

INCLUINDO EPISTASIA E COMPLEMENTARIEDADE EM MODELOS DE AVALIAÇÃO DE EFEITOS GENÉTICOS EM BOVINOS CRUZADOS¹

EDUARDO DA CRUZ GOUVEIA PIMENTEL^{2,7}, SANDRA AIDAR DE QUEIROZ³, ROBERTO CARVALHEIRO⁴, LUIZ ALBERTO FRIES^{5,6}

¹ Parte da dissertação de mestrado do primeiro autor pelo Programa de Pós-Graduação em Zootecnia (Genética e Melhoramento Animal) - Unesp/Jaboticabal - SP. Financiada pela CAPES;

² Estudante de doutorado em Zootecnia (Produção Animal) - Unesp/Jaboticabal - SP. E-mail: pimentel@fcav.unesp.br;

³ Prof. Adjunto - DZ - MGA - Unesp/Jaboticabal - SP. Bolsista CNPq. E-mail: saquei@fcav.unesp.br;

⁴ Zootecnista, doutor em Zootecnia pela Unesp/Jaboticabal - SP. E-mail: rcar@fcav.unesp.br;

⁵ GenSys Consultores Associados S/C Ltda. E-mail: fries@fcav.unesp.br;

⁶ Lagoa da Serra Ltda;

⁷ bolsista CAPES.

RESUMO – Compararam-se dois modelos para avaliação de efeitos genéticos em animais cruzados: um contendo efeitos de ação aditiva e dominância, e outro incluindo efeitos de epistasia e complementariedade. Comparações entre os dois modelos foram feitas por meio de superfícies de predição e de um teste de falta de ajuste. Concluiu-se que a inclusão de efeitos de epistasia e complementariedade pode representar um ganho em ajuste do modelo e em capacidade de predição de desempenho de genótipos não testados. O método da regressão de cumeira se mostrou uma ferramenta que possibilita a estimação de tais efeitos, mesmo na presença de multicolinearidade.

PALAVRAS-CHAVE: bovino de corte, cruzamento, heterose, multicolinearidade, regressão de cumeira

INCLUDING EPISTASIS AND COMPLEMENTARITY IN MODELS FOR GENETIC EFFECTS EVALUATION IN CROSSBRED BEEF CATTLE

ABSTRACT – Two models for genetic effects evaluation in crossbred animals were compared: one containing additive and dominance effects, and another one including epistatic and complementarity effects. Prediction surfaces and a lack of fit test were used to make the comparisons. It was concluded that inclusion of epistasis and complementarity can represent a better fit of the model, and an improvement in its ability to predict performance of untested genotypes. Ridge regression turned out to be an efficient tool in the estimation of such effects, even in the presence of multicollinearity.

KEYWORDS: beef cattle, crossbreeding, heterosis, multicollinearity, ridge regression

INTRODUÇÃO

A heterose, e seus efeitos geralmente benéficos ao desempenho, tem sido atribuída aos efeitos de dominância de genes de ação melhoradora. Em muitas investigações, essa hipótese tem sido satisfatória na explicação da superioridade observada em indivíduos cruzados. Contudo, em alguns experimentos e investigações em que indivíduos F₂ ou sintéticos são estudados, a hipótese da dominância tem se provado insuficiente para ajustar os resultados. Com isso, vários pesquisadores têm estendido os modelos estatísticos de maneira a incluir epistasia.

Quando se consideram características de crescimento de animais cruzados em ambiente tropical, pode-se imaginar que dois conjuntos de genes estejam atuando: um relacionado a potencial de crescimento e outro a adaptação. Esses dois conjuntos podem ser tomados como características que se complementam e cujo produto (interação) pode fornecer uma base teórica para a heterose que não depende de dominância ou epistasia. Essa relação multiplicativa entre as ações aditivas para as duas características é definida por Kinghorn (1993) como “profit heterosis”, e pode ser interpretada como efeito de complementariedade entre características que determinam crescimento.

Segundo Brito *et al.* (2002), numa tomada de decisões acerca do delineamento de programas de cruzamento para regiões e mercados específicos, devem-se considerar: as contribuições aditivas direta e materna de cada raça; interações entre as contribuições aditivas de cada raça (complementariedade); efeitos diretos e maternos de dominância; efeitos epistáticos direto e materno; e interações entre componentes genéticos e variáveis ambientais.

O objetivo deste trabalho foi comparar dois modelos de avaliação de efeitos genéticos no desempenho de bezerros Hereford x Nelore: um contendo efeitos diretos e maternos de ação aditiva

e dominância; e outro incluindo, além desses quatro, efeitos diretos e maternos de epistasia e complementariedade.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados dados do programa de melhoramento de gado de corte Conexão Delta G, preparados pela empresa GenSys Consultores Associados S/C Ltda. O banco de dados da Conexão Delta G contém registros de 109.614 bezerros Hereford x Nelore nascidos entre 1974 e 1999, e criados em 29 fazendas localizadas nos estados de Mato Grosso, Goiás, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná e Rio Grande do Sul, entre as latitudes 9°S e 31°S.

