

**Paulo Sávio Lopes**

**TEORIA DO  
MELHORAMENTO ANIMAL**

**FEPMVZ Editora  
Belo Horizonte  
2005**

**Autores:**

**Aldrin Vieira Pires**

Professor do Sistema FAESA de Educação  
Zootecnista. Doutor em Genética e Melhoramento.  
E-mail: aldrinpires@yahoo.com.br

**João Cruz Reis Filho**

Estudante de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento da UFV  
Engenheiro Agrônomo.  
Departamento de Zootecnia. Universidade Federal de Viçosa, 36.570-000, Viçosa, MG.  
E-mail: jcrfilho1@yahoo.com.br

**Paulo Sávio Lopes**

Professor da UFV.  
Zootecnista. Doutor em Zootecnia (Área de Genética e Melhoramento dos Animais Domésticos).  
Departamento de Zootecnia. Universidade Federal de Viçosa, 36.570-000, Viçosa, MG.  
E-mail: plopes@ufv.br

**Robledo de Almeida Torres**

Professor da UFV.  
Engenheiro Agrônomo. Doutor em Ciência Animal (Área de Genética e Melhoramento dos Animais Domésticos).  
Departamento de Zootecnia. Universidade Federal de Viçosa, 36.570-000, Viçosa, MG.  
E-mail: rtorres@ufv.br

L864t      Lopes, Paulo Sávio  
                 Teoria do melhoramento animal. – Belo Horizonte: FEPMVZ-Editora, 2005.  
                 118p.: il. –

Inclui bibliografia  
ISBN: 85-87144-21-9

1. Melhoramento genético. I. Título

CDD – 636.082

## **PREFÁCIO**

Esta publicação originou-se de notas de aulas ministradas na disciplina Teoria do Melhoramento Animal – ZOO 460 ao longo dos últimos anos, no Departamento de Zootecnia da Universidade Federal de Viçosa.

Não foi pretensão dos autores esgotar o assunto, tampouco aprofundá-lo. Os capítulos possuem, propositalmente, a ementa da disciplina citada anteriormente, cujo conteúdo é, basicamente o mesmo abordado em sala de aula.

Evidentemente, há inúmeras obras que abordam o melhoramento animal, algumas com exemplos de aplicação, outras com aspectos mais abrangentes de alguns tópicos. Evitou-se seguir alguma obra específica, mas não se pôde deixar de mencionar as apostilas de Melhoramento Animal publicadas na UFV pelos professores João Camilo Milagres (Milagres, 1980 e 1981) e Martinho de Almeida e Silva (Silva, 1980a, 1980b, 1982a, 1982b e 1982c), as quais foram os referenciais para esta obra.

Apesar de esse material já ter sido usado, durante vários anos, pelos alunos de graduação em Zootecnia, Agronomia, Biologia e Veterinária da UFV, os quais apresentaram diversas sugestões e também apontaram diversos erros de grafia e, ou, de fórmulas, pede-se aos leitores que contribuam para o aperfeiçoamento desta publicação, comunicando aos autores quaisquer erros que, porventura, forem encontrados.

**Paulo Sávio Lopes**

## SUMÁRIO

### Capítulo 1 - GENÉTICA DE POPULAÇÕES

1. Introdução .....	8
2. Constituição genética da população .....	8
2.1. Frequências gênicas e genotípicas .....	8
2.2. Equilíbrio de Hardy-Weinberg .....	11
2.2.1. Constância da frequência gênica.....	11
2.2.2. Constância da frequência genotípica .....	12
2.2.3. Alelos múltiplos e o equilíbrio de Hardy-Weinberg .....	15
2.2.4. Genes ligados ao sexo e o equilíbrio de Hardy-Weinberg .....	15
2.2.5. Mais de um loco e o equilíbrio de Hardy-Weinberg .....	18
3. Mudanças nas frequências gênicas .....	20
3.1. Migração .....	20
3.2. Mutação .....	21
3.2.1. Mutação não-recorrente .....	21
3.2.2. Mutação recorrente .....	22
3.3. Seleção .....	23
3.4. Balanço entre seleção e mutação .....	25

### Capítulo 2 - GENÉTICA QUANTITATIVA

1. Introdução .....	27
2. Valor fenotípico, genotípico e genético .....	27
3. Variação genética para um loco, com dois alelos .....	28
3.1. Média genotípica da população .....	29
3.2. Efeito médio de um gene .....	30
3.3. Valor genético de um indivíduo .....	32
4. Herdabilidade ou Heritabilidade .....	36
4.1. Herdabilidade efetiva ou real .....	38
4.2. Herdabilidade baseada na semelhança entre parentes .....	38

5. Correlação genética, fenotípica e ambiental .....	41
5.1. Análise de covariância de observações de meio-irmãos .....	44
6. Repetibilidade .....	46

### **Capítulo 3 – SELEÇÃO**

1. Introdução .....	49
2. Diferencial de seleção .....	50
3. Ganho genético esperado ( $\Delta G$ ) .....	53
4. Intervalo de geração .....	54
5. Resposta à seleção .....	55
5.1. Resposta direta .....	55
5.2. Resposta correlacionada .....	56
5.3. Comparação entre resposta correlacionada e resposta direta .....	57
6. Seleção pela produção parcial .....	58
6.1. Eficiência da seleção com base na produção parcial comparada à total .....	60
7. Tipos de seleção .....	60
7.1. Seleção individual .....	63
7.1.1. Ganho genético esperado ( $\Delta G$ ) .....	63
7.1.2. Valor genético de um animal .....	63
7.2. Seleção entre famílias .....	64
7.3. Seleção dentro de famílias .....	66
7.4. Seleção combinada .....	66
7.5. Seleção pelo pedigree .....	67
7.5.1. Ganho genético esperado ( $\Delta G$ ) .....	68
7.5.2. Eficiência da seleção pelo pedigree em relação à seleção individual .....	69
7.5.3. Valor genético predito (VG) .....	71
7.6. Seleção pela progênie .....	72
7.6.1. Ganho genético esperado ( $\Delta G$ ) .....	73
7.6.2. Eficiência da seleção pela progênie em relação à seleção individual .....	75

7.6.2.1. Eficiência da seleção pela progênie em relação à seleção individual por unidade de tempo .....	75
7.6.3. Valor genético predito .....	76
7.7. Seleção pela informação de irmãos .....	77
7.7.1. Ganho genético esperado ( $\Delta G$ ) .....	77
7.7.2. Eficiência da seleção pela informação de irmãos em relação à seleção individual .....	79
7.7.3. Valor genético predito (VG) .....	81

#### **Capítulo 4 - CONSANGÜINIDADE E CRUZAMENTO**

1. Introdução .....	82
1.1. Coeficiente de consangüinidade .....	83
1.2. Número efetivo ou tamanho efetivo e taxa de consangüinidade .....	84
2. Cruzamento .....	86
2.1. Tipos de heterose .....	86
2.2. Causas do vigor híbrido ou heterose .....	87
2.3. Cálculo da heterose .....	88
2.4. Efeito materno .....	89
2.5. Tipos de cruzamentos .....	89
2.5.1. Cruzamento simples .....	89
2.5.2. Cruzamento contínuo ou absorvente .....	90
2.5.3. Cruzamento rotativo ou alternado .....	91
2.5.4. Cruzamento triplo ou "tricross" .....	92
2.5.5. Cruzamento duplo entre quatro raças .....	93

#### **Capítulo 5 - MÉTODOS DE SELEÇÃO**

1. Introdução .....	94
2. Método de Tandem .....	94
2.1. Ganho genético esperado ( $\Delta G$ ) .....	95
3. Método dos Níveis Independentes de Eliminação .....	98
3.1. Ganho genético esperado .....	99
4. Índice de Seleção .....	100
4.1. Definição do índice de seleção .....	101

4.2. Índice de seleção usando ganhos genéticos desejados .....	106
5. Seleção baseada no BLUP - Melhor Predição Linear Não-Viesada .....	109
5.1. BLUP usando o modelo animal (AM) .....	109
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>117</b>

# **CAPÍTULO 1**

## **GENÉTICA DE POPULAÇÕES**

*Paulo Sávio Lopes  
Robledo de Almeida Torres  
Aldrin Vieira Pires*

### **1 INTRODUÇÃO**

Entende-se por população um conjunto de indivíduos que se acasalam e apresentam determinadas características em comum. A estrutura da população é determinada pela soma dos fatores que afetam os gametas, que se unem para formar a próxima geração.

O estudo das propriedades genéticas das populações é designado por Genética de Populações.

As propriedades genéticas das populações são descritas, referindo-se a genes que causam diferenças facilmente identificáveis, ou seja, diferenças qualitativas, que são diferenças causadas por um ou por poucos pares de genes. Exemplos de características qualitativas são: coloração de penas em aves (branca ou colorida), chifres em bovinos (mocho ou chifrudo), cor de pêlos em bovinos (vermelho, rosilho e branco) e nanismo (anão ou normal).

### **2 CONSTITUIÇÃO GENÉTICA DA POPULAÇÃO**

#### **2.1 Freqüências gênicas e genotípicas**

Para descrever a constituição genética de um grupo de indivíduos, seria necessário especificar seus genótipos e saber em que freqüência estaria representada. A constituição genética



de um grupo de indivíduos seria descrita pela proporção ou pela porcentagem de indivíduos que pertencem a cada genótipo.

Essas proporções ou freqüências são chamadas freqüências genotípicas. A proporção de um genótipo particular é a proporção ou porcentagem desse genótipo entre os indivíduos.

As freqüências gênicas são obtidas pelo número ou pela proporção de diferentes alelos que ocorrem em cada loco.

**Exemplo:** Considerando uma população de 1000 bovinos, sendo 100 vermelhos (homozigotos dominantes AA), 700 rosilhos (heterozigotos Aa) e 200 brancos (homozigotos recessivos aa), as freqüências genotípicas seriam dadas de acordo com a Tabela 1.1.

Tabela 1.1 - Número de genótipos e freqüências genotípicas

Genótipo	Número de Genótipos	Freqüência Genotípica
AA	$n_1 = 100$	$\frac{n_1}{N} = \frac{100}{1000} = 0,10 = 10\%$
Aa	$n_2 = 700$	$\frac{n_2}{N} = \frac{700}{1000} = 0,70 = 70\%$
Aa	$n_3 = 200$	$\frac{n_3}{N} = \frac{200}{1000} = 0,20 = 20\%$
<b>Total</b>	$N = 1000$	$\frac{N}{N} = \frac{1000}{1000} = 1,00 = 100\%$

A freqüência gênica pode ser obtida pelo conhecimento do número de alelos por genótipo, como dado na Tabela 1.2.

Tabela 1.2 - Número de alelos por genótipo

Genótipo	Número de Genótipos	Número de Alelos A	Número de Alelos a	Total
AA	$n_1 = 100$	200	0	200
Aa	$n_2 = 700$	700	700	1400
aa	$n_3 = 200$	0	400	400
<b>Total</b>	$N = 1000$	1100	900	2000

$$\text{Frequência de A } (p) = \frac{200 + 700}{2000} = \frac{900}{2000} = 0,45 = 45\%$$

$$\text{Frequência de a } (q) = \frac{700 + 400}{2000} = \frac{1100}{2000} = 0,55 = 55\%.$$

Nesse caso, a frequência fenotípica é igual a genotípica, ou seja, 10% vermelhos (AA), 70% rosilhos (Aa) e 20% brancos (aa).

Uma forma mais geral de representar as frequências genotípicas de uma população pode ser encontrada na Tabela 1.3.

Tabela 1.3 - Representação das frequências genotípicas

Genótipo	Número de Indivíduos	Proporção de Indivíduos (Frequência Genotípica)
AA	$n_1$	$\frac{n_1}{N} = D$
Aa	$n_2$	$\frac{n_2}{N} = H$
aa	$n_3$	$\frac{n_3}{N} = R$
<b>Total</b>	$N(n_1+n_2+n_3)$	1,0 (D+H+R)

As freqüências gênicas são dadas por:

$$\text{Freqüência de } A (p) = \frac{2n_1 + n_2}{2N} = \frac{2n_1}{2N} + \frac{n_2}{2N} = D + \frac{1}{2}H;$$

$$\text{Freqüência de } a (q) = \frac{2n_3 + n_2}{2N} = \frac{2n_3}{2N} + \frac{n_2}{2N} = R + \frac{1}{2}H$$

Sendo  $p+q = 1,0$  e  $D+H+R = 1,0$ .

## 2.2 Equilíbrio de Hardy-Weinberg

Numa população grande, sob acasalamento ao acaso, na ausência de mutação, migração e seleção, tanto as freqüências gênicas quanto as genóticas permanecem constantes, de geração em geração.

### 2.2.1 Constância da freqüência gênica

Na derivação da Lei de Hardy-Weinberg, três etapas são consideradas:

**1ª Etapa:** A geração paterna e a formação dos gametas.

Considerando dois alelos  $A$  e  $a$ , com freqüências  $p$  e  $q$ , os genótipos da geração paterna e suas respectivas freqüências são:  $AA = D$ ,  $Aa = H$  e  $aa = R$ . Esses genótipos produzem dois tipos de gametas,  $A$  e  $a$ , com as seguintes freqüências:  $A = p = D + \frac{1}{2}H$ ; e  $a = q = R + \frac{1}{2}H$ .

**2ª Etapa:** A união dos gametas e as freqüências dos genótipos nos zigotos produzidos.

O acasalamento ao acaso dos indivíduos é equivalente à união ao acaso dos gametas que eles produzem. Portanto, as freqüências genóticas nos zigotos formados são obtidas pelo produto das freqüências dos gametas que se unem para formar os zigotos, ou seja,

			Óvulos e suas freqüências	
			A	a
			p	q
<b>Espermatozóides</b>	A	p	$p^2$ AA	pq Aa
<b>e suas freqüências</b>	a	q	pq Aa	$q^2$ aa

As freqüências genótípicas nos zigotos são:

<b>Genótipos</b>	AA	Aa	aa
<b>Freqüências</b>	$p^2$	2pq	$q^2$

**3ª Etapa:** Os genótipos dos zigotos e a freqüência gênica na progênie.

Pelas freqüências genótípicas dos zigotos, as freqüências gênicas nos descendentes podem ser obtidas por:

$$\text{Freqüência de } A = p^2 + \frac{1}{2} 2pq = p^2 + pq = p(p + q) = p$$

$$\text{Freqüência de } a = q^2 + \frac{1}{2} 2pq = q^2 + pq = q(p + q) = q$$

### 2.2.2 Constância da freqüência genotípica

Considerando um loco com dois alelos, com as freqüências:

	Genes		Genótipos		
	A	a	AA	Aa	aa
<b>Freqüências</b>	p	q	D	H	R

os acasalamentos possíveis entre os genótipos da geração paterna e suas freqüências são:

Genótipos e freqüências das fêmeas		Genótipos e freqüências dos machos		
		AA	Aa	aa
AA	D	$D^2$	DH	DR
Aa	H	DH	$H^2$	HR
aa	R	DR	HR	$R^2$

que podem ser representados da seguinte forma:

Tipo de Acasalamento	Frequências	Genótipos dos descendentes e suas frequências		
		AA	Aa	aa
AA x AA	$D^2$	$D^2$	--	--
AA x Aa	$2DH$	$DH$	$DH$	--
AA x aa	$2DR$	--	$2DR$	--
Aa x Aa	$H^2$	$\frac{1}{4} H^2$	$\frac{1}{2} H^2$	$\frac{1}{4} H^2$
Aa x aa	$2HR$	--	$HR$	$HR$
aa x aa	$R^2$	--	--	$R^2$
<b>Total</b>		$(D^2+DH+\frac{1}{4}H^2)$	$(DH + 2DR + \frac{1}{2} H^2+HR)$	$(\frac{1}{4}H^2+HR+R^2)$
		$(D + \frac{1}{2} H)^2$	$2 (D + \frac{1}{2} H) (R + \frac{1}{2} H)$	$(R + \frac{1}{2} H)^2$
		$p^2$	$2pq$	$q^2$

Portanto, as propriedades de uma população, com respeito a um loco apenas, expressas na Lei de Hardy-Weinberg, são:

- 1) as freqüências genóticas nos descendentes, sob acasalamento ao acaso, dependem somente das freqüências gênicas na geração dos pais e não da freqüência genotípica;
- 2) independente das freqüências genóticas da geração paterna, o equilíbrio é atingido em uma geração; e
- 3) mantidas as condições especificadas para o equilíbrio, as freqüências gênicas e genóticas permanecem constantes, geração após geração.

**Exemplo:** Se a freqüência de albinismo for 1 para 10.000, numa população humana, qual deverá ser a freqüência genotípica para o gene em questão, sendo o albinismo recessivo?

**Solução:**

$$q^2 = \frac{1}{10000} = 0,0001$$

$$q = \sqrt{q^2} = \sqrt{0,0001} = 0,01$$

$$p = 1 - q = 0,99$$

Freqüência gênica:

$$p = 0,99 \text{ e } q = 0,01$$

Freqüência genotípica:

$$AA = p^2 = 0,99^2 = 0,9801 = 98,01\%$$

$$Aa = 2pq = 2 \times 0,99 \times 0,01 = 0,0198 = 1,98\%$$

$$aa = q^2 = 0,01^2 = 0,0001 = 0,01\% .$$

### 2.2.3 Alelos múltiplos e o equilíbrio Hardy-Weinberg

Quando mais de dois alelos são considerados em um loco, o equilíbrio é também estabelecido depois de uma geração de acasalamento ao acaso.

Considerando três alelos com as seguintes frequências  $A_1 = p$ ,  $A_2 = q$  e  $A_3 = r$ ; as frequências dos genótipos são obtidas pela expansão do seguinte trinômio:

$$(p + q + r)^2 = p^2 A_1 A_1 + 2pq A_1 A_2 + 2pr A_1 A_3 + 2qr A_2 A_3 + q^2 A_2 A_2 + r^2 A_3 A_3$$

As frequências gênicas são obtidas por:

$$\begin{aligned} \text{Frequência de } A_1 &= p^2 + pq + pr \\ &= p(p + q + r) \\ &= p; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Frequência de } A_2 &= q^2 + pq + qr \\ &= q(p + q + r) \\ &= q; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Frequência de } A_3 &= r^2 + pr + qr \\ &= r(p + q + r) \\ &= r. \end{aligned}$$

### 2.2.4 Genes ligados ao sexo e o equilíbrio Hardy-Weinberg

Os mamíferos têm um sistema de determinação de sexo tal que as fêmeas possuem dois cromossomos X (homogamético = XX) e os machos, um cromossomo X e outro Y (heterogamético = XY). Assim, a relação entre a frequência gênica e a genotípica, no sexo homogamético, é igual àquela encontrada para genes autossômicos; mas, no sexo heterogamético, existem apenas dois genótipos (A ou a), e cada indivíduo carrega um só gene (A ou a), em vez de dois. Por essa razão  $\frac{2}{3}$  dos genes ligados ao sexo são transportados pelo sexo homogamético, e  $\frac{1}{3}$  pelo heterogamético.

