras (ARTHUR et al., 1999; KOCH et al., 1985). Especificações simplificadas de perda por recombinação (DICKERSON, 1973; KINGHORN, 1980; KINGHORN, 1987) fornecem uma alternativa parcimoniosa entre o modelo de dois-loci completo (HILL, 1982; WOLF et al., 1995) e modelos aditivos/dominantes atualmente usados.

**Tabela 5.** Médias a posteriori (MEDIAP) e desvio-padrão a posteriori (DPP) dos efeitos genéticos fixos obtidos pelo modelo animal multirracial (MAMR) e o modelo animal convencional (MA) para ganho pós-desmama em cruzas Nelore-Hereford.

Efeito (Parâmetro)	MAMR		MA	
	MEDIAP	DPP	MEDIAP	DPP
Aditivo ( $\beta_{A_1}$ ), kg	-28,3	10,0	-31,0	10,3
Dominância ( $\beta_{D_{12}}$ ), kg	37,1	5,0	35,8	4,9
Aditivo $\times$ aditivo ( $\beta_{A_{A_{12}}}$ ), kg	-31,6	9,1	-29,1	8,7

As médias a posteriori e os IPP 95% para efeitos do grupo de composição racial obtidos pelo MAMR para os grupos de composição racial mais freqüentes com registros (Hereford, produtos de retrocruzamentos, F1, F2 e 3/8 Nelore) na região 3 (entre 30°S e 32°S) são apresentados na Figura 1. Estas médias foram muito similares tanto quando calculadas pelo MAMR quanto quando calculadas pelo MA, variando entre uma diferença mínima de 0,10 kg para a raça Hereford a uma diferença máxima de 1,00 kg para os produtos F1. Obviamente, as mesmas diferenças médias foram estimadas nas outras duas regiões visto que a interação entre região e os efeitos da composição racial não foi modelada.



**Fig. 1.** Média a posteriori (marcas intermediárias) e intervalo de probabilidade a posteriori 95% (marcas das extremidades) do ganho pós-desmama dos terneiros Hereford, retrocruzamento Hereford ( $RC_{(Hereford)}$ ), avançado 3/8 (A3/8) Nelore Hereford, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> e retrocruzamento Nelore ( $RC_{(Nelore)}$ ) obtidas pelo modelo animal multirracial.

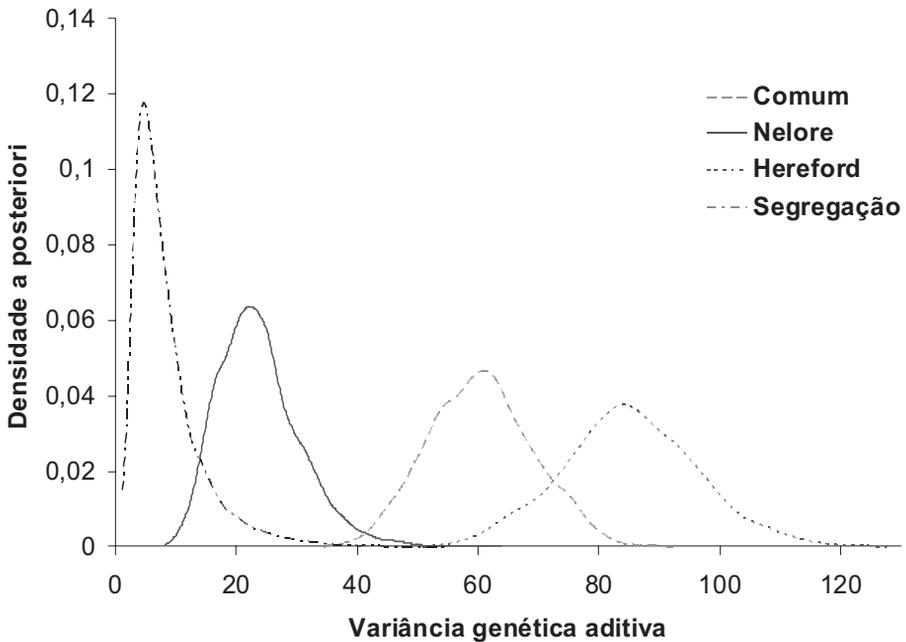
**Variâncias Genéticas Aditivas e Herdabilidade.** A Tabela 6 apresenta os componentes de variância para GPD estimados pelo MAMR e pelo MA. As variâncias genéticas obtidas para as raças Nelore e Hereford pelo MAMR diferiram substancialmente em magnitude. A raça Hereford teve uma variância genética média a posteriori que foi quase o quádruplo da obtida para a raça Nelore com nenhuma sobreposição aparente entre o IPP 95% obtido para estes parâmetros (Tabela 6). Usando o MA convencional, uma variância genética média a posteriori intermediária entre as médias a posteriori do Nelore e do Hereford no MAMR foi obtida, como apresentado nas densidades a posteriori destes componentes de variância (Figura 2). A média a posteriori da variância devida à segregação entre as raças Hereford e Nelore foi de aproximadamente 35,4% da variância genética média a posteriori do Nelore, mas representa somente 9,9% da variância genética média a posteriori para a raça Hereford (Tabela 6).