Dois modelos foram empregados para obtenção de estimativas dos parâmetros de efeitos genéticos no ganho de peso médio diário do nascimento à desmama (gmdnd): o modelo AD contendo parâmetros para efeitos de ação aditiva direta (aa) e materna (am), e heterozigose direta (ha) e materna (hm); e o modelo ADEC incluindo, além desses, parâmetros para efeitos de epistasia direta (ea) e materna (em), e complementariedade direta (aaz) e materna (amz). Covariáveis para aa e am foram definidas pela contribuição dos genes Nelore na composição genética de cada indivíduo. Covariáveis para aaz e amz entre Nelore e Hereford foram calculadas como sendo $aaz=aa*(1-aa)$ e $amz=am*(1-am)$, respectivamente (Brito *et al.*, 2002). Os efeitos de ea e em foram modelados por epistazigose como em Fries *et al.* (2000) e calculados como a heterozigose média presente nos gametas que geraram cada indivíduo ou como a heterozigose média nos pais de um indivíduo.

Os efeitos ambientais incluídos em ambos os modelos foram: grupo de contemporâneos, efeito linear e quadrático de idade da vaca de acordo com o sexo do bezerro, efeito linear e quadrático de idade média à desmama, e polinômio segmentado quadrático-quadrático de data juliana de nascimento. Os modelos também contemplavam interações entre os efeitos genéticos com efeitos lineares e quadráticos de latitude.

Devido à presença de forte multicolinearidade, constatada pelos altos fatores de inflação de variância (FIVs) observados, as estimativas dos coeficientes de regressão foram obtidas pelo método da regressão de cumeeira. As análises foram feitas por meio da opção "ridge" do comando "proc reg" do programa "Statistical Analysis System" (SAS, 1996). Para o coeficiente de cumeeira, foi adotado o valor (0,0004) a partir do qual todos os valores de FIV se tornavam menores que 300.

As comparações entre os dois modelos foram feitas tomando-se como referencial superfícies de predições obtidas usando-se as soluções estimadas para cada modelo. Predições de gmdnd foram feitas para nove genótipos de gerações avançadas, do puro Hereford ao puro Nelore, de oitavo em oitavo, e em seis latitudes diferentes: 16, 19, 22, 25, 28 e 31°S. Um valor correspondente aos efeitos ambientais médios (0,61kg/dia) foi fixado para todas as predições. Para testar se a inclusão de parâmetros para os efeitos de epistasia e complementariedade efetivamente melhorou o modelo, em termos de ajuste, um teste F foi computado por meio da seguinte fórmula:

$$F = \frac{(SQR_{AD} - SQR_{ADEC}) / (gl_{AD} - gl_{ADEC})}{SQR_{ADEC} / gl_{ADEC}}$$

Em que: SQR_{AD} e SQR_{ADEC} são as somas de quadrados dos resíduos do modelo AD e ADEC, respectivamente; e gl_{AD} e gl_{ADEC} são os graus de liberdade do resíduo do modelo AD e ADEC, respectivamente. O teste F fornece evidência contra o modelo mais simples (AD) se o valor de F é maior que o valor tabelado para uma distribuição $F(gl_{AD} - gl_{ADEC}, gl_{ADEC}, \alpha)$.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O teste F conduzido para verificar a significância da diferença de ajuste entre os dois modelos resultou em valor de F (17,13) altamente significativo ($p < 0,0001$), indicando superioridade do modelo ADEC em relação ao AD, em termos de ajuste.

Kinghorn & Vercoe (1989) compararam o modelo de dominância com seis modelos alternativos que incluíam parâmetros para epistasia, diferindo entre si quanto à interpretação biológica das interações epistáticas entre dois loci. Os modelos que incluíam epistasia apresentaram melhor ajuste que o modelo de dominância para as treze características estudadas, porém essas diferenças só foram significativas ($p < 0,05$) para duas delas, indicando que a epistasia foi de pouca ou nenhuma importância. Para testar essa conclusão, uma análise similar foi conduzida comparando o grau de ajuste desses seis modelos com um modelo contendo apenas o efeito de epistasia (nenhum parâmetro para efeito de dominância incluído). Os resultados dessa segunda análise revelaram que

os modelos que incluíam efeitos de epistasia e dominância só apresentaram ajuste significativamente melhor para quatro das treze características, sugerindo que a dominância tem relativamente pequena importância para a heterose. Os autores atribuem a impossibilidade de uma comparação confiável entre a importância dos efeitos de dominância e epistasia à forte multicolinearidade apresentada pelos coeficientes para esses dois efeitos. Essas considerações sugerem que sejam testados métodos alternativos de estimação que visem contornar os efeitos da multicolinearidade.