Considerando-se uma população com os seguintes genótipos e suas freqüências como dados na Tabela 1.4, as freqüências dos genes *A* e *a*, nos machos e nas fêmeas são dadas por:

**Machos**

Freqüência de *A* =  $p_m = P$

Freqüência de *a* =  $q_m = 1 - p_m = S$

**Fêmeas**

Freqüência de *A* =  $p_f = D + \frac{1}{2} H$

Freqüência de *a* =  $q_f = 1 - p_f = R + \frac{1}{2} H$ .

A freqüência de *A* na população total é:

$$p = \frac{2}{3} p_f + \frac{1}{3} p_m$$

Tabela 1.4 - Genótipos e suas respectivas freqüências em uma população

	Fêmeas			Machos	
<b>Genótipos</b>	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>	<i>A</i>	<i>a</i>
<b>Freqüências</b>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>S</i>

Se as freqüências entre machos e fêmeas forem diferentes, a população não está em equilíbrio. A freqüência gênica, na população como um todo, não muda, mas sua distribuição entre os dois sexos oscila, à medida que se aproxima do equilíbrio.

Os filhos machos recebem todos os seus genes ligados ao sexo somente de suas mães, portanto,  $p_m$  é igual à  $p_f$  da geração anterior; as fêmeas, por sua vez, recebem seus genes ligados ao sexo igualmente de ambos os pais, portanto  $p_f$  é igual à metade da soma entre  $p_m$  e  $p_f$  da geração anterior.

Usando-se um apóstrofo para identificar a geração anterior, têm-se:



$$p_m = p_f'$$

$$p_f = \frac{1}{2} (p_m' + p_f')$$

A diferença entre as freqüências nos dois sexos é:

$$\Delta = p_f - p_m = - \frac{1}{2} (p_f' - p_m')$$

isto é, a metade da diferença na geração anterior, mas em sentido contrário. Portanto, a distribuição de genes entre os dois sexos oscila, mas a diferença é reduzida à metade, em gerações sucessivas, e a população aproxima-se, rapidamente, de um equilíbrio no qual as freqüências, nos dois sexos, são iguais (ver Falconer, 1981).

**Exemplo:** Seja uma população inicial composta de

Fêmeas: 0,5 AA; 0,4 Aa e 0,1 aa

Machos: 0,4 A e 0,6 a.

As freqüências gênicas e genótípicas nos machos e nas fêmeas, após uma geração de acasalamento ao acaso, serão:

#### Geração 0 (G<sub>0</sub>)

	Fêmeas			Machos	
<b>Genótipos</b>	AA	Aa	aa	A	a
<b>Freqüências</b>	D	H	R	P	S
	0,5	0,4	0,1	0,4	0,6

#### **Machos**

Freqüência de A =  $p_m = P = 0,40$

Freqüência de a =  $q_m = 1 - p_m = 0,60$

#### **Fêmeas**

Freqüência de A =  $p_f = D + \frac{1}{2} H = 0,50 + \frac{1}{2} (0,4) = 0,7$

Freqüência de a =  $q_f = 1 - p_f = 0,30$ .

### Próxima Geração (G<sub>1</sub>)

#### Frequência Gênica:

##### Machos

Frequência de  $A = p_m = p'_f = 0,70$

Frequência de  $a = q_m = 1 - p_m = 0,30$

##### Fêmeas

Frequência de  $A = p_f = \frac{1}{2} (p'_m + p'_f) = \frac{1}{2} (0,40 + 0,70) = 0,55$

Frequência de  $a = q_f = 1 - p'_f = 0,45$ .

#### Frequência Genotípica:

Machos: 0,70  $A$  e 0,30  $a$

Fêmeas:  $0,70 \times 0,40 AA$ ;  $0,70 \times 0,60 + 0,30 \times 0,40 Aa$ ;  $0,30 \times 0,60 aa$   
 $0,280 AA$ ;  $0,540 Aa$  e  $0,180 aa$ .

### 2.2.5 Mais de um loco e o equilíbrio Hardy-Weinberg:

Considerando dois locos, cada um com dois alelos ( $A$  e  $a$ ) e ( $B$  e  $b$ ), respectivamente no primeiro e no segundo loco, sendo  $p$  e  $q$  as frequências de  $A$  e  $a$ , e  $r$  e  $s$  as frequências de  $B$  e  $b$ , as frequências para os quatro tipos de gametas formados na população inicial serão iguais a:

<b>Tipos de Gametas</b>	$AB$	$Ab$	$aB$	$ab$
<b>Frequência dos Gametas</b>	$pr$	$ps$	$qr$	$qs$

A frequência genotípica é dada por:

	$pr$ $AB$	$ps$ $Ab$	$qr$ $aB$	$qs$ $ab$
$pr$ $AB$	$p^2r^2$ $AABB$	$p^2rs$ $AABb$	$pqr^2$ $AaBB$	$pqrs$ $AaBb$
$ps$ $Ab$	$p^2rs$ $AABb$	$p^2s^2$ $AAbb$	$pqrs$ $AaBb$	$pqs^2$ $Aabb$
$qr$ $aB$	$pqr^2$ $AaBB$	$pqrs$ $AaBb$	$q^2r^2$ $aaBB$	$q^2rs$ $aaBb$
$qs$ $ab$	$pqrs$ $AaBb$	$pqs^2$ $Aabb$	$q^2rs$ $aaBb$	$q^2s^2$ $aabb$

No presente caso, as freqüências dos genótipos, no equilíbrio, dependem das freqüências dos gametas:  $AB = pr$ ,  $Ab = ps$ ,  $aB = qr$ ,  $ab = qs$ .

Quando a população inicial é constituída somente de indivíduos heterozigotos  $AaBb$  ( $p = q = r = s = 0,50$ ), os gametas são produzidos na proporção equilibrada de 0,25:0,25:0,25:0,25 (ou 1:1:1:1). Nesse caso específico, o equilíbrio é alcançado na primeira geração de acasalamento ao acaso.

No ponto de equilíbrio, tem-se:

$$pr(AB) \times qs(ab) = ps(Ab) \times qr(aB),$$

ou seja, o produto das freqüências dos gametas em aproximação ( $AB$  e  $ab$ ) é igual ao dos gametas em repulsão ( $Ab$  e  $aB$ ).

O desequilíbrio é dado por:

$$d = pr(AB) \times qs(ab) - ps(Ab) \times qr(aB),$$

que é a medida do afastamento do equilíbrio. Essa diferença é reduzida ao meio a cada geração, até serem atingidas as freqüências de equilíbrio.

Conhecidas as freqüências dos gametas na geração inicial, podem-se estimar as freqüências no equilíbrio, porque os gametas em excesso sofrerão decréscimo na freqüência igual a  $d$  e os gametas de menor freqüência sofrerão acréscimo igual a  $d$ .

**Exemplo:** Numa população de indivíduos  $AABB$  e  $aabb$ , têm-se:

Gametas  $G_0$ :  $\frac{1}{2} AB$  e  $\frac{1}{2} ab$

Genótipos  $G_1$ :  $\frac{1}{4} AABB$ ;  $\frac{1}{2} AaBb$  e  $\frac{1}{4} aabb$

Gametas  $G_1$ :  $\frac{1}{4} AABB = \frac{1}{4} AB$

$\frac{1}{2} AaBb = \frac{1}{8} AB, \frac{1}{8} Ab, \frac{1}{8} aB$  e  $\frac{1}{8} ab$

$\frac{1}{4} aabb = \frac{1}{4} ab$

ou seja,

$$\frac{3}{8}AB; \frac{1}{8}Ab; \frac{1}{8}aB \text{ e } \frac{3}{8}ab.$$

Nesse exemplo, o desequilíbrio é dado por:

$$G_0: d = \frac{1}{2}(AB) \times \frac{1}{2}(ab) - 0(Ab) \times 0(aB) = \frac{1}{4},$$

$$G_1: d = \frac{3}{8}(AB) \times \frac{3}{8}(ab) - \frac{1}{8}(Ab) \times \frac{1}{8}(aB) = \frac{1}{8},$$

As freqüências dos gametas no equilíbrio serão:

$$AB \text{ e } ab: \text{Equilíbrio} = \frac{1}{2} - d = \frac{1}{2} - \frac{1}{4} = \frac{1}{4},$$

$$Ab \text{ e } aB: \text{Equilíbrio} = 0 + d = 0 + \frac{1}{4} = \frac{1}{4}.$$

### 3 MUDANÇAS NAS FREQUÊNCIAS GÊNICAS

Numa população sob acasalamento ao acaso, as freqüências gênicas e genótípicas permanecem constantes, geração após geração. Entretanto, existem vários processos capazes de modificar a constituição genética da população, por influírem no processo de transmissão dos genes de uma geração para outra.

Esses processos são agrupados em duas classes: os *sistemáticos*, que englobam a *migração*, a *mutação* e a *seleção*, e o *dispersivo*, que surge em pequenas populações pelos efeitos de amostragem. O interesse no presente capítulo está apenas nos processos sistemáticos. O processo dispersivo poderá ser visto em Falconer (1981).

#### 3.1 Migração

Supõe-se que uma população consiste numa proporção  $m$  de novos imigrantes em cada geração e o restante,  $1-m$ , de

nativos. Seja a frequência de certo gene entre os imigrantes igual à  $q_m$ , e entre os nativos igual à  $q_o$ ; então, a frequência desse gene, na população constituída de imigrantes e nativos, será:

$$\begin{aligned} q_1 &= mq_m + (1-m) q_o \\ &= mq_m + q_o - mq_o \\ &= m(q_m - q_o) + q_o. \end{aligned}$$

A mudança na frequência gênica,  $\Delta q$ , trazida por uma geração de imigrantes, é a diferença entre a frequência anterior e posterior à imigração. Portanto,

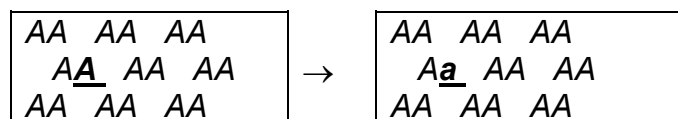
$$\begin{aligned} \Delta q &= q_1 - q_o \\ &= [m (q_m - q_o) + q_o] - q_o \\ &= m (q_m - q_o). \end{aligned}$$

Assim, a taxa de mudança na frequência gênica de uma população em virtude da migração depende da taxa de migração ( $m$ ) e da diferença na frequência gênica que existir entre os imigrantes e os nativos.

## 3.2 Mutação

### 3.2.1 Mutação não-recorrente

Esse tipo de mutação dá origem a apenas um representante do gene mutante na população, ou seja,



em uma população constituída apenas de indivíduos AA, um gene A muta para a, havendo apenas um indivíduo Aa. A frequência do gene mutante a é, portanto, extremamente baixa.

Assim, esse tipo de mutação é de pouca importância, como causadora de mudanças na frequência gênica, porque o produto de uma única mutação tem uma probabilidade pequena de sobreviver.

### 3.2.2 Mutação recorrente

Nesse caso, o evento ocorre regularmente e com determinada frequência.

Suponha que um gene  $A$  mute para  $a$ , numa taxa igual a  $u$ , por geração, e que o alelo  $a$  mute para  $A$ , numa taxa igual a  $v$ , sendo as frequências iniciais de  $A$  e  $a$  iguais a  $p_0$  e  $q_0$ , como segue:

Taxa de mutação	$A$	$\xrightarrow{u}$	$a$
	$A$	$\xleftarrow{v}$	$a$
Frequência inicial	$p_0$		$q_0$

então, após uma geração, a frequência de  $a$  será:

$$q_1 = q_0 + up_0 - vq_0.$$

A mudança na frequência gênica será:

$$\begin{aligned} \Delta q &= q_1 - q_0 \\ &= (q_0 + up_0 - vq_0) - q_0 \\ &= up_0 - vq_0. \end{aligned}$$

O equilíbrio será dado quando  $\Delta q = 0$ , ou seja,

$$\begin{aligned} \Delta q &= up - vq = 0 \text{ ou } , \\ up &= vq , \end{aligned}$$

portanto, no equilíbrio, as freqüências de  $p$  e  $q$  serão:

$$q = \frac{u}{u + v} \text{ e } p = \frac{v}{u + v} .$$

Medidas de taxas de mutação indicam valores entre  $10^{-4}$  e  $10^{-8}$ , por geração. Assim, a taxa normal de mutação pode, por si só, produzir apenas mudanças muito lentas na freqüência gênica.

### 3.3 Seleção

Os pais podem contribuir com diferentes números de descendentes para a geração seguinte, em razão de diferenças como fertilidade e viabilidade. A contribuição proporcional de descendentes para a próxima geração é chamada de valor adaptativo ou adaptabilidade do indivíduo. Se as diferenças em adaptação estiverem, de algum modo, associada à presença ou ausência de um gene particular, no genótipo do indivíduo, a seleção opera sobre este gene.

Numa população constituída dos genótipos  $AA$ ,  $Aa$  e  $aa$ , a mudança na freqüência gênica, quando se procede à seleção, pode ser realizada favorecendo qualquer dos três genótipos.

Considerando a *seleção parcial contra o genótipo recessivo*, a mudança na freqüência gênica pode ser obtida da seguinte forma:

	Genótipos			Total
	AA	Aa	aa	
Freqüência genotípica na população inicial	$p^2$	$2pq$	$q^2$	1
Valor adaptativo	1	1	1-s	
Freqüência genotípica após a seleção	$p^2$	$2pq$	$q^2(1-s)$	$1-sq^2$

$s = \text{coeficiente de seleção}$

A freqüência do gene **a** após uma geração de seleção será:

$$\begin{aligned}q_1 &= \frac{pq + q^2(1-s)}{1-sq^2} \\&= \frac{(1-q)q + q^2(1-s)}{1-sq^2} \\&= \frac{q - q^2 + q^2 - sq^2}{1-sq^2} \\&= \frac{q - sq^2}{1-sq^2} \\&= \frac{q(1-sq)}{1-sq^2}.\end{aligned}$$

A mudança na freqüência gênica será:

$$\begin{aligned}\Delta_q &= q_1 - q \\&= \frac{q(1-sq)}{1-sq^2} - q \\&= \frac{q(1-sq) - q(1-sq^2)}{1-sq^2} \\&= \frac{q - sq^2 - q + sq^3}{1-sq^2} \\&= \frac{-sq^2(1-q)}{1-sq^2}.\end{aligned}$$

Na Tabela 1.5 são apresentadas as mudanças nas freqüências gênicas para as diversas condições de dominância (Falconer, 1981).



Tabela 1.5 - Mudanças nas freqüências gênicas para as diversas condições de dominância (Falconer, 1981)

Condições de dominância e seleção	Freqüência inicial e adaptação dos genótipos			Mudança na freqüência gênica ( $\Delta q$ )
	AA $p^2$	Aa $2pq$	aa $q^2$	
1*	1	$1 - \frac{1}{2}s$	$1-s$	$\frac{1}{2} \frac{sq(1-q)}{1-sq}$
2*	1	1	$1-s$	$-\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$
3*	$1-s$	$1-s$	1	$+\frac{sq^2(1-q)}{1-s(1-q^2)}$
4*	$1-s_1$	1	$1-s_2$	$+\frac{pq(s_1p-s_2q)}{1-s_1p^2-s_2q^2}$

\*1 = Sem dominância, Seleção contra a; 2 = Dominância completa, Seleção contra aa; 3 = Dominância completa, Seleção contra A-; 4 = Sobredominância, Seleção contra AA e contra aa.

### 3.4 Balanço entre seleção e mutação

A mutação é mais efetiva em aumentar a freqüência de determinado gene, quando este é raro, porque existem mais genes para serem mutados; enquanto a seleção é menos efetiva quando o gene é raro.

Se ambos os processos aparecem por longo tempo, um tentando aumentar a freqüência (mutação) e outro diminuindo-a (seleção), alcançar-se-á um equilíbrio denominado *balanço entre seleção e mutação*.

**Exemplo:** Considerando que a seleção opere parcialmente contra e a mutação a favor do gene recessivo, têm-se:

$$\Delta_q (\text{seleção}) = - \frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2} \text{ e}$$

$$\Delta_q (\text{mutação}) = up - vq .$$

No equilíbrio entre seleção e mutação, tem-se:

$$\Delta_q (\text{mutação}) = -\Delta_q (\text{seleção});$$

$$up - vq = \frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2};$$

como  $q$  é pequeno,

$$up - vq \cong up \text{ e } 1-sq^2 \cong 1,$$

então,

$$up = sq^2(1-q)$$

$$u(1-q) = sq^2(1-q)$$

$$u = sq^2$$

$$q^2 = \frac{u}{s}$$

$$q = \sqrt{\frac{u}{s}} .$$

Portanto, nesse caso, a frequência no equilíbrio é aproximadamente igual à raiz quadrada da taxa de mutação ( $A \rightarrow a$ ), dividida pela taxa de seleção.

Como a taxa da mutação normalmente é muito baixa, pode-se concluir que apenas um coeficiente de seleção muito ameno contra o mutante é suficiente para mantê-lo numa frequência de equilíbrio muito baixa.

Assim, é a seleção e não a mutação que determina se o gene espalhará na população ou se permanecerá raro.

## **CAPÍTULO 2**

### **GENÉTICA QUANTITATIVA**

*Paulo Sávio Lopes  
Robledo de Almeida Torres  
Aldrin Vieira Pires*

#### **1 INTRODUÇÃO**

A genética quantitativa lida com características determinadas por muitos pares de genes e influenciadas, em parte, pelo ambiente.

As características quantitativas são aquelas que apresentam variações contínuas ou descontínuas e são, parcialmente, de origem não-genética. Assim, o ganho de peso, o consumo alimentar e a produção de leite variam continuamente e são exemplos típicos de características quantitativas.

As bases teóricas da genética quantitativa foram estabelecidas por volta de 1920, nos trabalhos de Fisher, Wright e Haldane, e Lush foi o pioneiro nas aplicações desses princípios no melhoramento animal (década de 30). Discussão mais detalhada desse histórico pode ser verificada em Falconer (1981) e Silva (1982c).

#### **2 VALOR FENOTÍPICO, GENOTÍPICO E GENÉTICO**

O valor observado, quando dada característica é medida no indivíduo, é denominado valor fenotípico. Esse valor pode ser dividido em dois componentes: um atribuído à influência do genótipo e outro à influência do ambiente, ou seja,

$$P = G + E,$$

em que  $P$  é o valor fenotípico;  $G$ , o valor genotípico; e  $E$ , o desvio causado pelo ambiente.

O genótipo pode ser entendido como um agrupamento gênico que influencia a característica, e o ambiente são os fatores não-genéticos que influenciam a característica.