Estas percentagens foram maiores do que aquelas encontradas para peso ao nascer e ao desmame dos cruzamentos entre Angus e Brahman na Florida, variando de 1,4 a 3,1% (ELZO; WAKEMAN, 1998). A magnitude da variância da segregação relativa à variância genética para a raça Hereford (9,9%) foi, entretanto, menor que os resultados obtidos para peso ao nascer para produtos de cruzamentos entre as raças Hereford e Nelore na Argentina (16,5%) (BIRCHMEIER et al., 2002). A variância para a raça Nelore foi da ordem de 73,5% da magnitude da estimada para a raça Hereford para peso ao nascer nesse estudo, enquanto que a raça Nelore apresentou variância genética para GPD equivalente a, apenas, 27,9% em relação a raça Hereford no presente estudo (Tabela 6). A existência de um efeito escalar nas variâncias fenotípicas, observado quando grupos com média fenotípica maior têm também variância fenotípica maior (FALCONER; MACKAY, 1996), poderia exacerbar a diferença entre as variâncias genéticas para as raças Hereford e Nelore. Isto é, a pressuposição de variâncias residuais homoscedásticas, viesaria ambas as estimativas das variâncias genéticas raciais, devido às correlações amostrais altamente negativas que existe entre as amostras MCMC das variâncias genéticas raciais e as amostras da  $\sigma_e^2$  (dados não apresentados). Entretanto, não há evidência de efeito escalar para os dados do presente estudo na Tabela 1. Todos os grupos, exceto o F1, têm desvios-padrão fenotípicos bastante similares com nenhum relacionamento aparente da variância com a média desses grupos.

**Tabela 6.** Média a posteriori (MEDIAP), desvio-padrão a posteriori (DPP), moda a posteriori (MODAP), intervalo de probabilidade a posteriori 95% (IPP), e tamanho efetivo das amostras (TEA) da variância estimada para ganho pós-desmama em cruzas Nelore-Hereford, obtidas pelo modelo animal multirracial e modelo animal convencional.

Variâncias <sup>a</sup>	MEDIAP, kg <sup>2</sup>	DPP, kg <sup>2</sup>	MODAP, kg <sup>2</sup>	IPP 95%, kg <sup>2</sup>	TEA
Modelo animal convencional					
$\sigma_A^2$	60,5	8,7	61,0	44,3 a 77,7	225
$\sigma_{cg}^2$	900,5	43,4	906,5	818,1 a 988,7	15.389
$\sigma_e^2$	346,0	7,6	346,8	331,0 a 360,8	291
Modelo animal multirracial					
$\sigma_{A_1}^2$	23,8	6,9	22,4	13,0 a 39,5	171
$\sigma_{A_2}^2$	85,2	11,3	84,1	63,2, a 108, 5	223
$\sigma_{A_{12}}^2$	8,4	5,8	4,7	2,3 a 24,8	2.436
$\sigma_{cg}^2$	898,0	43,3	888,6	816,7, a 986,1	13.685
$\sigma_e^2$	339,4	7,5	339,6	324,4, a 354,0	259

<sup>a</sup>  $\sigma_A^2$  = variância genética aditiva,  $\sigma_{cg}^2$  = variância devida aos grupos de contemporâneos,  $\sigma_e^2$  = variância residual,  $\sigma_{A_1}^2$  = variância genética aditiva para a raça Nelore (1),  $\sigma_{A_2}^2$  = variância genética aditiva para a raça Hereford (2),  $\sigma_{A_{12}}^2$  = variância genética aditiva devido a segregação entre raças.



**Fig. 2.** Densidades a posteriori das variâncias genéticas aditivas e da segregação obtidas pelo modelo animal multirracial (MAMR) e da variância genética aditiva homogênea (comum às duas raças) obtidas pelo modelo animal convencional (MA) para ganho pós-desmama em cruzas Nelore-Hereford.