De fato, o resultado obtido neste estudo, em termos de diferença significativa de ajuste entre os modelos, pode ser atribuído ao emprego da regressão de cumeeira na estimação dos parâmetros, pela qual contornaram-se os efeitos da multicolinearidade.

Na Figura 1a é apresentada a superfície de predição construída a partir das estimativas obtidas pelo modelo ADEC. Pode-se verificar: para a latitude 16°S, aumento em gmdnd à medida que cresce a proporção de Nelore na composição genética dos animais e decréscimo nas predições de gmdnd de animais Nelore à medida em que as latitudes se tornam mais elevadas. Observa-se também que a superioridade dos animais de composições raciais intermediárias não é verificada nas latitudes mais baixas, onde o desempenho predito dos indivíduos Nelore superou todas as outras composições raciais, revelando que nessas latitudes a adaptação a clima tropical do zebu parece assumir papel mais determinante do desempenho do que o potencial genético de crescimento do taurino somado a efeitos de heterose.

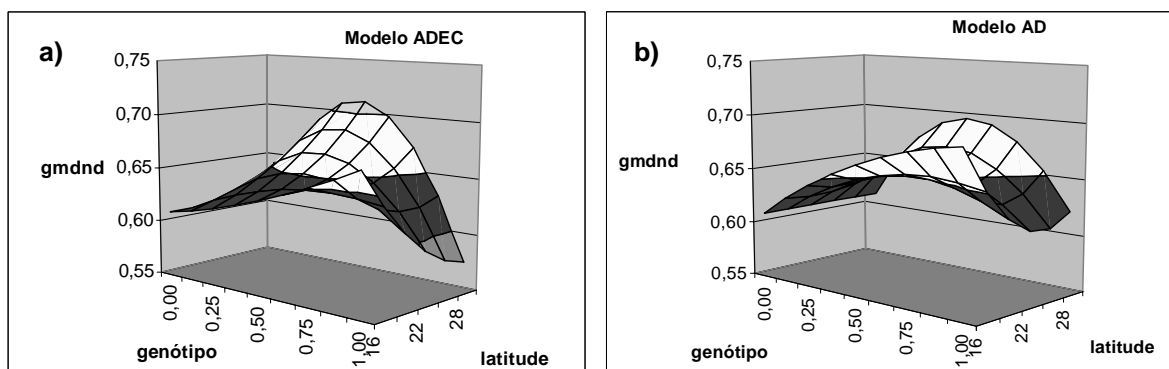


FIGURA 1. Predições de ganho médio diário do nascimento à desmama (gmdnd), em kg/dia, obtidas a partir dos coeficientes estimados usando-se o modelo ADEC e AD

A superfície correspondente ao modelo AD (Figura 1b) apresenta um comportamento bem diferente da construída a partir das estimativas obtidas com o modelo ADEC. Em latitudes intermediárias, observam-se predições de gmdnd inferiores às preditas em latitudes extremas, para todas as composições raciais. Os valores preditos de gmdnd dos animais Nelore nas latitudes mais altas superam os preditos para latitudes intermediárias, indo contra o que se poderia esperar, ou ao que seria biologicamente mais coerente.

CONCLUSÕES

A inclusão de parâmetros para efeitos de epistasia e complementariedade em modelos de avaliação de efeitos genéticos em animais cruzados pode representar um ganho tanto em termos de ajuste do modelo quanto de capacidade de predição de desempenho de genótipos não testados.

O método da regressão de cumeeira é uma ferramenta que possibilita a obtenção de estimativas de efeitos de ação aditiva, dominância, epistasia e complementariedade, mesmo na presença de forte multicolinearidade na estrutura dos dados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BRITO, F.V.; PICCOLI, M.L.; SEVERO, J.L.P. *et al.* Estimating environmental and genotypic effects on preweaning weight gain of Angus x Nelore calves. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7., 2002, Montpellier, **Proceedings...** p.773-776.
- FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNshaw, H. *et al.* Evidence of Epistatic Effects on Weaning Weight in Crossbred Beef Cattle. **Asian-Australasian Journal of Animal Sciences**, Marrickville, v.13, supl. B, p. 242, 2000.



V Simpósio da Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal

KINGHORN, B.P. Theory of Breed Utilisation. In: ANIMAL GENETICS AND BREEDING UNIT. AGBU. **Design of Livestock Breeding Programs**: Short course in animal Breeding. Armidale, 1993. part.4, chap.19, p.187-204.

KINGHORN, B.P.; VERCOE, P.E. The effects of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbred genotypes. **Animal Production**, v.49, p.209-216. 1989.

SAS INSTITUTE INC. **SAS/STAT. User's Guide**, release 6.11.ed. Cary: 1996.