Os valores genotípicos ( $G$ ) podem ser decompostos em

$$G = A + D,$$

em que  $A$  é o valor genético aditivo e  $D$ , o desvio da dominância.

O valor genético aditivo de um indivíduo é definido como a soma dos efeitos médios dos genes que ele carrega. O desvio da dominância resulta da propriedade de dominância entre alelos de um loco. Na ausência de dominância, os valores genéticos e genotípicos coincidem.

Quando são considerados mais de um loco, existe também a epistasia, que é a combinação de genes em diferentes locos, influenciando a mesma característica. Assim,

$$P = A + D + I + E,$$

em que

- $P$  = valor fenotípico;
- $A$  = valor genético aditivo;
- $D$  = efeito da dominância;
- $I$  = efeito da epistasia;
- $E$  = efeito ambiental.

### 3 VARIAÇÃO GENÉTICA PARA UM LOCO, COM DOIS ALELOS

Para fins de ilustração serão atribuídos valores arbitrários para determinados genótipos, considerando um simples loco com dois alelos,  $B$  e  $b$ . O valor genotípico para o homozigoto  $BB$ , para o heterozigoto  $Bb$  e para o homozigoto  $bb$  serão admitidos como:

Genótipos	$bb$	$Bb$	$BB$
Valor Genotípico	$-a$	$d$	$a$

O valor “ $d$ ”, que representa o valor genotípico do heterozigoto, depende do grau de dominância. Com isso, existem as seguintes possibilidades:

- a) se  $d = 0$ , então não há dominância e o valor genotípico do heterozigoto é igual à metade “do caminho” dos valores genotípicos dos homozigotos;
- b) se  $d = a$ , a dominância é completa e o valor genotípico do heterozigoto é igual ao do homozigoto dominante;
- c) se  $d > a$ , existe sobredominância, indicando que o valor genotípico do heterozigoto é maior que cada um dos homozigotos.

### 3.1 Média genotípica da população

Considerando as freqüências dos genótipos  $BB$ ,  $Bb$ , e  $bb$  como  $p^2$ ,  $2pq$  e  $q^2$ , respectivamente, ou seja,

Genótipos	Freqüências	Valor Genotípico
$BB$	$p^2$	$a$
$Bb$	$2pq$	$d$
$bb$	$q^2$	$-a$

a média genotípica da população é obtida pela soma dos produtos dos valores genotípicos pelas suas respectivas freqüências. Portanto,

$$M = p^2(a) + 2pq(d) + q^2(-a)$$

$$M = (p^2 - q^2)(a) + 2pq(d)$$

$$M = (p + q)(p - q)(a) + 2pq(d).$$

Como  $(p + q) = 1$ , então

$$M = (p - q)a + 2pqd.$$

Assim, a média genotípica da população é composta de duas partes, uma atribuída aos homozigotos “ $(p - q)a$ ” e a outra aos

heterozigotos “ $2pqd$ ”. Se não há dominância ( $d = 0$ ), a média genotípica será

$$M = (p - q)a,$$

que é função apenas da frequência gênica. Para dois ou mais locos que combinam seus efeitos aditivamente, a média da população será a soma dos efeitos de cada loco separadamente. Contudo, se houver epistasia, outros termos participarão da média genotípica.

### 3.2 Efeito médio de um gene

Na dedução das propriedades da população deve-se levar em conta que na estrutura familiar não há transmissão de valores genotípicos de uma geração para outra, ou seja, os pais transmitem seus genes para a geração seguinte e não os seus genótipos. Os pais passam a seus descendentes uma amostra de seus genes e os genótipos são novamente formados em cada geração.

Assim, deve ser introduzido o conceito de *efeito médio de um gene*.

A Tabela 2.1 mostra como o efeito médio está relacionado com os valores genotípicos,  $a$  e  $d$ , conforme a média da população.

Tabela 2.1 - Relacionamento entre efeito médio de um gene e valores fenotípicos

Tipos de Gametas	Valores e freqüências dos genótipos			Valor médio dos genótipos produzidos
	<b>BB</b> <b>a</b>	<b>Bb</b> <b>d</b>	<b>bb</b> <b>-a</b>	
<b>B</b>	$p$	$q$		$pa+qd$
<b>b</b>		$p$	$q$	$-qa+pd$

Primeiramente, será tomado o efeito médio do gene  $B$ , para o qual será usado o símbolo  $\alpha_1$ . Se gametas, que carregam  $B$  se unem, ao acaso, com gametas da população, as frequências dos genótipos produzidos serão “ $p$ ” de  $BB$  e “ $q$ ” de  $Bb$ . O valor genotípico de  $BB$  é “ $+ a$ ”; e o de  $Bb$  é “ $d$ ”; e a média deles, considerando as proporções em que ocorrem, é

$$pa + qd.$$

O efeito médio do gene  $B$  é a diferença entre o valor médio dos genótipos produzidos e a média da população. Assim,

$$\begin{aligned}\alpha_1 &= (pa + qd) - M \\ \alpha_1 &= (pa + qd) - [(p - q)a + 2pqd] \\ &= qd + qa - 2pqd \\ &= qd + qa - (1 - q)qd - pqd \\ &= qa + q^2d - pqd \\ &= q(a + qd - pd) \\ &= q[a + d(q - p)].\end{aligned}$$

Então, o efeito médio do gene  $B$  é :

$$\alpha_1 = q[a + d(q - p)].$$

De maneira similar, o efeito médio do gene  $b$  é :

$$\alpha_2 = -p[a + d(q - p)].$$

Portanto,  $\alpha_1$  e  $\alpha_2$  são os efeitos médios dos genes  $B$  e  $b$ , respectivamente. O efeito médio de um gene pode ser também definido como o desvio médio da média genotípica da população de indivíduos que receberam aquele gene de um ascendente (pai), sendo o outro gene recebido do outro ascendente (mãe), que veio ao acaso da população.

O efeito médio de um gene é específico de uma população particular, uma vez que depende de  $p$ ,  $q$ ,  $a$  e  $d$ .

O conceito de efeito médio de um gene pode ser mais facilmente entendido sob a forma de “efeito médio de uma substituição gênica”. Se fosse possível trocar genes  $B$  para  $b$  ao acaso na população, e se pudesse, então, notar a alteração de valor, este seria o efeito médio da substituição gênica.

Dessa maneira, o efeito médio da substituição de um gene por outro na população, que é a diferença entre os efeitos médios dos genes, pode ser definido como  $\alpha = \alpha_1 - \alpha_2$ .

Portanto, o efeito médio da substituição de  $b$  por  $B$  é :

$$\begin{aligned}\alpha &= \alpha_1 - \alpha_2 \\ &= q[a + d(q - p)] - \{-p[a + d(q - p)]\} \\ &= qa + q^2d - pqd + pa + pqd - p^2d \\ &= qa + pa + q^2d - p^2d \\ &= (p + q)a + (q + p)(q - p)d \\ &= a + d(q - p).\end{aligned}$$

Pode-se, ainda, expressar o efeito médio de um gene em função do efeito médio de uma substituição gênica, ou seja,

- efeito médio do gene  $B$ :

$$\begin{aligned}\alpha_1 &= q[a + d(q - p)] \\ &= q\alpha;\end{aligned}$$

- efeito médio do gene  $b$ :

$$\begin{aligned}\alpha_2 &= -p[a + d(q - p)]. \\ &= -p\alpha.\end{aligned}$$

### 3.3 Valor genético de um indivíduo

O valor genético de um indivíduo pode ser definido de duas maneiras:

a) se um indivíduo for acasalado com grande número de fêmeas, tomadas ao acaso da população, então seu valor genético será



duas vezes a diferença média de sua progênie em relação à média da população. A diferença tem de ser multiplicada por dois, porque o pai fornece só a metade dos genes à progênie, e a outra metade vem, ao acaso, das fêmeas da população (ver Capítulo 3, item 7.3).

- b) definido em termos de efeitos médios dos genes, o valor genético de um indivíduo é igual à soma dos efeitos médios dos genes que ele possui, sendo a soma feita para o par de alelos de cada loco e para todos os locos. Dessa forma, para um loco particular com dois alelos, os valores genéticos dos possíveis genótipos são:

Genótipos	Valor Genético
<i>BB</i>	$\alpha_1 + \alpha_1 = 2\alpha_1 = 2q\alpha$
<i>Bb</i>	$\alpha_1 + \alpha_2 = q\alpha - p\alpha = (q - p)\alpha$
<i>bb</i>	$\alpha_2 + \alpha_2 = -2p\alpha$

Outro importante conceito a ser introduzido é o dos desvios da dominância. Quando se considera apenas um loco, a diferença entre o valor genotípico e o valor genético de um indivíduo é o desvio da dominância.

Os valores dos desvios da dominância também podem ser expressos em termos de “*a*”, “*d*” e “*-a*”, subtraindo dos valores genotípicos os valores genéticos.

O valor genotípico dos genótipos *BB*, expresso como desvio da média da população, será:

$$\begin{aligned}
 a - M &= a - [(p - q)a + 2pqd] \\
 &= a - pa + qa - 2pqd \\
 &= a - (1 - q)a + qa - 2pqd \\
 &= 2qa - 2pqd \\
 &= 2q(a - pd).
 \end{aligned}$$

Como  $\alpha = a + d(q - p)$ , então

$$a = \alpha - d(q - p) = \alpha - qd + pd .$$

Assim,

$$\begin{aligned} a - M &= 2q[(\alpha - qd + pd) - pd] \\ &= 2q(\alpha - qd) \\ &= 2q\alpha - 2q^2d, \end{aligned}$$

em que  $2q\alpha$  é o valor genético e  $-2q^2d$  é o desvio da dominância.

Utilizando o mesmo raciocínio, o desvio da dominância dos genótipos  $Bb$  será  $2pqd$  e dos genótipos  $bb$  será  $-2p^2d$ .

A Tabela 2.2 apresenta os genótipos, suas freqüências, os valores genotípicos e os desvios da dominância para um par de alelos.

Tabela 2.2 - Genótipos, suas freqüências, valores genotípicos e desvios da dominância para um par de alelos

Genótipos	<b>BB</b>	<b>Bb</b>	<b>bb</b>
Freqüências	$p^2$	$2pq$	$q^2$
Valor genotípico (atribuído)	$a$	$d$	$-a$
Valor genotípico: Em função de $\alpha$	$2q(\alpha - qd)$	$(q-p)\alpha + 2pqd$	$-2p(\alpha + pd)$
como desvio da média: Em função de $a$	$2q(a - pd)$	$a(q-p) + d(1 - 2pq)$	$-2p(a + qd)$
Valor genético	$2q\alpha$	$(q-p)\alpha$	$-2p\alpha$
Desvios da dominância	$-2q^2d$	$2pqd$	$-2p^2d$

Uma vez que os valores genéticos representam os desvios da média da população, a variância genética aditiva de uma população pode ser obtida da tabela 2.2, a partir das freqüências dos genótipos e seus respectivos valores genéticos.

Assim:

$$\begin{aligned}
VA = \sigma_A^2 &= p^2(2q\alpha)^2 + 2pq[(q-p)\alpha]^2 + q^2(-2p\alpha)^2 \\
&= 4p^2q^2\alpha^2 + 2pq(q-p)^2\alpha^2 + 4p^2q^2\alpha^2 \\
&= 4p^2q^2\alpha^2 + 2pq(q^2 - 2pq + p^2)\alpha^2 + 4p^2q^2\alpha^2 \\
&= 4p^2q^2\alpha^2 + 2pq^3\alpha^2 + 2p^3q\alpha^2 \\
&= 2pq\alpha^2(2pq + q^2 + p^2) \\
&= 2pq\alpha^2.
\end{aligned}$$

Como  $\alpha = a + d(q - p)$ , então

$$\sigma_A^2 = 2pq [a + d(q - p)]^2.$$

Da mesma forma, a variância dos desvios da dominância pode ser obtida da tabela:

$$\begin{aligned}
VD = \sigma_D^2 &= p^2(-2q^2d)^2 + 2pq(2pqd)^2 + q^2(-2p^2d)^2 \\
&= 4p^2q^4d^2 + 8p^3q^3d^2 + 4q^2p^4d^2 \\
&= 4p^2q^2d^2(q^2 + 2pq + p^2) \\
&= (2pqd)^2.
\end{aligned}$$

Portanto, a variância genotípica, para um loco, é a soma das variâncias genética e de dominância, ou seja,

$$\begin{aligned}
VG = \sigma_G^2 &= \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \\
&= 2pq\alpha^2 + (2pqd)^2.
\end{aligned}$$

A variância fenotípica pode ser decomposta em:

$$\begin{aligned}
VP = \sigma_P^2 &= \sigma_G^2 + \sigma_E^2 \\
&= \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2,
\end{aligned}$$

em que

$$\sigma_P^2 = \text{variância fenotípica};$$

$\sigma_A^2$  = variância genética aditiva;

$\sigma_D^2$  = variância de dominância;

$\sigma_E^2$  = variância de ambiente.

Quando mais de um loco estiver em consideração, existe também a variância de epistasia resultante de interações de genes em diferentes locos. Assim,

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2,$$

em que

$\sigma_I^2$  = variância de epistasia.

#### 4 HERDABILIDADE OU HERITABILIDADE

A seleção e o melhoramento deveriam ser feitos pela escolha dos animais com maiores valores genéticos. Como não se pode medir o valor genético diretamente, e sim o valor fenotípico, é necessário saber a precisão por meio da qual o valor fenotípico representa o valor genético do indivíduo. Esse indicador de precisão é chamado herdabilidade ou heritabilidade.

Em termos estatísticos, a herdabilidade representa a porção da variância fenotípica causada pela variação dos valores genéticos aditivos.

Assim,

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

em que

$h^2$  = herdabilidade da característica;

$\sigma_A^2$  = variância genética aditiva da característica;

$\sigma_P^2$  = variância fenotípica da característica.

A herdabilidade pode ser também definida como a regressão dos valores genéticos ( $A$ ) em função dos valores fenotípicos ( $P$ ):

$$h^2 = b_{AP}.$$

Sendo

$$b_{AP} = \frac{Cov(A, P)}{V(P)}$$

$$Cov(A, P) = Cov(A, A + D + E) = Cov(A, A) + Cov(A, D) + Cov(A, E);$$

$$Cov(A, A) = \sigma_A^2; Cov(A, D) = 0; Cov(A, E) = 0.$$

Então,

$$Cov(A, P) = \sigma_A^2 \quad \text{e} \quad b_{AP} = \frac{V(A)}{V(P)} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}.$$

Uma predição do valor genético dos indivíduos pode ser obtida pela multiplicação do valor fenotípico pela herdabilidade,

$$A = h^2 P.$$

Existem basicamente dois métodos para se estimar a herdabilidade:

- 1) método direto que é baseado na relação entre o ganho genético observado e o diferencial de seleção, sendo essa herdabilidade chamada efetiva ou real;
- 2) método baseado na semelhança entre parentes.

#### **4.1 Herdabilidade efetiva ou real**

A herdabilidade efetiva ou real é obtida por

$$h^2 = \frac{\Delta G}{\Delta S},$$

em que

$\Delta G$  = ganho genético ou superioridade da progênie em relação à geração dos pais;

$\Delta S$  = diferencial de seleção = diferença entre a média dos indivíduos selecionados para serem pais e a média da população da qual eles foram selecionados.

#### 4.2 Herdabilidade baseada na semelhança entre parentes

Os valores genéticos dos indivíduos são responsáveis por parte da semelhança fenotípica existente entre parentes.

As covariâncias observadas entre parentes, para determinada característica, podem ser usadas para se descrever as propriedades genéticas da população, ou seja, as medidas de uma mesma característica em indivíduos parentes fornecem estimativa da variância genética aditiva (covariâncias entre parentes são apresentadas de forma detalhada em Falconer, 1981; Silva, 1980b; van Vleck, 1993; van Vleck et al., 1987).

Ao se estimar a herdabilidade, o que interessa é a porção da variância fenotípica total ( $\sigma_p^2$ ) atribuída à variância genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ), o que é fornecido pelas covariâncias entre parentes. Por exemplo, a covariância entre meio-irmãos é dada por

$$Cov(\text{meio} - \text{irmãos}) = \frac{1}{4} \sigma_A^2.$$

Assim,

$$\sigma_A^2 = 4Cov(\text{meio} - \text{irmãos}).$$

Os tipos de dados para estimação da herdabilidade dependem da informação disponível e da própria espécie animal. Dados referentes a irmãos-completos (animais que possuem o mesmo pai e mesma mãe) e meio-irmãos paternos (animais que possuem mesmo pai, porém mães diferentes) são mais freqüentes na prática. Os dados mais freqüentes são de famílias de meio-irmãos paternos em gado de corte e leite, e de famílias de irmãos-completos em suínos e aves.

**Exemplo: Análise de variância de observações de meio-irmãos**

Considerando informações de meio-irmãos, a análise de variância (Tabela 2.3) permite o cálculo da herdabilidade com base na informação de parentes.

Tabela 2.3 - Análise de variância de observações de meio-irmãos

<b>FV</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>E(QM)</b>
Reprodutores	$r - 1$	$QM_r$	$\sigma_e^2 + k\sigma_r^2$
Resíduo	$N - r$	$QM_e$	$\sigma_e^2$

*r = número de reprodutores; N = número total de observações*

As esperanças de quadrados médios “E(QM)” indicam que

- a)  $QM_e = \sigma_e^2$ ;
- b)  $QM_r = \sigma_e^2 + k\sigma_r^2$ ;

Assim,

$$k\sigma_r^2 = QM_r - \sigma_e^2$$

$$k\sigma_r^2 = QM_r - QM_e$$

$$\sigma_r^2 = \frac{QM_r - QM_e}{k},$$

em que

$\sigma_r^2$  = componente de variância de reprodutores;

$\sigma_e^2$  = componente de variância residual;

$k$  = número de filhos por reprodutor.

O componente de variância do reprodutor é igual à covariância entre meio-irmãos paternos,

$$\sigma_r^2 = Cov(MI),$$

que é igual a um quarto da variância genética aditiva,

$$Cov(MI) = \frac{1}{4} \sigma_A^2,$$

sendo  $\frac{1}{4}$  o coeficiente de parentesco entre meio-irmãos ( $R_{ij}$ ).

Com isso, a variância genética aditiva pode ser calculada,

$$\sigma_A^2 = 4Cov(MI) = 4\sigma_r^2.$$

A variância fenotípica é obtida por

$$\sigma_p^2 = \sigma_r^2 + \sigma_e^2.$$

Agora, pode-se obter também a herdabilidade,

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_p^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_r^2 + \sigma_e^2} = \frac{4\sigma_r^2}{\sigma_r^2 + \sigma_e^2}.$$

A expressão  $\frac{\sigma_r^2}{\sigma_r^2 + \sigma_e^2}$  é denominada correlação intraclasse (t).