As herdabilidades para as composições raciais prevalentes na população estudada são apresentadas na Tabela 7. As herdabilidades foram determinadas não incluindo a variância do grupo de contemporâneos como parte da variância fenotípica para permitir a comparação com outros trabalhos onde os grupos de contemporâneos são frequentemente ajustados como efeitos fixos (ELER et al., 1995; KOOTS et al., 1994; MEYER, 1992). As médias a posteriori da herdabilidade aditiva ( $h_A^2$ ) obtida pelo MAMR variaram entre um mínimo de 0,07 para animais da raça Nelore a um máximo de 0,20 para a raça Hereford, com valores intermediários para as outras composições raciais. Como esperado, a  $h_A^2$  média a posteriori usando o MA teve um valor intermediário (0,15). Estas estimativas são consideravelmente menores do que o valor médio de 0,31 determinado para GPD baseado em 177 estudos (KOOTS et al., 1994). A  $h_A^2$  estimada para a raça Hereford, dentro da magnitude esperada para ambientes extensivos de produção no Brasil, é maior do que a estimativa da herdabilidade de 0,16 para o peso ao ano para a raça Hereford em sistemas de produção em pastejo na Austrália

(MEYER, 1992). Por outro lado, a média a posteriori obtida para a  $h_A^2$  para a raça Nelore foi baixa e menor do que a estimativa correspondente de 0,16 observada para o peso ao ano em um outro conjunto de dados da Nelore no Brasil (ELER et al., 1995) Entretanto, uma vez que a raça Nelore foi representada apenas por pais sem registros na população estudada, não é apropriado para comparar os resultados destes dois conjuntos de dados diferentes devido, por exemplo, a estruturas diferentes das populações. Outra possível razão para as baixas herdabilidade estimadas é o viés devido à seleção, uma vez que animais com paternidade desconhecida não foram considerados, incluindo-se somente progênie de inseminação artificial ou de acasalamentos individualmente controlados neste estudo. As baixas herdabilidades, entretanto, não invalidam as comparações dos modelos considerados neste estudo uma vez que, se afetaram os resultados foi no sentido de diminuir as diferenças no desempenho entre os modelos MAMR e MA.

**Tabela 7.** Média a posteriori (MEDIAP), desvio-padrão a posteriori (DPP), moda a posteriori (MODAP), intervalo de probabilidade a posteriori 95% (IPP), e tamanho efetivo das amostras (TEA) da herdabilidade aditiva direta do ganho pós-desmama para diferentes composições Nelore-Hereford, obtidas pelo modelo animal multirracial e modelo animal convencional.

Composição racial	MÉDIAP	DPP	MODAP	IPP 95 %	TEA
Modelo animal convencional					
Global	0,15	0,02	0,15	0,11 a 0,19	225
Modelo animal multirracial					
Nelore	0,07	0,02	0,06	0,04 a 0,11	168
RC <sub>(Nelore)</sub>	0,11	0,02	0,11	0,08 a 0,15	188
F <sub>1</sub>	0,14	0,02	0,14	0,10 a 0,18	179
F <sub>2</sub>	0,16	0,02	0,15	0,12 a 0,20	251
A? -Nelore <sup>a</sup>	0,17	0,02	0,17	0,13 a 0,22	244
RC <sub>(Hereford)</sub>	0,18	0,02	0,18	0,14 a 0,22	214
Hereford	0,20	0,02	0,20	0,15 a 0,25	219

<sup>a</sup>Geração avançada de composição 3/8 Nelore e 5/8 Hereford

Apesar da disponibilidade da metodologia para a inferência em variâncias genéticas aditivas multirraciais (BIRCHMEIER et al., 2002; ELZO, 1994), diversos modelos recentemente propostos (MILLER; WILTON, 1999; POLLAK, 2006; QUAAS; POLLAK, 1999; SULLIVAN et al., 1999) supõem que todas as raças têm a mesma variância genética aditiva e ausência de variância genética devido à segregação entre raças em cruzamentos avançados. Uma potencial vantagem do MAMR bayesiano sobre as especificações de Elzo (1994) e de Birchmeier et al. (2002) é a habilidade para incorporar informação a priori sobre os componentes de variância genéticas específicas das raças e de segregação entre elas. Mesmo que a existência de informação a priori para variância de

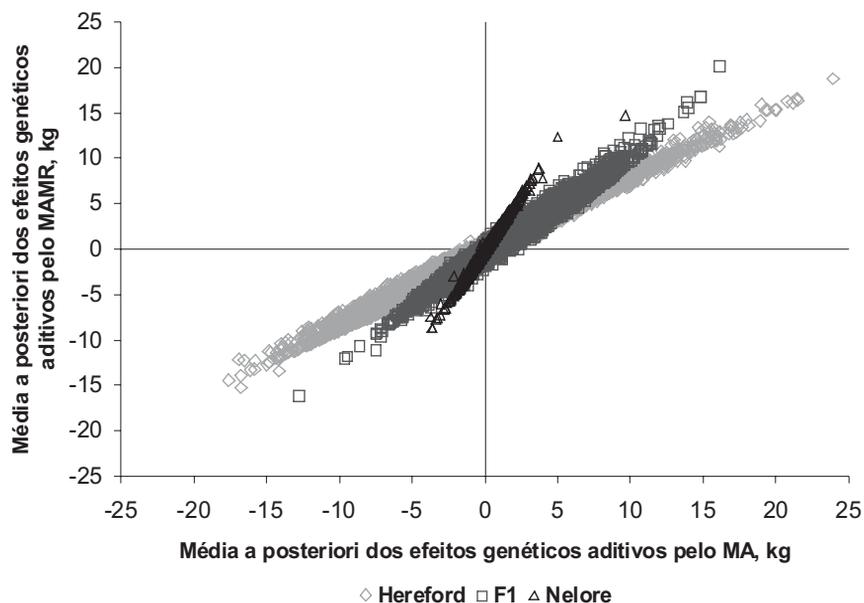
segregação seja limitada (ELZO; WAKEMAN, 1998; BIRCHMEIER et al., 2002), há extensa informação disponível sobre variâncias raciais por exemplo, Meyer (1992) e Koots et al. (1994), que poderia ser incorporada através das densidades a priori especificadas no terceiro estágio do MAMR.

**Efeitos Genéticos Aditivos Animal.** O ordenamento de animais por mérito genético e posterior seleção é o objetivo central dos programas de melhoramento. As correlações de ordem de Kendall entre as médias a posteriori dos efeitos genéticos aditivos obtidos pelo MAMR e pelo MA para todos os animais da população dos diferentes grupos raciais e dentro dos grupos raciais mais freqüentes no conjunto de dados são apresentados na Tabela 8. A correlação de ordem para a população (incluindo todos os grupos raciais) foi alta, indicando concordância entre os ordenamentos do MAMR e do MA. Mesmo assim, como as correlações não foram iguais a 1,00, haverá algumas diferenças entre modelos MAMR e MA ao selecionar animais superiores como reprodutores. As ordenações foram menos afetadas dentro dos grupos raciais do que considerando todos os animais conjuntamente. Isto era esperado devido às diferentes variâncias genéticas (e conseqüentemente a dispersão de efeitos genéticos aditivos) que foram estimadas para cada grupo de composição racial pelo MAMR ao contrário de uma variância genética comum pelo MA convencional. O gráfico de dispersão na Figura 3 dos efeitos genéticos aditivos médios a posteriori para o MAMR vs. o MA para as raças Hereford e Nelore e para a geração F1 fornece evidência adicional da diferença entre os modelos em termos de ajuste da variabilidade específica de grupo racial nos efeitos genéticos; é aparente na Figura 3 que grupos raciais têm inclinações diferentes para uma regressão linear da média a posteriori dos efeitos genéticos do MA em relação à média a posteriori dos efeitos genéticos do MAMR e, conseqüentemente, os ordenamentos serão mais similares dentro do que através dos grupos raciais. Para o ordenamento global de todos os grupos raciais esperam-se diferenças maiores para os animais com efeitos genéticos extremos os quais são, geralmente, de maior interesse para a seleção.

**Tabela 8.** Correlação de ordem de Kendall entre a média a posteriori dos efeitos genéticos aditivos pelo modelo animal multirracial e o modelo animal convencional para todos os animais dentro das composições mais freqüentes da raça.

Composição racial	Número de animais	Correlação de rank de Kendall
Todos	40.082	0,875
Nelore	7.445	0,939
RC <sub>(Nelore)</sub>	91	0,906
F <sub>1</sub> (H × N)	8.343	0,907
F <sub>1</sub> (N × H)	375	0,869
F <sub>2</sub>	53	0,875
A? - Nelore <sup>a</sup>	337	0,949
RC <sub>(Hereford)</sub>	580	0,942
Hereford	19.976	0,936

<sup>a</sup>Geração avançada de composição 3/8 Nelore e 5/8 Hereford



**Fig. 3.** Gráfico da média a posteriori dos efeitos genéticos aditivos dos animais Hereford, Nelore e F1 obtidos pelo modelo animal multirracial (MAMR) vs. aqueles obtidos pelo modelo animal convencional (MA).

As diferenças esperadas na progênie (DEP) no cenário multirracial são funções dos efeitos genéticos fixos e aleatórios (ARNOLD et al., 1992; ELZO, 1994; KLEI et al., 1996; SULLIVAN et al., 1999). Os coeficientes para os efeitos genéticos fixos (aditivo, dominância, etc.) dependerão do genótipo do par no acasalamento e, conseqüentemente, a comparação entre candidatos para a seleção deve ser feita para composições raciais específicas dos pares. O efeito genético aditivo corresponde à habilidade combinatória geral do indivíduo e não depende do genótipo dos pares. A determinação das habilidades combinatórias específicas requer a estimação de variâncias genéticas não aditivas. Mesmo que teoricamente um modelo genético completo para duas raças aditivo e dominância esteja disponível (LO et al., 1995), este modelo requer um número muito maior de componentes de variância para ser estimado (acima de 25 quando a consangüinidade está presente) e assim pode ser impraticável nas avaliações genéticas.