Nesse caso, a herdabilidade pode ser obtida por meio da correlação entre meio-irmãos paternos,



$$h^2 = 4t .$$

A herdabilidade pode variar de 0,0 a 1,00 ou de 0 a 100%. Quando a herdabilidade for de 0,0 a 0,20, é considerada baixa; de 0,20 a 0,40, média; e acima de 0,40, alta. Valores baixos significam que grande parte da variação da característica é devida às diferenças ambientais entre os indivíduos, e valores altos significam que diferenças genéticas entre indivíduos são responsáveis pela variação da característica avaliada. Quando alta, significa também que é alta a correlação entre o valor genético e o valor fenotípico do animal, e, portanto, o valor fenotípico constitui boa indicação do valor genético do animal.

A estimativa de herdabilidade é válida apenas para a população usada no cálculo. Extrapolação para outras populações depende de como se assemelham as estruturas genéticas originais, precisão da medida, condições de meio, dentre outros fatores.

Como a estimativa de herdabilidade é uma fração, ela muda com mudança no numerador ou no denominador. Quando a seleção for bem sucedida, por exemplo, haverá mudanças nas frequências gênicas, o que resultará em mudança na variância genética aditiva e, conseqüentemente, na herdabilidade. Grandes variações de meio, por exemplo, resultam em decréscimos nas estimativas de herdabilidade, visto que aumentam a variância fenotípica (denominador).

## **5 CORRELAÇÃO GENÉTICA, FENOTÍPICA E AMBIENTAL**

Uma vez que no melhoramento o valor econômico de um animal é influenciado por várias características, devem-se considerar, nos programas de seleção, tanto as mudanças nas características sob seleção quanto as mudanças correlacionadas que podem também ocorrer nas outras características.

A magnitude e a direção das respostas correlacionadas dependem da correlação genética entre as características, a qual é definida como a que existe entre os efeitos genéticos aditivos dos genes que influem em ambas as características.

A principal causa de correlação genética é o pleiotropismo, embora ligações gênicas sejam causa transitória de correlação. Pleiotropismo é a propriedade pela qual um gene influi em duas ou mais características. O grau de correlação originado pelo pleiotropismo expressa a quantidade pela qual duas características são influenciadas pelos mesmos genes. A correlação resultante do pleiotropismo expressa o efeito total de todos os genes em segregação que afetam ambas as características. Alguns genes podem aumentar ambas as características, enquanto outros aumentam uma e reduzem outra, visto que os primeiros tendem a causar correlação positiva, e os últimos, negativa. Assim, o pleiotropismo não causa, necessariamente, correlação que possa ser detectada.

A correlação fenotípica é a associação que pode ser observada diretamente. Ela tem dois componentes, um genético e outro de ambiente.

A correlação de ambiente entre duas características é consequência do fato de que animais compartilham ambiente comum. A correlação resultante de causas de ambiente é o efeito total de todos os fatores variáveis de ambiente, em que alguns tendem a causar correlação positiva, outros negativa.

As correlações genéticas ( $r_G$ ), fenotípica ( $r_P$ ) e de ambiente ( $r_E$ ), podem ser descritas como

$$r_G = \frac{Cov_A(X,Y)}{\sigma_A(X).\sigma_A(Y)}; \quad r_P = \frac{Cov_P(X,Y)}{\sigma_P(X).\sigma_P(Y)}; \quad r_E = \frac{Cov_E(X,Y)}{\sigma_E(X).\sigma_E(Y)};$$

em que

$Cov_A(X,Y)$  = covariância genética aditiva entre as características X e Y;

$\sigma_A(X)$  = desvio padrão genético aditivo da característica  $X$ ;  
 $\sigma_A(Y)$  = desvio padrão genético aditivo da característica  $Y$ .

Os demais termos são igualmente definidos, sendo  $P$  = fenotípico e  $E$  = ambiental.

A correlação fenotípica pode ser desdobrada em

$$r_P = \frac{Cov_A(X,Y) + Cov_E(X,Y)}{\sigma_P(X)\sigma_P(Y)} = \frac{Cov_A(X,Y)}{\sigma_P(X)\sigma_P(Y)} + \frac{Cov_E(X,Y)}{\sigma_P(X)\sigma_P(Y)}$$

Multiplicando e dividindo as expressões do segundo membro da igualdade por  $\sigma_A(X)\sigma_A(Y)$  e  $\sigma_E(X)\sigma_E(Y)$  tem-se

$$r_P = \frac{Cov_A(X,Y)\sigma_A(X)\sigma_A(Y)}{\sigma_P(X)\sigma_P(Y)\sigma_A(X)\sigma_A(Y)} + \frac{Cov_E(X,Y)\sigma_E(X)\sigma_E(Y)}{\sigma_P(X)\sigma_P(Y)\sigma_E(X)\sigma_E(Y)}$$

$$r_P = \frac{Cov_A(X,Y)\sigma_A(X)\sigma_A(Y)}{\sigma_A(X)\sigma_A(Y)\sigma_P(X)\sigma_P(Y)} + \frac{Cov_E(X,Y)\sigma_E(X)\sigma_E(Y)}{\sigma_E(X)\sigma_E(Y)\sigma_P(X)\sigma_P(Y)}$$

$$r_P = r_G \cdot h(X) \cdot h(Y) + r_E \cdot e(X) \cdot e(Y),$$

em que

$$h^2(X) = \text{herdabilidade da característica } X;$$

$$h^2(Y) = \text{herdabilidade da característica } Y;$$

$$e^2(X) = 1 - h^2(X);$$

$$e^2(Y) = 1 - h^2(Y).$$

Isso mostra como as causas de correlação genética e de ambiente se combinam para dar a correlação fenotípica. Se

ambas características ( $X$  e  $Y$ ) têm baixas herdabilidades, então a correlação fenotípica é determinada, principalmente, pela correlação de ambiente. Se elas têm altas herdabilidades, então a correlação genética é mais importante.

As correlações genéticas e de ambiente são, freqüentemente, muito diferentes em magnitude e, em algumas vezes, diferentes em sinal. Uma diferença de sinal entre as duas correlações mostra que as causas de variação genética e de ambiente influem nas características por diferentes mecanismos fisiológicos.

Da mesma forma que a herdabilidade, a correlação genética pode ser estimada pela semelhança entre parentes.

### 5.1 Análise de covariância de observações de meio-irmãos

Considerando informações de meio-irmãos paternos, a Tabela 2.3, de análise de variância dada no item anterior (4.2) e a análise de covariância dada a seguir (Tabela 2.4), pode-se calcular a correlação genética.

Tabela 2.4 - Análise de covariância de observações de meio-irmãos

<b>FV</b>	<b>GL</b>	<b>PCM</b>	<b>E(PCM)</b>
Reprodutores	$r - 1$	$PCM_r$	$Cov_e(X, Y) + kCov_r(X, Y)$
Resíduo	$N - r$	$PCM_e$	$Cov_e(X, Y)$

As esperanças de produtos cruzados médios “E(PCM)” indicam que

- a)  $PCM_e = Cov_e(X, Y)$ ;
- b)  $PCM_r = Cov_e(X, Y) + kCov_r(X, Y)$ ;

assim,

$$kCov_r(X, Y) = PCM_r - Cov_e(X, Y)$$

$$kCov_r(X, Y) = PCM_r - PCM_e$$

$$Cov_r(X, Y) = \frac{PCM_r - PCM_e}{k},$$

em que

$PCM_r$  = componente de covariância de reprodutores;

$PCM_e$  = componente de covariância residual.

Do componente de covariância de reprodutor pode-se, da mesma forma que na análise de variância, obter a covariância genética aditiva,

$$Cov_A = 4Cov_r(X, Y).$$

A covariância fenotípica é obtida por

$$Cov_p(X, Y) = Cov_r(X, Y) + Cov_e(X, Y).$$

A covariância ambiental é obtida por

$$\begin{aligned} Cov_E(X, Y) &= Cov_p(X, Y) - Cov_A(X, Y) \\ &= [Cov_r(X, Y) + Cov_e(X, Y)] - [4Cov_r(X, Y)] \\ &= Cov_r(X, Y) + Cov_e(X, Y) - 4Cov_r(X, Y) \\ &= Cov_e(X, Y) - 3Cov_r(X, Y) \end{aligned}$$

Obtenção da correlação genética:

$$r_G = \frac{Cov_A(X, Y)}{\sigma_A(X) \cdot \sigma_A(Y)} = \frac{4Cov_r(X, Y)}{[4\sigma_r^2(X) \cdot 4\sigma_r^2(Y)]^{1/2}}$$

Obtenção da correlação fenotípica:

$$r_p = \frac{Cov_p(X,Y)}{\sigma_p(X)\sigma_p(Y)} = \frac{Cov_r(X,Y) + Cov_e(X,Y)}{[\sigma_r^2(X) + \sigma_e^2(X)]^{1/2} [\sigma_r^2(Y) + \sigma_e^2(Y)]^{1/2}} \cdot$$

Obtenção da correlação ambiental:

$$r_E = \frac{Cov_E(X,Y)}{\sigma_E(X)\sigma_E(Y)} = \frac{Cov_e(X,Y) - 3Cov_r(X,Y)}{[\sigma_e^2(X) - 3\sigma_r^2(X)]^{1/2} [\sigma_e^2(Y) - 3\sigma_r^2(Y)]^{1/2}} \cdot$$

## 6 REPETIBILIDADE

A repetibilidade mede a correlação existente entre as medidas de uma característica em um mesmo animal.

Ao se escolher um animal superior em sua primeira produção, espera-se que ele continue sendo o melhor nas próximas produções. É importante, então, saber até que ponto a produção do animal se repetirá durante sua vida produtiva. Essa medida é denominada repetibilidade.

A repetibilidade é definida como:

$$r = \frac{VG + VE_p}{VP} = \frac{VG + VE_p}{VG + VE_p + VE_t}$$

em que

- $r$  = repetibilidade da característica;
- $VG$  = variância genotípica;
- $VE_p$  = variância devido aos efeitos permanentes de meio;
- $VE_t$  = variância devido aos efeitos temporários de meio;
- $VP$  = variância fenotípica.

Então, a repetibilidade mede a proporção das diferenças de produção entre os animais, que é atribuída a causas permanentes.

Quando mais de uma medida da característica for feita no indivíduo, a repetibilidade pode ser calculada com base na Tabela 2.5 de análise de variância, dada a seguir.

Tabela 2.5 - Análise de variância de medidas repetidas nos indivíduos

<b>FV</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>E(QM)</b>
Indivíduos	$n - 1$	$QM_b$	$\sigma_e^2 + m\sigma_b^2$
Resíduo	$N - n$	$QM_e$	$\sigma_e^2$

As esperanças de quadrados médios “E(QM)” indicam que

a)  $QM_e = \sigma_e^2$ ;

b)  $QM_b = \sigma_e^2 + m\sigma_b^2$

assim,

$$m\sigma_b^2 = QM_b - \sigma_e^2$$

$$m\sigma_b^2 = QM_b - QM_e$$

$$\sigma_b^2 = \frac{QM_b - QM_e}{m},$$

em que

$\sigma_b^2$  = componente de variância entre indivíduos;

$\sigma_e^2$  = componente de variância residual;

$n$  = número de indivíduos;

$m$  = número de medidas feitas em determinada característica em cada indivíduo;

$N$  = número total de observações ( $n \times m$ ).

A variância fenotípica é obtida por

$$VP = \sigma_p^2 = \sigma_b^2 + \sigma_e^2,$$

em que

$\sigma_b^2$  = representa as diferenças permanentes de herança ( $\sigma_G^2$ ) e meio ( $\sigma_{Ep}^2$ ) existente entre os indivíduos;  
 $\sigma_e^2$  = representa as diferenças temporárias de meio ( $\sigma_{Et}^2$ ).

A repetibilidade é dada por

$$r = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_p^2} = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_b^2 + \sigma_e^2}.$$

O valor da repetibilidade pode ser usado para predição do desempenho futuro do animal, com base na produção anterior. É também útil para classificação do animal, de acordo com sua capacidade provável de produção (CPP, Lush, 1964).

Quanto mais alta a repetibilidade da característica, maior é a possibilidade de uma única medida no animal representar sua capacidade real de produção. Assim, quando a repetibilidade é alta, os melhores animais na primeira produção continuam sendo os melhores nas próximas produções.



## CAPÍTULO 3

### SELEÇÃO

*Paulo Sávio Lopes  
Robledo de Almeida Torres  
Aldrin Vieira Pires*

#### 1 INTRODUÇÃO

Em melhoramento animal, a seleção consiste na escolha de indivíduos que serão usados como reprodutores (pais). O efeito primário da seleção é aumentar a frequência gênica favorável, e o resultado da seleção é a mudança na média da população.

Admitindo que a maioria das características medidas em uma população segue distribuição normal, a seleção de indivíduos de fenótipos superiores para dada característica pode ser representada conforme o gráfico da curva normal, dado nas Figuras 3.1 e 3.2.

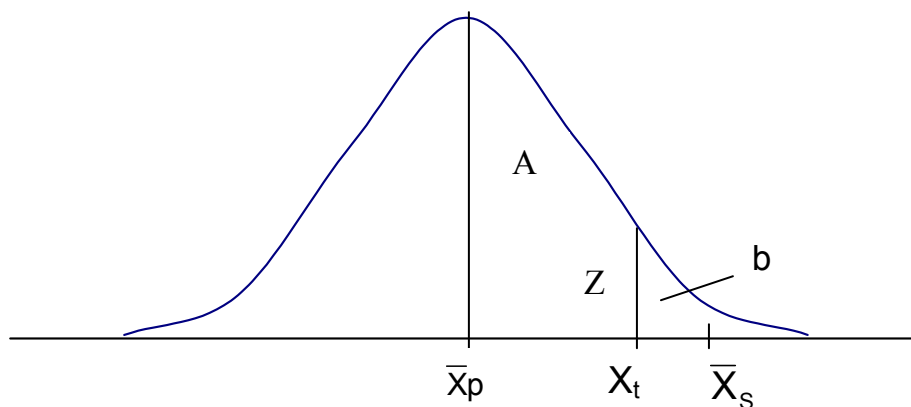


Figura 3.1 – Distribuição Normal

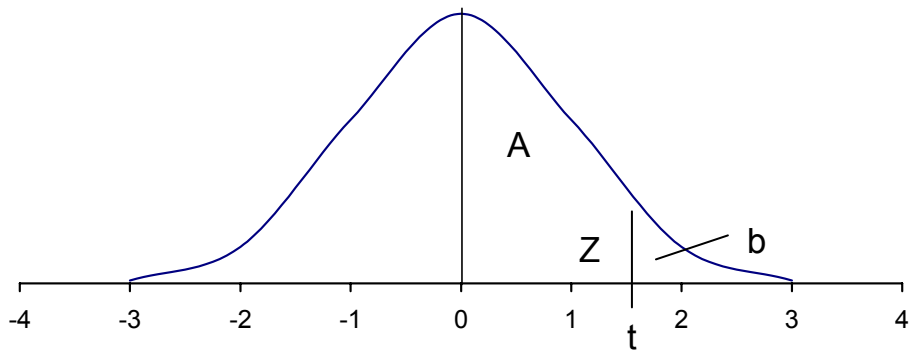


Figura 3.2 - Distribuição Normal Padronizada ( $\bar{X}_p = 0$  e  $\sigma_p = 1$ )

- $\bar{X}_p$  = média da população;
- $X_t$  = Valor mínimo da característica nos animais selecionados, ou seja, o ponto de truncamento;
- $\bar{X}_s$  = média dos animais selecionados;
- $b$  = proporção dos indivíduos selecionados para a reprodução;
- $A$  = proporção dos indivíduos eliminados;
- $Z$  = altura da ordenada no ponto de truncamento.

## 2 DIFERENCIAL DE SELEÇÃO

A diferença entre a média dos animais selecionados e a média da população é o diferencial de seleção, ou seja,

$$\Delta S = \bar{X}_s - \bar{X}_p.$$

O diferencial de seleção torna-se comparável entre populações diferentes ou entre características diferentes, quando ele é padronizado, ou seja,

$$\frac{\Delta S}{\sigma_p} = \frac{Z}{b},$$

em que  $\sigma_p$  é o desvio-padrão fenotípico da característica na população; e a razão  $\frac{Z}{b}$  representa a intensidade de seleção, ou seja,

$$i = \frac{Z}{b}.$$

A intensidade de seleção depende apenas da proporção de indivíduos selecionados ( $b$ ). Ela representa o número de desvios-padrão que a média dos indivíduos selecionados excederá a média da população, antes da seleção.

O diferencial de seleção padronizado é dado por  $\Delta S = i\sigma_p$ .

O desvio-padrão, que mede a variabilidade da característica, é uma propriedade da população. A intensidade de seleção pode ser determinada por meio da distribuição normal padronizada.

O valor “ $t$ ” representa o ponto de truncamento em desvio-padrão, ou seja, os indivíduos que serão selecionados para reprodução deverão estar  $t$  desvios-padrão acima da média.

Com relação às unidades originais, o ponto de truncamento pode ser obtido por

$$X_t = \bar{X}_p + t\sigma_p,$$

e a média dos indivíduos selecionados,

$$\bar{X}_S = \bar{X}_p + i\sigma_p.$$

A Tabela 3.1 contém os valores de  $t$ ,  $A$ ,  $b$ ,  $Z$  e  $i$ , da distribuição normal padronizada.