**Desenvolvimentos futuros.** A generalização do modelo MAMR para a análise de características múltiplas ou de efeitos genéticos aditivo-maternais é possível usando as matrizes genética de variância–covariância multirraciais como proposto por Cantet e Fernando (1995) seguindo Lo et al. (1993). Outra generalização potencialmente importante do MAMR seria contemplar situações de heteroscedasticidade residual usando um modelo estrutural como em Foulley e Quaas (1995).

Devido a questões computacionais envolvidas na inferência MCMC, o MAMR pode ser implementado para a avaliação genética de grandes populações de gado de corte usando uma aproximação empírica de Bayes. Neste caso, os componentes de variância poderiam ser estimados para um subconjunto de dados na população de interesse usando MCMC. As equações de modelos mistos multirraciais (ver apêndice em Cardoso e Tempelman (2004) poderiam então ser usadas para prover as melhores estimativas lineares não viesadas (BLUE) para elementos de  $\beta$  e BLUP de  $u$  e de  $a$  para todos os indivíduos dentro da população.

## **Considerações finais e implicações para o melhoramento genético**

A predição precisa do desempenho de animais produtos de cruzamentos é um dos fatores mais importantes para determinar o sucesso de programas de melhoramento na pecuária moderna, sendo que uma proporção substancial da carne é atualmente produzida por animais produtos de cruzamentos. Estas predições requerem estimativas confiáveis de médias genotípicas e valores genéticos para populações multirraciais complexas. Para alcançar este objetivo a inferência Bayesiana fornece uma plataforma de trabalho genérica que aperfeiçoa a combinação de informação obtida dos dados com conhecimento prévio.

Avaliações genéticas multirraciais têm sido previamente conduzidas usando pressuposições do modelo animal convencional, mais especificamente variâncias genéticas comuns através de grupos raciais e sem variância genética devida à segregação entre as raças.

Os modelos hierárquicos Bayesianos são uma ferramenta poderosa disponível aos melhoristas para descrever a complexidade biológica e ambiental envolvida no desempenho dos cruzamentos em bovinos de corte. A implementação de modelos mais realistas para a variabilidade genética aditiva e correlações entre parentes em populações derivadas de cruzamentos (LO et al., 1993) podem ajudar na melhora da precisão das predições genéticas e, conseqüentemente, na resposta à seleção (FALCONER; MACKAY, 1996). O modelo animal multirracial é uma alternativa viável uma vez que especifica a variância genética aditiva de cada grupo de composição racial através de uma função da variância racial específica e da segregação. Incrementos no progresso genético constituem um fator fundamental na melhora da eficiência dos sistemas produtivos.

Deste modo, o modelo multirracial proposto incrementou a flexibilidade para caracterizar a dispersão do mérito genético dentro dos grupos raciais e ajustou melhor do que o modelo animal convencional os dados de ganho pós-desmama derivados de grupos multirraciais. Um estudo da simulação também demonstrou desempenho superior do modelo proposto em termos de ordenamento para seleção de indivíduos em grupos multirraciais.

Finalmente, o desempenho de animais pecuários é geralmente medido em diferentes ambientes e sistemas de produção, com a qualidade dos dados frequentemente comprometida pela ocorrência de erros de registro, tratamento preferencial e o efeito de doenças ou acidentes. Modelos hierárquicos apresentam uma plataforma genérica de trabalho que minimiza os problemas originados de uma estrutura de dados não confiável. Uma variedade de propostas com estágios múltiplos foram propostas para lidar com situações de heterogeneidade de variância (FOULLEY et al., 1992; FOULLEY; QUAAS, 1995; GIANOLA et al., 1992; SANCRISTOBAL et al., 1993) observações discrepantes (ROSA, 1999; STRANDEN; GIANOLA, 1998, 1999) e paternidade desconhecida, o que é típico de acasalamentos múltiplos (CARDOSO; TEMPELMAN, 2003; FOULLEY et al., 1987; HENDERSON, 1988). Estas situações foram tratadas individualmente, mas não há dificuldade conceitual para contemplá-las conjuntamente, podendo ser incorporadas no modelo multirracial adicionando níveis de complexidade a sua hierarquia.

## Referências

ARNOLD, J. W.; BERTRAND, J. K.; BENYSHEK, L. L. Animal-model for genetic evaluation of multibreed data. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 70, n. 11, p. 3322-3332, Nov. 1992.

ARTHUR, P. F.; HEARNshaw, H.; STEPHENSON, P. D. Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle: cow and calf performance in two environments. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 57, n. 3, p. 231-241, Feb. 1999.