Tabela 3.1 – Distribuição normal padronizada (reduzida)

t	A	b	Z	i	t	A	b	Z	i
0,00	0,0000	0,5000	0,3989	0,80	1,25	0,3944	0,1056	0,1827	1,73
0,05	0,0199	0,4801	0,3984	0,83	1,30	0,4032	0,0968	0,1714	1,77
0,10	0,0398	0,4602	0,3970	0,86	1,35	0,4115	0,0885	0,1604	1,81
0,15	0,0596	0,4404	0,3945	0,90	1,40	0,4192	0,0808	0,1497	1,85
0,20	0,0793	0,4207	0,3910	0,93	1,45	0,4265	0,0735	0,1394	1,90
0,25	0,0987	0,4013	0,3867	0,96	1,50	0,4332	0,0668	0,1295	1,94
0,30	0,1179	0,3821	0,3814	1,00	1,55	0,4394	0,0606	0,1200	1,98
0,35	0,1368	0,3632	0,3752	1,03	1,60	0,4452	0,0548	0,1109	2,02
0,40	0,1554	0,3446	0,3683	1,07	1,65	0,4505	0,0495	0,1023	2,06
0,45	0,1736	0,3264	0,3605	1,10	1,70	0,4554	0,0446	0,0941	2,11
0,50	0,1915	0,3085	0,3521	1,14	1,75	0,4599	0,0401	0,0863	2,15
0,55	0,2088	0,2912	0,3429	1,18	1,80	0,4641	0,0359	0,0790	2,20
0,60	0,2258	0,2742	0,3332	1,22	1,85	0,4678	0,0322	0,0721	2,24
0,65	0,2422	0,2578	0,3230	1,25	1,90	0,4713	0,0287	0,0656	2,29
0,70	0,2580	0,2420	0,3123	1,29	1,95	0,4744	0,0256	0,0596	2,33
0,75	0,2734	0,2266	0,3011	1,33	2,00	0,4773	0,0227	0,0540	2,38
0,80	0,2881	0,2119	0,2897	1,37	2,10	0,4821	0,0179	0,0440	2,46
0,85	0,3023	0,1977	0,2780	1,40	2,20	0,4861	0,0139	0,0355	2,52
0,90	0,3159	0,1841	0,2661	1,45	2,40	0,4918	0,0082	0,0224	2,73
0,95	0,3289	0,1711	0,2541	1,49	2,60	0,4953	0,0047	0,0135	2,89
1,00	0,3413	0,1587	0,2420	1,52	2,80	0,4974	0,0026	0,0079	3,04
1,05	0,3531	0,1469	0,2299	1,57	3,00	0,4987	0,0013	0,0044	3,38
1,10	0,3643	0,1357	0,2179	1,61	3,50	0,4998	0,0002	0,0009	
1,15	0,3749	0,1251	0,2059	1,65	4,00	0,5000	0,00001	0,0001	
1,20	0,3849	0,1151	0,1942	1,69					

(Silva, 1980b)

t = ponto de truncamento em desvios-padrão;  
 b = proporção de indivíduos selecionados para a reprodução;  
 A = proporção de indivíduos eliminados;  
 Z = altura da ordenada no ponto de truncamento;  
 i = intensidade de seleção.

Na Tabela 3.2 são apresentados os valores de intensidade de seleção para a distribuição normal padronizada em função da proporção de animais selecionados para reprodução.

Tabela 3.2 - Valores de intensidade de seleção (i) em função da proporção de animais selecionados para reprodução (b)

% Indivíduos selecionados (b)	Intensidade de seleção (i)	% Indivíduos selecionados (b)	Intensidade de seleção (i)
1,0	2,67	30,0	1,16
2,0	2,42	40,0	0,97
3,0	2,27	50,0	0,80
4,0	2,15	60,0	0,64
5,0	2,06	70,0	0,50
10,0	1,76	80,0	0,35
15,0	1,56	90,0	0,20
20,0	1,40		

### 3 GANHO GENÉTICO ESPERADO ( $\Delta G$ )

A resposta à seleção é medida por meio do ganho genético, que é dado por:

$$\Delta G = h^2 \Delta S.$$

Essa fórmula é denominada “*equação fundamental do melhoramento genético por meio da seleção*”. É a mais simples e importante aplicação da genética quantitativa ao melhoramento animal.

É a equação que prediz a eficiência de seleção, ou seja, prediz o quanto os descendentes serão geneticamente superiores em relação à média da geração dos pais.

Quando se considera o diferencial de seleção padronizado ( $\Delta S = i\sigma_p$ ), então

$$\Delta G = ih^2\sigma_P$$

Portanto, o ganho genético ou a resposta à seleção depende da herdabilidade, da intensidade de seleção e da variabilidade da característica na população.

#### 4 INTERVALO DE GERAÇÃO

Na prática, o progresso genético, por unidade de tempo, é usualmente mais importante do que o progresso por geração, de modo que o intervalo de geração é fator importante no cálculo da resposta à seleção.

O intervalo de geração é o intervalo de tempo entre os estádios correspondentes do ciclo de vida em gerações sucessivas. Pode ser calculado como a média de idade dos pais, quando nascem os descendentes que são destinados a se tornarem os pais na próxima geração.

O ganho genético esperado por unidade de tempo é dado por:

$$\Delta G = \frac{ih^2\sigma_P}{t},$$

em que  $t$  é o intervalo de geração.

O criador ou melhorista pode melhorar a resposta à seleção quando aumenta a intensidade de seleção ou diminui o intervalo de geração. Para se aumentar a intensidade de seleção deve-se selecionar uma menor proporção de indivíduos para reprodução ( $b$ ), o que aumentará o intervalo de geração. Existe, portanto, um conflito de interesse entre a intensidade de seleção e o intervalo de geração, sendo necessário encontrar o melhor ajustamento entre os dois.

## 5 RESPOSTA À SELEÇÃO

Quando se pratica seleção numa característica, a resposta na progênie para essa característica é o que se chama “resposta direta”, ao passo que a resposta obtida em outras características é o que se chama “resposta correlacionada”. Assim, *resposta correlacionada à seleção* é definida como a mudança no mérito genético de uma característica (Y), quando a seleção é praticada em outra característica (X).

Enquanto a resposta direta depende da herdabilidade da característica, da intensidade de seleção e da variabilidade da característica na população, a resposta correlacionada depende também da correlação genética entre as características.

### 5.1 Resposta direta

Conforme dado anteriormente, quando se seleciona animais para uma característica, a resposta à seleção para essa característica na progênie é:

$$\begin{aligned}\Delta G_X &= h_X^2 \Delta S_X \\ &= \frac{\sigma_{AX}^2}{\sigma_{PX}^2} \Delta S_X \\ &= \frac{\sigma_{AX}}{\sigma_{PX}} \frac{\Delta S_X}{\sigma_{PX}} \sigma_{AX}\end{aligned}$$

como  $\frac{\sigma_{AX}}{\sigma_{PX}} = h_X$  e  $\frac{\Delta S_X}{\sigma_{PX}} = i_X$ , então

$$\Delta G_X = h_X i_X \sigma_{AX}.$$

## 5.2 Resposta correlacionada

A resposta correlacionada pode ser obtida pelo produto da resposta direta pela regressão do mérito genético de uma característica ( $A_y$ ) em função do mérito genético da característica que está sendo selecionada ( $A_x$ ), ou seja,

$$\Delta G_{YX} = b_{AYX} \Delta G_X.$$

Como  $\Delta G_X = h_X i_X \sigma_{AX}$  e  $b_{AYX} = r_{GYX} \frac{\sigma_{AY}}{\sigma_{AX}}$ , então,

$$\begin{aligned} \Delta G_{YX} &= r_{GYX} \frac{\sigma_{AY}}{\sigma_{AX}} h_X i_X \sigma_{AX} \\ &= r_{GYX} \sigma_{AY} h_X i_X. \end{aligned}$$

Multiplicando-se a expressão à direita por  $\frac{\sigma_{PY}}{\sigma_{PY}}$ , tem-se:

$$\begin{aligned} \Delta G_{YX} &= r_{GYX} \sigma_{AY} h_X i_X \frac{\sigma_{PY}}{\sigma_{PY}} \\ &= r_{GYX} h_Y h_X i_X \sigma_{PY}, \end{aligned}$$

em que

$\Delta G_{YX}$  = ganho genético esperado na característica Y, quando a seleção é praticada na característica X.

$i_X$  = intensidade de seleção na característica X;

$h_X^2$  = herdabilidade da característica X, sendo:  $h_X = \sqrt{h_X^2}$ ;

$h_Y^2$  = herdabilidade da característica Y, sendo:  $h_Y = \sqrt{h_Y^2}$ ;

$r_{GYX}$  = correlação genética entre as características Y e X;



$\sigma_{PY}$  = desvio-padrão fenotípico da característica Y.

### 5.3 Comparação entre a resposta correlacionada e resposta direta

A comparação pode ser feita pela razão  $\frac{\Delta G_{YX}}{\Delta G_Y}$ , ou seja,

$$\frac{\Delta G_{YX}}{\Delta G_Y} = \frac{r_{GYX} h_Y h_X i_X \sigma_{PY}}{h_Y i_Y \sigma_{AY}}.$$

Como  $\frac{\sigma_{PY}}{\sigma_{AY}} = \frac{1}{h_Y}$ , então,

$$\frac{\Delta G_{YX}}{\Delta G_Y} = \frac{i_X}{i_Y} \frac{h_X}{h_Y} r_{GYX},$$

Caso a mesma intensidade de seleção possa ser praticada em X e Y ( $i_X = i_Y$ ), então,

$$\frac{\Delta G_{YX}}{\Delta G_Y} = \frac{h_X}{h_Y} r_{GYX}.$$

Se essa razão for maior que 1, a resposta correlacionada em Y, obtida pela seleção em X, será maior que o ganho genético obtido selecionando-se diretamente em Y.

Existem situações em que a resposta correlacionada seria mais vantajosa que a seleção na própria característica, que são:

- a) quando a característica de interesse (Y) apresenta baixa herdabilidade em razão de erros de medição;
- b) quando pode ser exercida maior intensidade de seleção na outra característica (X), que na característica de interesse (Y);

- c) quando as duas características são altamente correlacionadas geneticamente e a herdabilidade da outra (X) é maior que daquela de interesse (Y);
- d) é mais fácil e mais econômico medir a outra característica (X) do que a de interesse (Y);
- e) a outra característica (X) pode ser medida mais cedo na vida do animal.

## 6 SELEÇÃO PELA PRODUÇÃO PARCIAL

É a seleção baseada em informações obtidas somente num período de produção do indivíduo. A seleção pela produção parcial é usada para diminuir o intervalo de geração. Como exemplo, podem-se citar a produção parcial de leite em testes de progênie em gado de leite, produção parcial de ovos em aves de postura e menores períodos de testes em suínos.

Como a meta desejada é o ganho na produção total e, considerando que as características de produções parciais não são as mesmas características que as totais, as análises são feitas por meio de respostas correlacionadas.

Para análise da resposta esperada pela seleção parcial, três variáveis devem ser consideradas:

- 1) produção parcial usada para seleção;
- 2) produção complementar;
- 3) produção total a ser melhorada.

O ganho genético na produção total, obtido pela seleção baseada na produção parcial, é:

$$\Delta G_{3,1} = i_1 b_{A3P1} \sigma_{P1},$$

em que

$i_1$  = intensidade de seleção praticada na produção parcial (1);

$b_{A3P1}$  = coeficiente de regressão genética da produção total (3) em função da produção parcial (1);

$\sigma_{P1}$  = desvio-padrão fenotípico da produção parcial (1).  
Sendo

$$\begin{aligned} b_{A3P1} &= \frac{\text{Cov}(A3, P1)}{V(P1)} \\ &= \frac{\text{Cov}(A1 + A2, P1)}{V(P1)} \\ &= \frac{\sigma_{A1}^2 + \sigma_{A1A2}}{\sigma_{P1}^2}, \end{aligned}$$

então,

$$\begin{aligned} \Delta G_{3,1} &= i_1 \frac{\sigma_{A1}^2 + \sigma_{A1A2}}{\sigma_{P1}^2} \sigma_{P1} \\ &= i_1 \left( h_1^2 \sigma_{P1} + \frac{\sigma_{A1A2}}{\sigma_{P1}} \right). \end{aligned}$$

Fazendo  $\sigma_{A1A2} = \sigma_{A1A2} \frac{\sigma_{A1}\sigma_{A2}}{\sigma_{A1}\sigma_{A2}} = r_{G1,2} \sigma_{A1} \sigma_{A2}$ ,

então,

$$\begin{aligned} \Delta G_{3,1} &= i_1 \left( h_1^2 \sigma_{P1} + r_{G1,2} \frac{\sigma_{A1}\sigma_{A2}}{\sigma_{P1}} \right) \\ &= i_1 \left( h_1^2 \sigma_{P1} + r_{G1,2} \frac{\sigma_{A1}\sigma_{A2}}{\sigma_{P1}} \frac{\sigma_{P2}}{\sigma_{P2}} \right) \\ &= i_1 \left( h_1^2 \sigma_{P1} + r_{G1,2} h_1 h_2 \sigma_{P2} \right), \end{aligned}$$

em que

$h_1^2$  = herdabilidade da característica no período parcial de produção;

$h_2^2$  = herdabilidade da característica no período complementar de produção;

$r_{G1,2}$  = correlação genética do período parcial com o período complementar;

$\sigma_{P2}$  = desvio-padrão fenotípico da característica no período complementar.

### 6.1 Eficiência da seleção com base na produção parcial comparada à total

A comparação pode ser feita pela razão  $\frac{\Delta G_{3,1}}{\Delta G_{3,3}}$ , ou seja,

$$\frac{\Delta G_{3,1}}{\Delta G_{3,3}} = \frac{i_1 (h_1^2 \sigma_{P1} + r_{G1,2} h_1 h_2 \sigma_{P2})}{i_3 h_3^2 \sigma_{P3}} .$$

Alguns autores têm verificado que a seleção baseada na produção parcial resulta em aumento da produção parcial e total, durante poucas gerações. Depois, a seleção pára de ter efeito sobre a produção total, por causa do declínio na produção complementar. Isto se dá pela criação de correlação genética negativa entre produção parcial e complementar.

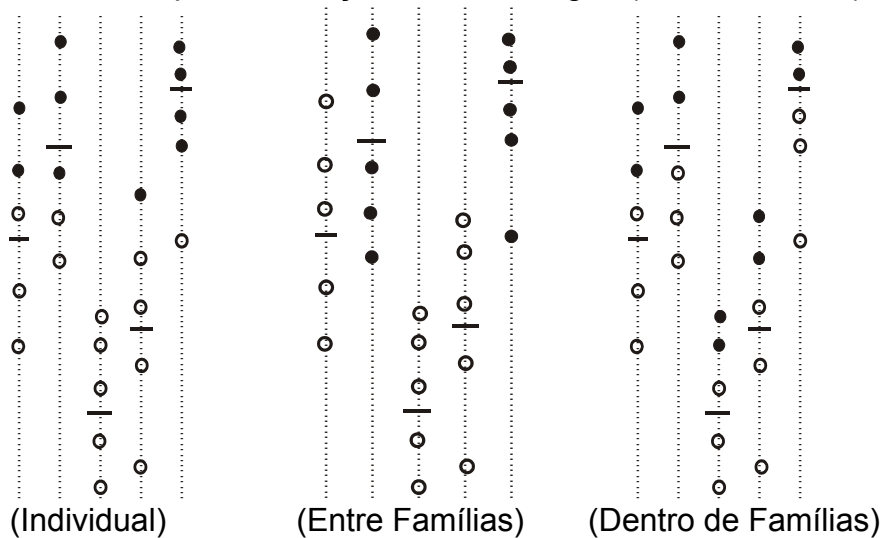
## 7 TIPOS DE SELEÇÃO

Na escolha de animais para a reprodução pode-se usar a informação do próprio indivíduo ou de seus parentes. O valor do próprio indivíduo escolhido pode estar ou não incluído na média da família.

Quando a seleção dos animais é feita com base na informação de famílias, o animal é mantido ou eliminado em função do desempenho da família.

Os dados da família podem ser usados como única fonte de informação para seleção do indivíduo ou podem ser empregados em adição ao desempenho individual.

Os principais tipos de seleção existentes são: individual, entre famílias e dentro de famílias. Exemplo das diferenças entre esses três tipos de seleção é dado a seguir (Falconer, 1981).



● Indivíduo selecionado; ○ Indivíduo eliminado; — Média da família

Figura 3.3 - Seleção individual, entre famílias e dentro de famílias.

Pela Figura 3.3 verifica-se que na seleção individual considera-se apenas os valores fenotípicos dos indivíduos; na seleção entre famílias, todos os indivíduos das famílias selecionadas serão usados na reprodução; enquanto que na seleção dentro de famílias, são selecionados para a reprodução os melhores indivíduos de cada família.

Outra forma de representar os três tipos de seleção seria considerar o valor fenotípico do indivíduo como desvio da média fenotípica da população, como segue.

$$P_i - \bar{\bar{P}}$$

Essa fórmula pode ser decomposta em

$$P_i - \bar{\bar{P}} = (P_i - \bar{P}) + (\bar{P} - \bar{\bar{P}})$$

em que

$P_i$  = valor fenotípico do indivíduo;

$\bar{P}$  = média fenotípica da família;

$\bar{\bar{P}}$  = média fenotípica da população.

Com isso, verifica-se que na seleção individual, em que são considerados apenas os valores fenotípicos dos indivíduos, dão-se iguais pesos aos dois desvios, ou seja,

$$1(P_i - \bar{P}) + 1(\bar{P} - \bar{\bar{P}}) = P_i - \bar{P} + \bar{P} - \bar{\bar{P}} = P_i - \bar{\bar{P}}$$

Na seleção entre famílias, dá-se peso total ao desvio da média fenotípica da família em relação à média fenotípica da população e nenhum peso é dado ao desvio do valor fenotípico do indivíduo em relação à média fenotípica da família, ou seja,

$$0(P_i - \bar{P}) + 1(\bar{P} - \bar{\bar{P}}) = \bar{P} - \bar{\bar{P}}$$

portanto, todos os membros da família são considerados a unidade de seleção.

Na seleção dentro de famílias, dá-se peso total desvio do valor fenotípico do indivíduo em relação à média fenotípica da

família e nenhum peso é dado ao desvio da média fenotípica da família em relação à média fenotípica da população, ou seja,

$$1(P_i - \bar{P}) + 0(\bar{P} - \bar{P}) = P_i - \bar{P}$$

portanto, todos os membros da família são considerados a unidade de seleção.

## 7.1 Seleção individual

Os indivíduos são selecionados apenas de acordo com seus valores fenotípicos próprios. Este método é, usualmente, o mais simples para operar e, em muitas circunstâncias, produz a mais rápida resposta. É mais eficiente em características de média a alta herdabilidade.

Pode-se dizer que o que foi visto nos itens 2, 3 e 4 deste capítulo se refere à seleção individual.

### 7.1.1 Ganho genético esperado ( $\Delta G$ )

Conforme apresentado no item 3, a resposta à seleção é medida por meio do ganho genético, que é dado por:

$$\Delta G = h^2 \Delta S = ih^2 \sigma_p.$$

### 7.1.2 Valor genético de um animal

Ao invés de se prever somente o ganho genético esperado pela seleção de vários animais, é importante também obter uma estimativa ou predição do valor genético do indivíduo escolhido para reprodução.

Conhecendo-se o valor fenotípico de determinada característica no animal, a média da característica na população a

que ele pertence e a regressão do valor genético em relação ao valor fenotípico, pode-se prever o valor genético do animal, ou seja,

$$VG = \bar{P} + b_{AP}(P_i - \bar{P}),$$

em que

$\bar{P}$  é a média fenotípica de todos os indivíduos medidos na mesma época do indivíduo  $i$ ;

$b_{AP}$  é a regressão do valor genético do indivíduo em relação ao seu valor fenotípico, que é igual a herdabilidade; e

$P_i$  é o valor fenotípico do indivíduo  $i$ .

O valor genético do indivíduo representa a superioridade genética estimada ou predita do indivíduo em relação à média do grupo de onde ele foi selecionado.

Exemplo: Se a média de produção de leite de um grupo de vacas é de 3000 kg/vaca/ano, o valor genético predito de uma vaca que produz 4000 kg/ano, sendo a herdabilidade igual a 0,30, é:

$$VG = 3000 + 0,30 (4000 - 3000) = 3300 \text{ kg/ano.}$$

## 7.2 Seleção entre famílias

Nesse tipo de seleção, famílias inteiras são selecionadas ou descartadas, de acordo com o valor fenotípico médio da família.

As condições em que a seleção entre famílias é recomendada são: características de baixa herdabilidade, pequenas variações de ambiente comum aos membros da família, grande número de indivíduos na família ou família de grande tamanho.

Os indivíduos são considerados apenas porque contribuem para a média da família. Independentemente dos



valores fenotípicos ou genéticos dos indivíduos, todos são usados na reprodução.

### Ganho genético esperado

$$\Delta G = \frac{ih^2\sigma_p[1+(n-1)R_{ij}]}{\sqrt{[1+(n-1)t]n}},$$

em que

$i$  = intensidade de seleção;

$h^2$  = herdabilidade da característica;

$\sigma_p$  = desvio-padrão fenotípico da característica;

$n$  = número de indivíduos na família;

$R_{ij}$  = coeficiente de parentesco entre os membros da mesma família; e

$t$  = correlação intraclasses.

A correlação intraclasses é a correlação existente entre os membros de uma mesma família, e é dada por

$$t = R_{ij} h^2 + c^2,$$

em que

$c^2$  = correlação de meio existente entre os membros de uma mesma família.

O ganho pela seleção entre famílias aumenta à medida que aumenta o parentesco entre os indivíduos ( $R_{ij}$ ) e é maior quando a correlação intraclasses ( $t$ ) é pequena. Quando há consangüinidade, a seleção entre famílias pode ser ainda mais efetiva, visto que a consangüinidade faz com que indivíduos de mesma família tornem-se mais semelhantes.

### **7.3 Seleção dentro de famílias**

O critério de seleção é o desvio do valor fenotípico de cada indivíduo em relação à média fenotípica da família a qual pertence.

A seleção dentro de famílias apresenta vantagens sobre os demais métodos, quando existe grande componente de ambiente comum aos membros da família. Exemplo dessa característica seria o crescimento de suínos durante a fase de aleitamento.

#### Ganho genético esperado

$$\Delta G = i h^2 \sigma_p (1 - R_{ij}) \sqrt{\frac{n-1}{n(1-t)}}$$

#### **7.4 Seleção combinada**

Na prática, podem-se associar as informações de família ao desempenho individual, formando um índice de família. O princípio utilizado seria o seguinte: depois de selecionadas as melhores famílias, os piores indivíduos dentro de cada família seriam eliminados.

Assim, na seleção combinada determinam-se pesos apropriados para os desvios da média fenotípica da família em relação à média fenotípica da população e para os desvios do valor fenotípico do indivíduo em relação à média fenotípica da família, ou seja,

$$b_1(P_i - \bar{P}) + b_2(\bar{P} - \bar{\bar{P}}),$$

em que

$P_i$ ,  $\bar{P}$  e  $\bar{\bar{P}}$  são definidos na página 62;

$b_1$  = peso dado ao desvio do valor fenotípico do indivíduo em relação à média fenotípica da família;

$b_2$  = peso dado ao desvio da média fenotípica da família em relação à média fenotípica da população.

Ganho genético esperado

$$\Delta G = i h^2 \sigma_p \sqrt{1 + \frac{(R_{ij} - t)^2 (n-1)}{(1-t)[1+(n-1)t]}}$$

### 7.5 Seleção pelo pedigree

É a seleção do animal baseada na informação de seus ascendentes. É mais importante na avaliação de animais jovens ou de animais em cujo sexo a característica não se manifesta.

A análise de pedigree é útil também como acessório à seleção individual, no caso da informação do indivíduo ser conhecida. Deve-se, entretanto, balancear a ênfase a ser dada ao pedigree, de forma a não prejudicar a seleção individual. Em características de baixa herdabilidade, o pedigree pode receber maior ênfase, principalmente se os méritos dos pais e dos avós são muito mais bem conhecidos do que os do próprio indivíduo.

Em virtude das suas limitações, como auxílio à seleção, os pedigrees devem ser compostos de informações precisas.

Para fornecer maiores informações na avaliação do animal, o melhorista ou criador não deve se limitar a colocar somente nomes e números dos ascendentes nos pedigrees. Assim, todas as informações disponíveis sobre os ascendentes devem aparecer. Por exemplo, sobre o pai de determinado touro leiteiro é importante que sejam informados o número de filhas em produção e a média de produção delas. O ideal seria que as produções fossem dadas em termos de desvios da média das companheiras. O mesmo é válido em relação à mãe, sendo, nesse caso, importante a produção dela própria.

Ao se avaliar determinado animal pelo seu pedigree, é necessário estar atento ao fato de que muitas informações são mais para fins comerciais do que de esclarecimento.

### 7.5.1 Ganho genético esperado ( $\Delta G$ )

#### a) Seleção baseada em uma única observação no ascendente

$$\Delta G = i b_{A_i P_j} \sigma_P,$$

em que

$i$  é a intensidade de seleção;

$\sigma_P$  é o desvio-padrão fenotípico da característica; e

$b_{A_i P_j}$  é a regressão do valor genético do indivíduo ( $A_i$ ) em relação ao valor fenotípico do ascendente ( $P_j$ );  
sendo

$$b_{A_i P_j} = R_{ij} h^2,$$

em que

$R_{ij}$  é o coeficiente de parentesco entre o indivíduo e o ascendente.

Sendo o ascendente:

Pai ou mãe,  $R_{ij} = 1/2 = 0,50$  e

Avô ou avó,  $R_{ij} = 1/4 = 0,25$ .

Portanto,

$$\Delta G = i R_{ij} h^2 \sigma_P.$$

#### b) Seleção baseada na média de $n$ observações no ascendente

$$\Delta G = i b_{A_i \bar{P}_j} \sigma_{\bar{P}},$$

em que

$\sigma_{\bar{P}}$  é o desvio-padrão fenotípico da média de  $n$  observações na característica; e

$b_{A_i \bar{P}_j}$  é a regressão do valor genético do indivíduo ( $A_i$ ) em relação ao valor fenotípico médio do ascendente ( $\bar{P}_j$ ).

Sendo

$$b_{A_i \bar{P}_j} = \frac{n R_{ij} h^2}{1 + (n-1)r} \text{ e}$$

$$\sigma_{\bar{P}} = \sqrt{\frac{1 + (n-1)r}{n}} \sigma_P,$$

então,

$$\Delta G = i R_{ij} h^2 \sigma_P \sqrt{\frac{n}{1 + (n-1)r}},$$

em que

$n$  é o número de observações no ascendente; e

$r$  é a repetibilidade da característica.

### 7.5.2 Eficiência da seleção pelo pedigree em relação à seleção individual

A eficiência é medida pela comparação dos ganhos genéticos correspondentes aos dois tipos de seleção, ou seja,

$$E = \frac{\Delta G(\text{Pedigree})}{\Delta G(\text{Individual})},$$

**a) Seleção baseada em uma única observação no ascendente**

$$E = \frac{i R_{ij} h^2 \sigma_p}{i h^2 \sigma_p} = R_{ij} .$$

Como pode ser observado, a eficiência, nesse caso, depende apenas do grau de parentesco entre o indivíduo e o ascendente.

Portanto, quando se escolhe uma novilha ou um tourinho baseando-se apenas na informação da mãe, a eficiência dessa seleção é apenas de 50% ( $R_{ij} = 1/2$ ) em relação à individual, caso existisse a informação do próprio indivíduo.

**b) Seleção baseada na média de n observações no ascendente**

$$E = R_{ij} \sqrt{\frac{n}{1 + (n-1)r}} .$$

Nesse caso, a eficiência depende do grau de parentesco, do número de observações no ascendente e da repetibilidade da característica.

Por exemplo, tomando-se a informação da mãe de uma novilha ou de um tourinho, que tem seis observações de lactação, e considerando que a repetibilidade da produção de leite seja igual a 0,40, a eficiência dessa seleção em relação à informação no próprio indivíduo é:

$$E = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{6}{1 + (6-1)0,40}} = 0,71 = 71% .$$

### 7.5.3 Valor genético predito (VG)

#### a) Seleção baseada em uma única observação no ascendente

$$VG = \bar{P} + b_{A_i P_j} (P_j - \bar{P}),$$

em que

$\bar{P}$  é a média da população a que pertence o ascendente;

$P_j$  é o valor fenotípico da característica no ascendente; e

$b_{A_i P_j}$  é a regressão do valor genético do indivíduo ( $A_i$ ) em relação ao valor fenotípico do ascendente ( $P_j$ );

sendo

$$b_{A_i P_j} = R_{ij} h^2.$$

#### b) Seleção baseada na média de n observações no ascendente

$$VG = \bar{P} + b_{A_i \bar{P}_j} (\bar{P}_j - \bar{P})$$

em que

$\bar{P}_j$  é a média de n observações da característica no ascendente; e

$b_{A_i \bar{P}_j}$  é a regressão do valor genético do indivíduo ( $A_i$ ) em relação ao valor fenotípico médio do ascendente ( $\bar{P}_j$ );

sendo

$$b_{A_i \bar{P}_j} = \frac{n R_{ij} h^2}{1 + (n - 1) r}.$$

## 7.6 Seleção pela progênie

É a seleção do animal baseada na informação de seus descendentes. O método consiste na comparação dos filhos ou filhas de um reprodutor com os de outros reprodutores.

O valor fenotípico de um único animal para avaliação do pai tem muito pouco valor. Entretanto, quando a média de muitos filhos é usada, influências de meio são menores. Então, quanto maior o número de filhos, mais precisa é a avaliação do reprodutor.

Como os filhos recebem a metade de seus genes do pai, o desempenho destes estima apenas a metade do valor genético do pai. A outra metade da herança dos filhos é proveniente da mãe, e, por esse motivo, as mães devem pertencer a um grupo não selecionado, de mérito médio dentro da raça.

O teste de progênie é válido quando um número de filhos de um reprodutor é comparado com um número adequado de filhos de outros reprodutores, nas mesmas condições de manejo e criação. Assim, o teste de progênie é válido nas seguintes circunstâncias:

- a) a característica não é de alta herdabilidade;
- b) há condições de se avaliar um número expressivo de filhos do reprodutor; e
- c) o animal selecionado pela progênie vai ser usado intensamente;
- d) a característica não se manifesta no próprio animal, como, por exemplo, seleção de touros para produção de leite.

A avaliação do valor genético de um reprodutor é de maior precisão se os seguintes aspectos são observados:

- a) as fêmeas a serem acasaladas com os reprodutores são tomadas ao acaso;
- b) as rações e práticas de alimentação são padronizadas;
- c) todos os filhos do mesmo reprodutor não são alimentados em uma mesma baia;



- d) as comparações são feitas entre os grupos de progênes criadas em ambientes similares;
- e) as comparações são feitas entre os grupos de progênes nascidos no mesmo ano, e, se possível, na mesma estação do ano;
- f) todos os filhos sadios do reprodutor são incluídos no teste, sem fazer seleção;
- g) um número de filhos suficientemente grande é usado para reduzir os erros de meio e segregação mendeliana, e, ao mesmo tempo, o número de reprodutores testados não é muito limitado; e
- h) são usados procedimentos estatísticos para ajustamento de diferenças não-genéticas, sistemáticas, entre os reprodutores, resultantes das diferenças de alimentação, manejo, estação de parto, idade ao parto, etc.

O teste de progênie traz algumas limitações e dificuldades para a sua realização, tais como:

- a) são necessárias propriedades que adotam a inseminação artificial;
- b) há problema para criação e manutenção de grande número de filhos dos reprodutores em teste, além da manutenção dos próprios reprodutores, enquanto se esperam os resultados dos testes; e
- c) é necessário longo tempo para a conclusão do teste, e o ganho genético que se espera alcançar é lento.

### 7.6.1 Ganho genético esperado ( $\Delta G$ )

$$\Delta G = i b_{A|\bar{F}} \sigma_{\bar{F}},$$

em que

$\sigma_{\bar{F}}$  é o desvio-padrão fenotípico da média dos filhos; e

$b_{A_i\bar{F}}$  é a regressão do valor genético do indivíduo ( $A_i$ ) em relação à média dos filhos ( $\bar{F}$ );

sendo

$$b_{A_i\bar{F}} = \frac{n h^2}{2[1 + (n-1)t]}$$
$$\sigma_{\bar{F}} = \sqrt{\frac{1 + (n-1)t}{n}} \sigma_P;$$

em que

$n$  é o número de filhos do indivíduo; e  
 $t$  é a correlação intraclasse.

Sendo

$$t = R_{ij} h^2 + c^2,$$

em que

$R_{ij}$  é o coeficiente de parentesco entre os filhos do indivíduo; meio-irmãos,  $R_{ij} = 1/4 = 0,25$ ;

$h^2$  é a herdabilidade da característica; e

$c^2$  é a correlação de meio entre os filhos do indivíduo;

então

$$\Delta G = i h^2 \sigma_P \sqrt{\frac{n}{4[1 + (n-1)t]}}$$

### 7.6.2 Eficiência da seleção pela progênie em relação à seleção individual

$$E = \frac{\Delta G(\text{Progênie})}{\Delta G(\text{Individual})}$$
$$E = \frac{i h^2 \sigma_P \sqrt{\frac{n}{4[1 + (n-1)t]}}}{i h^2 \sigma_P}$$
$$E = \sqrt{\frac{n}{4[1 + (n-1)t]}}$$

#### 7.6.2.1 Eficiência da seleção pela progênie em relação à seleção individual por unidade de tempo

Considerando-se que o tempo gasto para se obter a informação da progênie ( $T_P$ ) é diferente do tempo gasto para obtenção dos dados individuais ( $T_I$ ), a eficiência é dada por:

$$E = \frac{\Delta G(\text{Progênie})/T_P}{\Delta G(\text{Individual})/T_I}$$
$$E = \frac{T_I}{T_P} \times \frac{\Delta G(\text{Progênie})}{\Delta G(\text{Individual})}$$

Então, a eficiência da seleção pela progênie pode ser comprometida, se o tempo necessário para se obterem as informações na progênie for muito grande.

Na Tabela 3.3 são apresentados os valores de eficiência do teste de progênie em relação à seleção individual. As diferenças de tempo não foram consideradas no cálculo das eficiências.

Tabela 3.3 - Valores de eficiência da seleção baseada no teste de progênie em relação à seleção individual (E)

N	t = h <sup>2</sup> /4			t = h <sup>2</sup> /4 + 0,10		
	h <sup>2</sup>			h <sup>2</sup>		
	0,10	0,30	0,50	0,10	0,30	0,50
01	0,50	0,50	0,50	0,50	0,50	0,50
05	1,07	0,98	0,91	0,91	0,86	0,81
10	1,43	1,22	1,08	1,08	0,98	0,91
30	2,08	1,54	1,27	1,27	1,11	1,00
50	2,37	1,64	1,32	1,32	1,14	1,02

Pelos valores da Tabela 3.3, pode-se observar que:

- para a mesma herdabilidade, a eficiência do teste de progênie aumenta à medida que aumenta o número de filhos do reprodutor;
- para um mesmo número de filhos, a eficiência do teste de progênie aumenta à medida que diminui a herdabilidade da característica; portanto, o teste de progênie só é recomendado para características de baixa ou média herdabilidade; e
- a presença da correlação de meio entre os filhos de um mesmo reprodutor reduz a eficiência do teste de progênie.

### 7.6.3 Valor genético predito (VG)

$$VG = \bar{P}_{Co} + b_{AiF}(\bar{P}_F - \bar{P}_{Co}),$$

em que

$\bar{P}_{Co}$  é a média de todos os contemporâneos dos filhos do indivíduo;

$\bar{P}_F$  é a média dos filhos do indivíduo; e

$b_{AiF}$  conforme definido anteriormente.

## 7.7 Seleção pela informação de irmãos

É a seleção do animal baseada na informação de seus irmãos. Podem-se usar informações de irmãos e irmãs paternos e maternos e de meio-irmãos ou de irmãos completos.

Esse tipo de seleção é de grande utilidade quando a característica sob seleção só se expressa em um dos sexos ou quando há necessidade de abater os animais para a medição de características de carcaça.

A seleção baseada na informação de irmãos pode ser usada em duas circunstâncias: a primeira é quando são testados grupos de irmãos, e o indivíduo a ser selecionado está incluído na média (por exemplo, avaliação de consumo de alimento e eficiência alimentar em um grupo de irmãos); a segunda é quando o indivíduo a ser selecionado não faz parte do grupo (por exemplo, seleção de suínos para características de carcaça ou seleção de galos para produção de ovos).

### 7.7.1 Ganho genético esperado ( $\Delta G$ )

#### a) O indivíduo selecionado é incluído na média

$$\Delta G = i b_{Ai\bar{i}} \sigma_{\bar{i}}$$
$$\bar{i} = \frac{l_1 + l_2 + \dots + l_i + \dots + l_n}{n}$$

em que

$\sigma_{\bar{i}}$  é o desvio-padrão fenotípico da média do grupo de irmãos; e

$b_{Ai\bar{i}}$  é a regressão do valor genético do indivíduo ( $A_i$ ) em relação à média do grupo de irmãos ( $\bar{i}$ );

sendo

$$b_{Ai\bar{i}} = \frac{[1 + (n-1)R_{ij}]h^2}{1 + (n-1)t} \quad e$$

$$\sigma_{\bar{i}} = \sqrt{\frac{1 + (n-1)t}{n}} \cdot \sigma_P;$$

em que

$n$  é o número de irmãos no grupo;

$R_{ij}$  é o coeficiente de parentesco entre os irmãos:

meio-irmãos,  $R_{ij} = 1/4 = 0,25$ ;

irmãos completos,  $R_{ij} = 1/2 = 0,50$ ; e

$t$  é a correlação intraclasse dos membros do grupo.

Sendo

$$t = R_{ij} h^2 + c^2$$

em que

$h^2$  é a herdabilidade da característica; e

$c^2$  é a correlação de meio entre os irmãos;

então,

$$\Delta G = \frac{i h^2 \sigma_P [1 + (n-1)R_{ij}]}{\sqrt{[1 + (n-1)t]n}}.$$

**b) O indivíduo seleccionado não é incluído na média**

$$\Delta G = i b_{Ai\bar{i}} \sigma_{\bar{i}}$$

$$\bar{l} = \frac{l_1 + l_2 + \dots + l_n}{n} \quad (\text{Não tem } l_i),$$

em que

$\sigma_{\bar{i}}$  é o desvio-padrão fenotípico da média dos irmãos do indivíduo; e

$b_{A_i\bar{i}}$  é a regressão do valor genético do indivíduo ( $A_i$ ) em relação à média de seus irmãos ( $\bar{I}$ ).