BIRCHMEIER, A. N.; CANTET, R. J. C.; FERNANDO, R. L.; MORRIS, C. A.; HOLGADO, F.; JARA, A.; CRISTAL, M. S. Estimation of segregation variance for birth weight in beef cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 76, n. 1-2, p. 27-35, Aug. 2002.

BLASCO, A. The Bayesian controversy in animal breeding. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 79, n. 8, p. 2023-2046, Aug. 2001.

CANTET, R. J. C.; FERNANDO, R. L. Prediction of breeding values with additive animal-models for crosses from 2 populations. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 27, n. 4, p. 323-334, 1995.

CARDOSO, F. F. The value of hierarchical Bayes models on genetic evaluation of multiple-breed beef cattle populations. In: ANNUAL RESEARCH SYMPOSIUM AND ANNUAL MEETING OF THE BEEF IMPROVEMENT FEDERATION, 35., 2003, Lexington. **Proceedings...** Lexington: University of Kentucky, 2003. p. 74-90.

CARDOSO, F. F. **Manual de utilização do Programa INTERGEN – Versão 1.0 em estudos de genética quantitativa animal.** Bagé: Embrapa Pecuária Sul, 2008. No prelo.

CARDOSO, F. F.; TEMPELMAN, R. J. Bayesian inference on genetic merit under uncertain paternity. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 35, n. 5, p. 469-487, Sep./Oct. 2003.

CARDOSO, F. F.; TEMPELMAN, R. J. Hierarchical Bayes multiple-breed inference with an application to genetic evaluation of a Nelore-Hereford population. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 82, n. 6, p. 1589-1601, Jun. 2004.

CUNNINGHAM, E. P. Crossbreeding - the Greek temple model. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, Berlin, v. 104, n. 1-2, p. 2-11, Mar. 1987.

DEKKERS, J. C. M.; HOSPITAL, F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. **Nature Reviews Genetics**, London, v. 3, n. 1, p. 22-32, Jan. 2002.

DEMPSTER, A. P.; LAIRD, N. M.; RUBIN, D. B. Maximum likelihood from incomplete data via EM algorithm. **Journal of the Royal Statistical Society: series B: methodological**, London, v. 39, n. 1, p. 1-38, 1977.

DICKERSON, G. E. Experimental approaches in utilising breed resources. **Animal Breeding Abstracts**, Edinburgh, v. 37, p. 191-202, 1969.

DICKERSON, G. E. Inbreeding and heterosis in animals. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOUR OF DR. J. L. LUSH, 1973, Champaign. **Proceedings...** Champaign, IL: American Society of Animal Science, 1973. p. 54-77.

ELER, J. P.; VANVLECK, L. D.; FERRAZ, J. B. S.; LOBO, R. B. Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 73, n. 11, p. 3253-3258, Nov. 1995.

ELZO, M. A. Restricted maximum-likelihood procedures for the estimation of additive and nonadditive genetic variances and covariances in multibreed populations. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 72, n. 12, p. 3055-3065, Dec. 1994.

ELZO, M. A.; MANRIQUE, C.; OSSA G.; ACOSTA, O. Additive and nonadditive genetic variability for growth traits in the Turipana Romosinuano-Zebu multibreed herd. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 76, n. 6, p. 1539-1549, Jun. 1998.

ELZO, M. A.; WAKEMAN, D. L. Covariance components and prediction for additive and nonadditive preweaning growth genetic effects in an Angus- Brahman multibreed herd. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 76, n. 5, p. 1290-1302, May 1998.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow: Longman, 1996. 464 p.

FERNANDO, R. L. Theory for analysis of multi-breed data. 7th GENETIC PREDICTION WORKSHOP OF THE BEEF IMPROVEMENT FEDERATION, 7., 1999, Kansas City. **Proceedings...** Kansas City: BIF, 1999. p. 1-16.

FOULLEY, J. L.; CRISTOBAL, M. S.; GIANOLA, D.; IM, S. Marginal likelihood and Bayesian approaches to the analysis of heterogeneous residual variances in mixed linear Gaussian models. **Computational Statistics & Data Analysis**, Amsterdam, v. 13, n. 3, p. 291-305, Apr. 1992.

FOULLEY, J. L.; GIANOLA, D.; PLANCHENAU, D. Sire evaluation with uncertain paternity. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 19, n. 1, p. 83-102, Mar. 1987.

FOULLEY, J. L.; QUAAS, R. L. Heterogeneous variances in Gaussian linear mixed models. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 27, n. 3, p. 211-228, 1995.

GELFAND, A. E. Model determination using sampling-based methods. In: GILKS, W. R.; RICHARDSON, S. et al. (Ed.). **Markov chain Monte Carlo in practice**. London: Chapman & Hall, 1996. p. 145-161.

GELFAND, A. E.; SMITH, A. F. M. Sampling-based approaches to calculating marginal densities. **Journal of the American Statistical Association**, Alexandria, v. 85, n. 410, p. 398-409, Jun. 1990.