Sendo

$$b_{A_i\bar{i}} = \frac{n R_{ij} h^2}{1 + (n-1) t}; \text{ e}$$

$$\sigma_{\bar{i}} = \sqrt{\frac{1 + (n-1) t}{n}} \sigma_P;$$

em que

$n$  é o número de irmãos do indivíduo;

$R_{ij}$  é o coeficiente de parentesco entre o indivíduo e seus irmãos;

sendo

$$\Delta G = \frac{i n R_{ij} h^2 \sigma_P}{\sqrt{[1 + (n-1) t] n}}.$$

### 7.7.2 Eficiência da seleção pela informação de irmãos em relação à seleção individual

#### a) O indivíduo selecionado é incluído na média

$$E = \frac{\Delta G(\text{Irmãos})}{\Delta G(\text{Individual})}$$

$$E = \frac{i h^2 \sigma_P [1 + (n-1) R_{ij}]}{\sqrt{[1 + (n-1) t] n}} \cdot \frac{1}{i h^2 \sigma_P}$$

$$E = \frac{1 + (n - 1) R_{ij}}{\sqrt{[1 + (n - 1) t] n}}$$

Portanto, a eficiência da seleção pela informação de irmãos em relação à seleção individual depende do número de irmãos, do parentesco entre os irmãos e da correlação intraclasse.

**b) O indivíduo selecionado não é incluído na média**

$$E = R_{ij} \sqrt{\frac{n}{1 + (n - 1) t}}$$

Nesse caso, a eficiência depende do número de irmãos do indivíduo, do parentesco entre o indivíduo e seus irmãos e da correlação intraclasse. Como a correlação intraclasse é dada por

$$t = R_{ij} h^2 + c^2,$$

então, a eficiência depende também da herdabilidade da característica e da correlação de meio entre os irmãos ( $c^2$ ).

Na Tabela 3.4 são apresentados os valores de eficiência da seleção baseada na informação de meio-irmãos (meio-irmãs) em relação à seleção individual.

Tabela 3.4 - Valores de eficiência da seleção baseada na informação de meio-irmãos em relação à seleção individual (E)

n	Indivíduo incluído na média			Indivíduo não incluído na média					
	t = h <sup>2</sup> /4			t = h <sup>2</sup> /4			t = h <sup>2</sup> /4 + 0,10		
	h <sup>2</sup>			h <sup>2</sup>			h <sup>2</sup>		
	0,10	0,30	0,50	0,10	0,30	0,50	0,10	0,30	0,50
01	--	--	--	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25
02	0,87	0,85	0,83	0,35	0,34	0,34	0,33	0,33	0,32
05	0,85	0,78	0,73	0,53	0,49	0,46	0,46	0,43	0,40
10	0,93	0,79	0,71	0,71	0,61	0,54	0,54	0,49	0,45
30	1,15	0,84	0,70	1,04	0,77	0,64	0,64	0,55	0,50



---

50	1,26	0,87	0,70	1,19	0,82	0,66	0,66	0,57	0,51
----	------	------	------	------	------	------	------	------	------

---

Pelos valores de eficiência relativa na Tabela 3.4, nota-se que há necessidade de grande número de meio-irmãos ou de meio-irmãs, para se obter um ganho genético próximo ao que se obtém por seleção individual. A correlação de meio ( $c^2 = 0,10$ ) faz com que a eficiência seja menor ao mesmo nível de herdabilidade e número idêntico de irmãos. Para características de herdabilidade média (0,30) e alta (0,50), torna-se praticamente impossível obter igual precisão de seleção, usando-se médias de meio-irmãos ou de meio-irmãs.

### 7.7.3. Valor genético predito (VG)

$$VG = \bar{P}_{Co} + b_{Ai\bar{}}(\bar{P}_I - \bar{P}_{Co}),$$

em que

$\bar{P}_{Co}$  é a média de todos os contemporâneos dos irmãos;

$\bar{P}_I$  é a média do grupo de irmãos; e

$b_{Ai\bar{}}$  conforme definido anteriormente.

## **CAPÍTULO 4**

### **CONSANGÜINIDADE E CRUZAMENTO**

*Paulo Sávio Lopes  
Robledo de Almeida Torres  
João Cruz Reis Filho*

#### **1 INTRODUÇÃO**

A consangüinidade ou endogamia pode ser definida como o acasalamento de indivíduos mais aparentados entre si, do que o parentesco médio esperado, se eles fossem escolhidos, ao acaso, na população. Pode-se dizer também, que existe consangüinidade em uma população quando há mais possibilidade de o indivíduo acasalar-se com seus parentes, do que numa população de acasalamento ao acaso.

A consangüinidade aumenta a quantidade de homozigose em razão da diminuição de heterozigose; assim, aumenta a oportunidade para os genes recessivos, que estavam encobertos nos heterozigotos, se expressarem.

A conseqüência geral da consangüinidade é uma redistribuição da variância genética, promovendo diferenciação genética entre linhas e uniformidade genética dentro delas.

A mais notável conseqüência da consangüinidade é a redução do valor fenotípico médio, apresentado pelos caracteres relacionados com capacidade reprodutiva ou eficiência fisiológica. O fenômeno é conhecido como depressão, em virtude da endogamia.

De modo geral, os efeitos depressivos da consangüinidade são caracterizados pela redução geral da fertilidade, da sobrevivência e do vigor dos animais.

## 1.1 Coeficiente de consangüinidade

Qualquer par de indivíduos numa população deve estar relacionado com um ou mais ancestrais comuns, num passado mais ou menos remoto, e quanto maior for o tamanho da população, em gerações anteriores, menor será a proporção desses ancestrais.

A consequência principal de dois indivíduos terem um ancestral comum é que ambos podem carregar réplicas de um dos genes presentes no ancestral, e, se acasalam, podem transmitir essas réplicas à sua progênie.

O coeficiente de consangüinidade estima a quantidade esperada da redução em heterozigose, como função do ascendente comum dos pais, e é a probabilidade de que dois alelos, em qualquer loco, num indivíduo sejam idênticos por origem.

Esse coeficiente é obtido pelo acompanhamento do pedigree do indivíduo até o ancestral comum dos pais, incluindo as probabilidades de cada segregação. A fórmula do coeficiente de consangüinidade de Wright é:

$$F_x = \sum \left[ \left( \frac{1}{2} \right)^{n_1+n_2+1} (1+F_{AC}) \right],$$

em que

$F_x$  = coeficiente de consangüinidade do indivíduo X;

$n_1$  = número de gerações, partindo-se de um dos pais, até o ancestral comum;

$n_2$  = número de gerações, partindo-se do outro pai, até o ancestral comum;

$F_{AC}$  = coeficiente de consangüinidade do ancestral comum;

$\sum$  = soma de todos os ancestrais comuns.

## 1.2 Número efetivo ou tamanho efetivo e taxa de consangüinidade

O número efetivo ou tamanho efetivo da população representa o número de indivíduos que daria origem à taxa de consangüinidade ou incremento da consangüinidade apropriado para as condições consideradas, caso os indivíduos se acasalassem como na população ideal. Assim, pela conversão do número observado ( $N$ ) para o número efetivo ( $N_e$ ), este pode ser usado para o cálculo da taxa de consangüinidade ( $\Delta F$ ),

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e}.$$

Numa população ideal, o número de reprodutores é  $N_e$ , sendo metade de  $N_e$  constituída de machos e metade de fêmeas. Assume-se que os acasalamentos sejam ao acaso e que haja igual viabilidade dos gametas formados.

A aplicação desse conceito se baseia na idéia de que se pode relacionar uma população real de  $N_m$  machos e  $N_f$  fêmeas com uma ideal de tamanho efetivo  $N_e$ , constituída de igual número de machos ( $N_e/2$ ) e de fêmeas ( $N_e/2$ ). Essa população teria taxa esperada de incremento de consangüinidade igual a da população real, constituída por diferentes proporções de sexos.

Em razão de motivos econômicos, de modo geral, usa-se menor número de machos que de fêmeas, nas populações de animais domésticos. Nesses casos, o número efetivo, em relação ao número de machos e fêmeas, é dado por

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f} = \frac{N_f + N_m}{4N_m N_f}.$$

Assim,

$$N_e = \frac{4 N_m N_f}{N_m + N_f},$$

em que

$N_e$  = tamanho efetivo ou número efetivo;

$N_m$  = número de machos usados na reprodução;

$N_f$  = número de fêmeas usadas na reprodução.

A taxa de consangüinidade é dada por

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e} = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}.$$

Deve-se observar que o tamanho efetivo da população é influenciado por diferenças nas razões de sexo. Considerando, por exemplo, populações de 400 animais que serão usadas na reprodução, com diferentes proporções de machos e fêmeas, os números efetivos e as taxas de consangüinidade podem ser observados na Tabela 4.1.

Tabela 4.1 – Tamanho efetivo e taxa de consangüinidade em função de diferentes números de machos e fêmeas

Número de machos	Número de Fêmeas	Tamanho efetivo	Taxa de consangüinidade
200	200	400,00	0,125%
100	300	300,00	0,167%
50	350	175,00	0,286%
25	375	93,75	0,533%
10	390	39,00	1,282%
5	395	19,75	2,532%

Note-se que a taxa de consangüinidade é influenciada pelo sexo menos numeroso; é mínima, quando o número de machos usados na reprodução é igual ao número de fêmeas.

## **2 CRUZAMENTO**

O cruzamento pode ser definido como o acasalamento de indivíduos pertencentes a diferentes raças.

Segundo Lush (1964), cruzamento é o acasalamento de dois animais puros, mas que pertençam a raças diferentes.

A prática de cruzamento de animais de diferentes raças ou linhagens tem os seguintes objetivos:

- a) aproveitar as vantagens da heterose;
- b) utilizar a “complementariedade” ou melhoramento em produção, associada à combinação de características desejáveis de duas ou mais raças ou linhagens.

O aumento do vigor nos descendentes é denominado vigor híbrido ou heterose. Assim, o poder adaptativo perdido com a consangüinidade, tende a ser restaurado com o cruzamento (Falconer, 1981).

De modo geral, a resposta à heterose é maior para as características de baixa herdabilidade. Assim, o vigor híbrido é alto em características reprodutivas, como fertilidade, tamanho de ninhada e sobrevivência; por outro lado, é menor para as características de crescimento pós-desmame, eficiência alimentar e composição de carcaça, que são características de herdabilidade média a alta.

### **2.1 Tipos de heterose**

Heterose individual: é o aumento do vigor em um animal, individualmente, não atribuível aos efeitos maternos, paternos ou ligados ao sexo.

Heterose materna: é atribuível à utilização de fêmeas cruzadas, em vez de puras.

Heterose paterna: é atribuível à utilização de machos cruzados, em vez de puros.

## 2.2 Causas do vigor híbrido ou heterose

**Teoria da dominância:** nessa teoria, os alelos dominantes têm efeitos favoráveis no vigor, enquanto os alelos recessivos fazem, em geral, com que indivíduos homozigotos sejam menos vigorosos.

Como muitos genes influenciam o vigor, a probabilidade de que um animal seja portador de todos os alelos dominantes em homozigose é baixa. Assim, o cruzamento entre dois animais pouco relacionados (diferentes raças ou linhagens) resultará em descendentes com maior número de alelos dominantes.

Por exemplo, supondo que uma característica seja controlada por três locos, nos quais os alelos *A*, *B* e *C* sejam dominantes. Cada um desses locos, no qual o alelo dominante esteja presente, adiciona uma unidade ao desempenho do animal. Assim, o cruzamento de duas raças ou linhagens com os genótipos *AabbCC* (valor = 2) e *aaBBcc* (valor = 1) produzirá descendentes *AaBbCc* (valor = 3). Como os alelos são dominantes, as condições homozigóticas *AA*, *BB*, e *CC* são idênticas às heteróticas *AaBbCc*.

**Teoria da sobredominância:** nessa teoria, o heterozigoto (*Aa*) é superior a qualquer dos homozigotos (*AA* ou *aa*).

Baseia-se na teoria de que, no heterozigoto, ambos os alelos podem competir e, na maioria dos casos, o alelo dominante ganha e determina o fenótipo. Outra versão é a de que o alelo *A* produz determinada substância, enquanto o alelo *a* produz outra, havendo complementação fisiológica. Essa maior versatilidade tornaria o híbrido mais adaptável e produtivo. Tomando o exemplo

anterior, o cruzamento de duas raças ou linhagens com os genótipos AabbCC e aaBBcc produziria descendentes heterozigotos AaBbCc, que seriam mais vigorosos.

**Teoria da epistasia:** nessa teoria, supõe-se que haja interação de alelos de diferentes locos. Um alelo de um loco junto com outro de loco diferente resultaria em efeito mais favorável.

Nesse caso, as combinações A\_B\_ (AABB, AABb, AaBB e AaBb) resultam em interações, em que a presença de ambos os alelos, A e B, proporcionam vigor superior ao esperado pela presença de apenas um alelo A ou B (A\_bb ou aaB\_).

Tomando o exemplo anterior, o cruzamento de duas raças ou linhagens com os genótipos AabbCC e aaBBcc produziria descendentes AaBbCc, que seriam mais vigorosos.

### 2.3 Cálculo da heterose

A heterose ou vigor híbrido é a superioridade dos animais, obtida por exogamia, sobre a média de seus pais, com relação ao mérito individual, ou seja, é o aumento de vigor dos descendentes em relação aos pais, quando se acasalam indivíduos não aparentados (Lasley, 1963 e Lush, 1964).

$$H = \frac{\bar{X}_C - \bar{X}_P}{\bar{X}_P} \times 100,$$

em que

H = grau de heterose;

$\bar{X}_C$  = média dos cruzamentos; e

$\bar{X}_P$  = média dos pais (raças puras).



## 2.4 Efeito materno

Efeito materno é definido como a influência pré e pós-natal que as mães exercem sobre o fenótipo de seus filhos.

Geralmente, os valores médios das características nos descendentes do cruzamento de duas raças ou linhagens podem variar conforme a raça da mãe. Assim, os descendentes do cruzamento de machos A com fêmeas B podem ser diferentes do recíproco (machos B com fêmeas A). Essa diferença se deve à superioridade das mães de uma raça em relação às de outra.

## 2.5 Tipos de cruzamentos

### 2.5.1 Cruzamento simples

Nesse sistema de cruzamento, fêmeas de uma raça (B) são acasaladas com machos de outra raça (A). O criador precisa possuir machos e fêmeas puros das raças A e B.

**Exemplo:**

$$\begin{array}{c} A \times B \\ \downarrow \\ \frac{1}{2} AB (F1) \end{array}$$

Esse sistema permite o aproveitamento da “complementariedade” de duas raças.

O uso do cruzamento F1 x F1 serve como alternativa de preservação das características desejáveis do F1. Entretanto, a variação no desempenho do F2 é maior do que a observada no F1. Esse processo mantém 50% da heterose obtida no F1, o que, em alguns casos, pode ser vantajoso.

### 2.5.2 Cruzamento contínuo ou absorvente

O cruzamento contínuo ou absorvente consiste no uso contínuo de reprodutores de raças geneticamente superiores, até que haja a absorção da raça nativa ou de menor potencial genético. Obtêm-se, sucessivamente, as composições genéticas (“graus de sangue”)  $1/2$ ;  $3/4$ ;  $7/8$ ;  $15/16$ , até a obtenção da raça pura, por cruzamento.

**Exemplo:**

$$\begin{array}{c} A \times B \\ \downarrow \\ A \times \frac{1}{2} AB \\ \downarrow \\ A \times \frac{3}{4} AB \\ \downarrow \\ A \times \frac{7}{8} AB \\ \downarrow \\ A \times \frac{15}{16} AB \\ \downarrow \\ A \times \frac{31}{32} AB \text{ (Puro por cruza).} \end{array}$$

Esse processo exige mudanças gradativas nas condições de criação, uma vez que, à medida que os animais se aproximam da raça pura, maiores são suas exigências nutricionais e melhores devem ser o controle sanitário e as instalações.

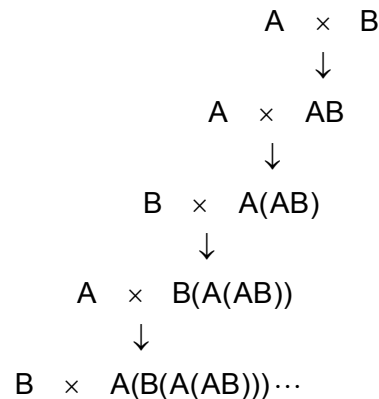
### 2.5.3 Cruzamento rotativo ou alternado

#### a) Cruzamento alternado entre duas raças

Consiste no cruzamento entre duas raças, alternando a raça do reprodutor, a cada geração.

Após algumas gerações, o criador terá em seu rebanho duas composições genéticas (“graus de sangue”):  $2/3 A : 1/3 B$  e  $1/3 A : 2/3 B$ , aproximadamente.

#### Exemplo:



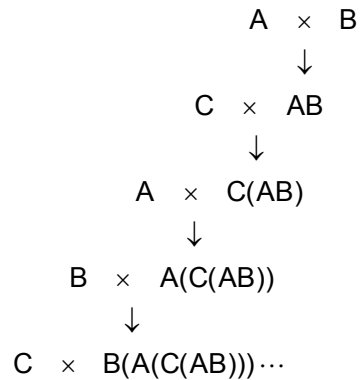
Esse sistema é o ideal para produtores que tenham baixo nível de criação, porque a maior composição genética (“grau de sangue”) A ( $2/3$ ) não terá maiores problemas de manejo.

Outra vantagem desse sistema é que o criador pode fazer a reposição de fêmeas com animais do próprio plantel. No entanto, o criador precisa adquirir machos das raças A e B, alternativamente, de rebanhos de raças puras.

#### b) Cruzamento alternado entre três raças

Consiste no cruzamento entre três raças, alternando a raça do reprodutor, a cada geração.

**Exemplo:**

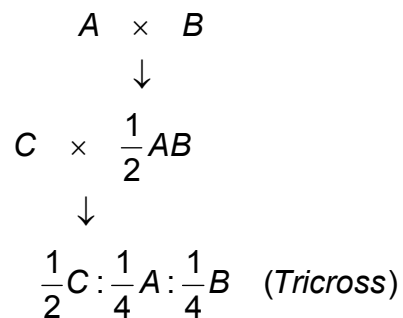


Nesse sistema, o criador pode, também, fazer a reposição de fêmeas com animais do próprio plantel. O criador precisa adquirir machos de três raças A, B e C, alternativamente, de rebanhos de raças puras. Existe, entretanto, o inconveniente de ser difícil encontrar três raças que se adaptem bem a esse esquema. O controle reprodutivo também é mais complicado.