GEMAN, S.; GEMAN, D. Stochastic relaxation, Gibbs distributions, and the Bayesian restoration of images. **Ieee Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence**, Los Alamitos, v. 6, n. 6, p. 721-741, 1984.

GEYER, C. J. Practical Markov chain Monte Carlo. **Statistical Science**, Hayward, v. 7, n. 4, p. 473-511, 1992.

GIANOLA, D.; FERNANDO, R. L. Bayesian methods in animal breeding theory. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 63, n. 1, p. 217-244,

GIANOLA, D.; FOULLEY, J. L.; FERNANDO, R. L.; HENDERSON, C. R.; WEIGEL, K. A. Estimation of heterogeneous variances using empirical Bayes methods - theoretical considerations. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 75, n. 10, p. 2805-2823, Oct. 1992.

GILKS, W. R.; RICHARD, S.; SPIEGELHALTER, D. J. **Markov chain Monte Carlo in practice**. Boca Raton: Chapman and Hall, 1996. 486 p.

GREGORY, K. E.; CUNDIFF, L. V.; KOCH, R. M. **Composite breeds to use heterosis and breed differences to improve efficiency of beef production**. Washington: USDA, 1999. 75 p. (Technical bulletin, 1875.).

HASTING, W. K. Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. **Biometrika**, Oxford, v. 57, n. 1, p. 97-109, Apr. 1970.

HENDERSON, C. R. Sire evaluation and genetic trends. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOR OF DR. JAY L. LUSH, 1972, Blacksburg. **Proceedings...** Champaign, IL: Animal Society of Animal Science and the American Dairy Science Association, 1973. p. 10-41.

HENDERSON, C. R. Use of an average numerator relationship matrix for multiple- sire joining. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 66, n. 7, p. 1614-1621, Jul. 1988.

HILL, W. G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Zeitschrift Fur Tierzucht Und Zuchtungsbiologie**, Berlin, v. 99, n. 3, p. 161-168, 1982.

HOBERT, J. P. Hierarchical models: a current computational perspective. **Journal of the American Statistical Association**, Alexandria, v. 95, n. 452, p. 1312-1316, Dec. 2000.

JENSEN, J.; WANG, C. S.; SORENSEN, D. A.; GIANOLA, D. Bayesian-inference on variance and covariance components for traits influenced by maternal and direct genetic-effects, using the Gibbs sampler. **Acta Agriculturae Scandinavica**: section A: animal science, Copenhagen, v. 44, n. 4, p. 193-201, Nov. 1994.

KINGHORN, B. The expression of recombination loss in quantitative traits. **Zeitschrift Fur Tierzucht Und Zuchtungsbiologie**, Berlin, v. 97, n. 2, p. 138-143, 1980.

KINGHORN, B. P. The nature of 2-locus epistatic interactions in animals - evidence from Sewall wright's guinea-pig data. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 73, n. 4, p. 595-604, Feb. 1987.

KLEI, L.; QUAAS, R. L.; POLLAK, E. J.; CUNNINGHAM, B. E. Multiple-breed evaluation. In: ANNUAL RESEARCH SYMPOSIUM AND ANNUAL MEETING OF THE BEEF IMPROVEMENT FEDERATION, 28., 1996, Birmingham. **Proceedings...** Norfolk: BIF, 1996. p. 93-105.

KOCH, R. M.; DICKERSON, G. E.; CUNDIFF, L. V.; GREGORY, K. E. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 60, n. 5, p. 1117-1132, 1985.

KOOTS, K. R.; GIBSON, J. P.; SMITH, C.; WILTON, J. W. Analyses of published genetic parameter estimates for beef cattle production traits. 1. Heritability. **Animal Breeding Abstracts**, Wallingford, v. 62, n. 5, p. 309-338, May 1994.

LO, L. L.; FERNANDO, R. L.; CANTET, R. J. C.; GROSSMAN, M. Theory for modeling means and covariances in a 2-breed population with dominance inheritance. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 90, n. 1, p. 49-62, Jan. 1995.

LO, L. L.; FERNANDO, R. L.; GROSSMAN, M. Covariance between relatives in multibreed populations - additive-model. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 87, n. 4, p. 423-430, Dec. 1993.

LO, L. L.; FERNANDO, R. L.; GROSSMAN, M. Genetic evaluation by BLUP in two-breed terminal crossbreeding systems under dominance. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 75, n. 11, p. 2877-2884, Nov. 1997.

LONG, C. R. Crossbreeding for beef-production - experimental results. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 51, n. 5, p. 1197-1223, 1980.

LUTAAYA, E.; MISZTAL, I.; MABRY, J. W.; SHORT, T.; TIMM, H. H.; HOLZBAUER, R. Genetic parameter estimates from joint evaluation of purebreds and crossbreds in swine using the crossbred model. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 79, n. 12, p. 3002-3007, Dec. 2001.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**. London: Chapman and Hall, 1971. 382 p.

METROPOLIS, N.; ROSENBLUTH, A. W.; ROSENBLUTH, M. N.; TELLER, A. H.; TELLER, E. Equations of state calculations by fast computing machines. **Journal of Chemical Physics**, Melville, v. 21, n. 6, p. 1087, Jun. 1953.

MEYER, K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 31, n. 3-4, p. 179-204, Jun. 1992.

MILLER, S. P.; WILTON, J. W. Genetic relationships among direct and maternal components of milk yield and maternal weaning gain in a multibreed beef herd. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 77, n. 5, p. 1155-1161, May 1999.

POLLAK, E. J. Multibreed genetic evaluations of beef cattle in the United States. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., Belo Horizonte, 2006. **Proceedings...** São Carlos: SBMA, 2006. 1 CD-ROM (Communication, n. 03-01).

QUAAS, R. L. Additive genetic model with groups and relationships. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 71, n. 5, p. 1338-1345, May 1988.

QUAAS, R. L.; POLLAK, E. J. Application of a multi-breed genetic evaluation. In: GENETIC PREDICTION WORKSHOP OF THE BEEF IMPROVEMENT FEDERATION, 7., Kansas City, 1999. **Proceedings...** Norfolk: BIF, 1999. 30-34 p.

ROSA, G. J. M. Robust mixed linear models in quantitative genetics: Bayesian analysis via Gibbs sampling. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON ANIMAL BREEDING AND GENETICS, 1999, Viçosa. **Proceedings...** Viçosa: UFV-DZO, 1999. p. 133-159.

ROSO, V. M.; FRIES, L. A. Maternal and individual heterozygosities and heterosis on preweaning gain of Angus x Nelore calves. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 1999, Armidale. **Proceedings...** Armidale: UNE, 1998. p. 105.

SANCRISTOBAL, M.; FOULLEY, J. L.; MANFREDI, E. Inference about multiplicative heteroskedastic components of variance in a mixed linear Gaussian model with an application to beef-cattle breeding. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 25, n. 1, p. 3-30, 1993.

SORENSEN, D. A.; ANDERSEN, S.; GIANOLA, D.; KORSGAARD, I. Bayesian-inference in threshold models using Gibbs sampling. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 27, n. 3, p. 229-249, 1995.

SORENSEN, D. A.; GIANOLA, D. **Likelihood, Bayesian and MCMC methods in quantitative genetics**. New York: Springer-Verlag, 2002. 740 p.

SORENSEN, D. A.; WANG, C. S.; JENSEN, J.; GIANOLA, D. Bayesian-analysis of genetic change due to selection using Gibbs sampling. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 26, n. 4, p. 333-360, 1994.

STRANDEN, I.; GIANOLA, D. Attenuating effects of preferential treatment with Student-t mixed linear models: a simulation study. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 30, n. 6, p. 565-583, Nov./Dec. 1998.

STRANDEN, I.; GIANOLA, D. Mixed effects linear models with t-distributions for quantitative genetic analysis: a Bayesian approach. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 31, n. 1, p. 25-42, Jan./Feb. 1999.

SULLIVAN, P. G.; WILTON, J. W.; MILLER, S. P.; BANKS, L. R. Genetic trends and breed overlap derived from evaluations of beef cattle for multiple-breed genetic growth traits. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 77, n. 8, p. 2019-2027, Aug. 1999.

WANG, C. S.; GIANOLA, D.; SORENSEN, D. A.; JENSEN, J.; CHRISTENSEN, A.; RUTLEDGE, J. J. Response to selection for litter size in Danish Landrace pigs - a Bayesian-analysis. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 88, n. 2, p. 220-230, May 1994a.

WANG, C. S.; QUAAS, R. L.; POLLAK, E. J. Bayesian analysis of calving ease scores and birth weights. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 29, n. 2, p. 117-143, Mar./Apr. 1997.

WANG, C. S.; RUTLEDGE, J. J.; GIANOLA, D. Bayesian-analysis of mixed linear-models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian Pigs. **Genetics Selection Evolution**, Paris, v. 26, n. 2, p. 91-115, 1994b.

WOLF, J.; DISTL, O.; HYANEK, J.; GROSSHANS, T.; SEELAND, G. Crossbreeding in farm-animals. 5. Analysis of crossbreeding plans with secondary crossbred generations. **Zeitschrift Fur Tierzucht Und Zuchtungsbiologie**, Berlin, v. 112, n. 2, p. 81-94, Apr. 1995.

**Embrapa**

---

*Pecuária Sul*

**MINISTÉRIO DA AGRICULTURA,  
PECUÁRIA E ABASTECIMENTO**