**2.5.4 Cruzamento triplo ou “tricross”**

Nesse sistema, fêmeas cruzadas  $\frac{1}{2}$  AB são acasaladas com machos puros de uma terceira raça (C).

**Exemplo:**



Essa é uma opção para o criador que deseja obter alto grau de heterose e, ao mesmo tempo, alto nível de produção, provenientes das raças utilizadas nos cruzamentos. O inconveniente desse sistema é que o criador precisa adquirir machos puros da raça C e fêmeas cruzadas  $\frac{1}{2}$  AB, para reposição do plantel.

### 2.5.5 Cruzamento duplo entre quatro raças

Nesse sistema, fêmeas cruzadas  $\frac{1}{2}$  CD são acasaladas com machos cruzados  $\frac{1}{2}$  AB.

Essa é a opção para o criador que deseja aproveitar a heterose individual do híbrido duplo, a heterose materna, atribuível às fêmeas cruzadas, e a paterna, atribuível aos machos cruzados. Existe o inconveniente de o criador ter que adquirir machos cruzados  $\frac{1}{2}$  AB e fêmeas cruzadas  $\frac{1}{2}$  CD, para a reposição do plantel.

**Exemplo:**

$$\begin{array}{ccc}
 A \times B & & C \times D \\
 \downarrow & & \downarrow \\
 \frac{1}{2} AB & \times & \frac{1}{2} CD \\
 & \downarrow & \\
 \frac{1}{4} A : \frac{1}{4} B : \frac{1}{4} C : \frac{1}{4} D & & (\text{Híbrido duplo})
 \end{array}$$

## **CAPÍTULO 5**

### **MÉTODOS DE SELEÇÃO**

*Paulo Sávio Lopes  
Robledo de Almeida Torres  
João Cruz Reis Filho*

#### **1 INTRODUÇÃO**

O valor genético ou econômico do animal depende de várias características, e o melhorista ou criador precisa considerar essas características na seleção dos animais.

A seleção pode ser feita para uma ou várias características. Entretanto, quanto maior o número de características envolvidas na seleção, menor será o progresso genético em cada característica separadamente.

As respostas à seleção são sempre observadas em várias características, em razão da correlação genética entre estas. E, dependendo das correlações existentes entre as características, as respostas indiretas (correlacionadas) podem ser favoráveis ou desfavoráveis.

O método de seleção mais eficiente é aquele que promove um máximo de progresso genético por unidade de tempo.

#### **2 MÉTODO DE TANDEM**

Consiste na seleção de uma característica, excluindo-se todas as outras, até que ela atinja o nível desejado. Quando essa característica estiver no nível desejado, outra característica receberá a atenção da seleção.

O procedimento é repetido para todas as características, até que a meta de seleção seja alcançada.

Esse método é muito limitado, uma vez que o melhorista, ao utilizá-lo para selecionar uma característica, supõe que as outras permaneçam constantes, o que não acontece em razão do relacionamento genético existente entre as características.

Se houver associação genética favorável entre as características, o melhoramento na característica considerada resulta em melhoramento nas demais. Entretanto, se houver uma associação genética desfavorável entre as características, de forma que o melhoramento por seleção de uma resulte em prejuízo de outra, a seleção por esse método pode não conduzir a nenhum progresso genético.

### **Exemplos:**

- a) Associação genética favorável: produção de leite x eficiência alimentar; espessura de toucinho x quantidade de carne na carcaça.
- b) Associação genética desfavorável: produção de leite x percentagem de gordura no leite; taxa de postura x peso do ovo.

Outro aspecto negativo desse método é que pode haver mudança na preferência ou no valor econômico daquela característica, ao longo do tempo. Assim sendo, o melhoramento obtido pode não ter sido geneticamente ou economicamente vantajoso.

## **2.1 Ganho genético esperado ( $\Delta G$ )**

- a) Ganho genético na característica j pela seleção direta em j – Resposta Direta

$$\Delta G_{j,j} = i h_j^2 \sigma_{P_j},$$

em que

$i$  é a intensidade de seleção;

$h_j^2$  é a herdabilidade da característica  $j$ ; e

$\sigma_{P_j}$  é o desvio-padrão fenotípico da característica  $j$ .

b) Ganho genético na característica  $k$  pela seleção direta em  $j$  – Resposta Correlacionada

$$\Delta G_{k,j} = \Delta G_{j,j} b_{A_k.A_j} = i h_j^2 \sigma_{P_j} b_{A_k.A_j},$$

em que

$b_{A_k.A_j}$  é o coeficiente de regressão dos valores genéticos da característica  $k$  em função dos valores genéticos da característica  $j$ .

**Exemplo:** Seleção de vacas leiteiras para produção de leite.

Dados:

$j$  = Produção de leite;

$k$  = Percentagem de gordura no leite;

$b = 20\%$  são mantidas para reprodução;

$i = 1,40$ ;

$h_j^2 = 0,30$ ;

$h_k^2 = 0,50$ ;

$r_{G_{j,k}} = -0,50$ ;

$V(P_j) = 250.000 \text{ kg}^2$ ;

$\sigma_{P_j} = 500 \text{ kg}$ ;

$V(P_k) = 1,0\%$ ; e

$\sigma_{P_k} = 1,0\%$ .



**Solução:**

a) Resposta direta:

$$\begin{aligned}\Delta G_{j,j} &= i h_j^2 \sigma_{P_j} = 1,40 \times 0,30 \times 500 \\ &= 210 \text{ kg de leite por geração.}\end{aligned}$$

b) Resposta correlacionada

$$\begin{aligned}\Delta G_{k,j} &= \Delta G_{j,j} b_{A_k, A_j} \\ b_{A_k, A_j} &= \frac{\text{Cov}(A_k, A_j)}{V(A_j)}\end{aligned}$$

$$V(A_j) = h_j^2 V(P_j) = 0,30 \times 250.000 = 75.000 \text{ kg}^2$$

$$\sigma_{A_j} = 75.000^{1/2} = 273,86 \text{ kg}$$

$$V(A_k) = h_k^2 V(P_k) = 0,50 \times 1,0 = 0,50 \%^2$$

$$\sigma_{A_k} = 0,50^{1/2} = 0,71 \%$$

$$\text{Cov}(A_k, A_j) = r_{G_{j,k}} \sigma_{A_k} \sigma_{A_j} = -0,50 \times 0,71 \times 273,86 = -97,22$$

$$b_{A_k, A_j} = \frac{\text{Cov}(A_k, A_j)}{V(A_j)} = \frac{-97,22}{75.000} = -0,0013.$$

Portanto,

$$\begin{aligned}\Delta G_{k,j} &= \Delta G_{j,j} b_{A_k, A_j} = 210 \times -0,0013 \\ &= -0,27\% \text{ de gordura no leite por geração.}\end{aligned}$$

Concluindo, a seleção de vacas para a produção de leite utilizando o método de tandem, nas condições dadas, promoverá

aumento de 210 kg de leite, como resposta direta, e, redução de – 0,27% na percentagem de gordura no leite, como resposta correlacionada.

c) Ganho genético econômico ( $\Delta H$ )

$$\Delta H = a_j \Delta G_{j,j} = a_j i h_j^2 \sigma_{P_j},$$

em que  $a_j$  é o valor econômico da característica  $j$ .

d) Ganho genético econômico total

$$\begin{aligned} \Delta H_{T,j} &= a_j \Delta G_{j,j} = a_1 \Delta G_{j,j} b_{A_1.A_j} + a_2 \Delta G_{j,j} b_{A_2.A_j} + \dots + a_n \Delta G_{j,j} b_{A_n.A_j} \\ &= \Delta G_{j,j} \left[ a_j + a_1 b_{A_1.A_j} + a_2 b_{A_2.A_j} + \dots + a_n b_{A_n.A_j} \right] \\ &= \Delta G_{j,j} \left[ a_j + \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq j}}^n a_k b_{A_k.A_j} \right], \end{aligned}$$

em que  $a_k$  é o valor econômico da característica  $k$ .

### 3 MÉTODO DOS NÍVEIS INDEPENDENTES DE ELIMINAÇÃO

Consiste no estabelecimento de níveis mínimos ou máximos para as características sob seleção, abaixo ou acima dos quais os candidatos à seleção são eliminados.

Esse método permite a eliminação de animais, tão logo as características sejam medidas, o que pode levar a um pequeno número de animais avaliados nas características medidas em idades mais avançadas e que normalmente são as mais importantes.



em que

$i_j$  é a intensidade de seleção na característica  $j$ ;  
demais termos já definidos anteriormente.

Quando as características são correlacionadas, a solução é mais complexa (Young e Weiler, 1961, citados por Milagres, 1981).

#### 4 ÍNDICE DE SELEÇÃO

O índice de seleção caracteriza-se por combinar todas as características em apenas um número (Índice), para cada animal.

O índice de seleção nunca é inferior aos métodos Tandem e dos Níveis Independentes de Eliminação. Sua superioridade aumenta à medida que o número de características no índice aumenta.

O índice de seleção pode ser usado nas seguintes condições:

- a) encontrar uma combinação ótima das informações do indivíduo e, ou, de seus parentes para determinada característica que será usada como critério de seleção. Nesse caso, obtém-se a predição do valor genético dos indivíduos para dada característica, com base nas produções do indivíduo e de seus parentes próximos.

**Exemplo:** vaca de leite

$$I = b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3,$$

em que

$b_1, b_2, b_3$  são os valores de ponderação das características;

$X_1$  é a média de  $n_1$  produções da mãe;

$X_2$  é a média de  $n_2$  produções da vaca; e

$X_3$  é a média de  $m_3$  meio-irmãs paternas, cada uma com  $n_3$  produções.

- b) combinar em um índice, informações de várias características do indivíduo e, ou, de seus parentes. Nesse caso, obtém-se a predição do valor genético dos indivíduos para várias características, com base nas produções do indivíduo e de seus parentes próximos.

**Exemplo:** suínos

$$I = b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3 + b_4X_4 ,$$

em que

$b_1, b_2, b_3, b_4$  são os valores de ponderação das características;

$X_1$  é a média de leitões nascidos da mãe;

$X_2$  é o ganho de peso diário do indivíduo;

$X_3$  é a conversão alimentar do indivíduo; e

$X_4$  é a média do peso de pernil dos irmãos do indivíduo.

#### 4.1 Definição do índice de seleção

O agregado genotípico do indivíduo (H) é dado por:

$$H = a_1g_1 + a_2g_2 + \dots + a_n g_n ,$$

em que

$a_1, a_2, \dots, a_n$  são os valores econômicos das características;

$g_1, g_2, \dots, g_n$  são os valores genéticos das características.

O índice de seleção é definido por:

$$I = b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_n x_n ,$$



$$\begin{bmatrix} \sigma_{X_1}^2 & \sigma_{X_1X_2} & \cdots & \sigma_{X_1X_n} \\ \sigma_{X_1X_2} & \sigma_{X_2}^2 & \cdots & \sigma_{X_2X_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{X_1X_n} & \sigma_{X_2X_n} & \cdots & \sigma_{X_n}^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \\ \vdots \\ b_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_{g_1}^2 & \sigma_{g_1g_2} & \cdots & \sigma_{g_1g_n} \\ \sigma_{g_1g_2} & \sigma_{g_2}^2 & \cdots & \sigma_{g_2g_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{g_1g_n} & \sigma_{g_2g_n} & \cdots & \sigma_{g_n}^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_n \end{bmatrix}$$

ou ainda,

$$P \underline{b} = G \underline{a},$$

dessa maneira,  $\underline{b}$  é obtido por

$$\underline{b} = P^{-1}G \underline{a}$$

em que

$P$  é a matriz de variâncias e covariâncias fenotípicas;

$G$  é a matriz de variâncias e covariâncias genéticas;

$\underline{b}$  é o vetor de valores de ponderação;

$\underline{a}$  é o vetor de valores econômicos.

**Exemplo:** Calcular o índice de seleção para uma população de suínos com os seguintes dados:

$X_1$  = ganho de peso diário (g);

$X_2$  = espessura de toucinho (mm).

Característica	a	$\sigma_p$	$h^2$	$r_G$	$r_P$
$X_1$	0,047	100 g	0,40	--	--
$X_2$	-0,670	2 mm	0,50	--	--
$X_1 \times X_2$	--	--	--	-0,50	-0,30

Vetor  $\tilde{a}$ :

$$\tilde{a} = \begin{bmatrix} 0,047 \\ -0,670 \end{bmatrix}$$

Cálculo de P:

$$\sigma_{X_1}^2 = 100^2 = 10.000 \text{ g}^2$$

$$\sigma_{X_2}^2 = 2^2 = 4 \text{ mm}^2$$

$$r_P = \frac{\sigma_{X_1, X_2}}{\sigma_{X_1} \sigma_{X_2}} \quad \therefore$$

$$\begin{aligned} \sigma_{X_1, X_2} &= r_P \sigma_{X_1} \sigma_{X_2} \\ &= -0,30 \times 100 \times 2 \\ &= -60,00 \text{ g.mm} \end{aligned}$$

$$P = \begin{bmatrix} 10.000 & -60 \\ -60 & 4 \end{bmatrix}.$$

Cálculo de G:

$$h_1^2 = \frac{\sigma_{g_1}^2}{\sigma_{X_1}^2} \quad \therefore$$

$$\begin{aligned} \sigma_{g_1}^2 &= \sigma_{X_1}^2 h_1^2 \\ &= 10.000 \times 0,40 \\ &= 4.000 \text{ g}^2 \end{aligned}$$

$$h_2^2 = \frac{\sigma_{g_2}^2}{\sigma_{X_2}^2} \quad \therefore$$



$$\begin{aligned}\sigma_{g_2}^2 &= \sigma_{x_2}^2 h_2^2 \\ &= 4 \times 0,50 \\ &= 2 \text{ mm}^2\end{aligned}$$

$$r_G = \frac{\sigma_{g_1, g_2}}{\sigma_{g_1} \sigma_{g_2}} \quad \therefore$$

$$\begin{aligned}\sigma_{g_1, g_2} &= r_G \sigma_{g_1} \sigma_{g_2} \\ &= -0,50 \times \sqrt{4.000} \times \sqrt{2} \\ &= -0,50 \times 63,25 \times 1,41 \\ &= -44,59 \text{ g.mm}\end{aligned}$$

$$G = \begin{bmatrix} 4.000 & -44,59 \\ -44,59 & 2 \end{bmatrix}.$$

Inversa de P:

$$P^{-1} = \begin{bmatrix} 0,000109 & 0,001648 \\ 0,001648 & 0,274725 \end{bmatrix}.$$

Produto  $G\tilde{a}$ :

$$G\tilde{a} = \begin{bmatrix} 4.000 & -44,59 \\ -44,59 & 2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0,047 \\ -0,670 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 217,8753 \\ -3,435730 \end{bmatrix}$$

Obtenção de  $\tilde{b} = P^{-1}G\tilde{a}$ :

$$P^{-1}G\tilde{a} = \begin{bmatrix} 0,000109 & 0,001648 \\ 0,001648 & 0,274725 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 217,8753 \\ -3,425730 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,018 \\ -0,585 \end{bmatrix}.$$

Assim,

$$I = 0,018X_1 - 0,585X_2$$

Um animal com 1200 g de ganho de peso diário e 16 mm de espessura de toucinho, tem o seguinte índice:

$$\begin{aligned}
 I &= 0,018 \times 1200 - 0,585 \times 16 \\
 &= 21,5 - 9,36 \\
 &= 12,14
 \end{aligned}$$

Classificação de animais de acordo com o índice:

Ganho de peso diário	Espessura de toucinho	Índice	Ordem de classificação
1200	16	12,14	1
1050	14	10,71	2
950	12	10,08	3
1000	15	9,22	4
1000	16	8,64	5
880	15	7,06	6
900	17	6,25	7
800	22	1,53	8
700	23	-0,85	9
600	24	-3,24	10

#### 4.3 Índice de seleção usando ganhos genéticos desejados

Devido à dificuldade de atribuir valores econômicos às características a serem incluídas no índice de seleção, PESEK e Baker (1969 e 1970), citados por Silva (1980a), propuseram o procedimento dos *ganhos genéticos desejados* para a característica, sem necessidade de estimar os valores econômicos.

O ganho genético desejado é uma expressão da quantidade de mudança em cada característica que o melhorista deseja obter em seu programa de melhoramento.

Os valores de ponderação ou coeficientes de regressão são obtidos mediante o seguinte sistema de equações:

$$\underline{h} = G \underline{b},$$

em que

G é a matriz de variâncias e covariâncias genéticas; e  
 $\underline{h}$  é o vetor de ganhos genéticos desejados.

O vetor  $\underline{b}$  é obtido por

$$\underline{b} = G^{-1} \underline{h}$$

Esse método difere do índice de seleção-padrão proposto por Smith e Hazel somente nos valores econômicos das características, obtidos pelo procedimento dos ganhos genéticos desejados.

Utilizando o mesmo exemplo anterior, o índice de seleção pelos ganhos genéticos desejados pode ser calculado por:

Característica	h	$\sigma_P$	$h^2$	$r_G$	$r_P$
$X_1$	100 g	100 g	0,40	--	--
$X_2$	-2 mm	2 mm	0,50	--	--
$X_1 \times X_2$	--	--	--	-0,50	-0,30

Cálculo de G :

$$\begin{aligned} h_1^2 &= \frac{\sigma_{g_1}^2}{\sigma_{x_1}^2} \quad \therefore \quad \sigma_{g_1}^2 = \sigma_{x_1}^2 h_1^2 \\ &= 10000 \times 0,40 \\ &= 4000 \text{ g}^2 \end{aligned}$$

$$h_2^2 = \frac{\sigma_{g_2}^2}{\sigma_{X_2}^2} \quad \therefore \quad \sigma_{g_2}^2 = \sigma_{X_2}^2 h_2^2$$

$$= 4 \times 0,50$$

$$= 2 \text{ mm}^2$$

$$r_G = \frac{\sigma_{g_1, g_2}}{\sigma_{g_1} \sigma_{g_2}} \quad \therefore \quad \sigma_{g_1, g_2} = r_G \sigma_{g_1} \sigma_{g_2}$$

$$= -0,50 \times \sqrt{4000} \times \sqrt{2}$$

$$= -0,50 \times 63,25 \times 1,41$$

$$= -44,59 \text{ g.mm}$$

$$G = \begin{bmatrix} 4000 & -44,59 \\ -44,59 & 2 \end{bmatrix}.$$

Inversa de G :

$$G^{-1} = \begin{bmatrix} 0,000332 & 0,007417 \\ 0,007417 & 0,665365 \end{bmatrix}.$$

Obtenção de  $\tilde{b} = G^{-1} \tilde{h}$ :

$$\tilde{b} = G^{-1} \tilde{h} = \begin{bmatrix} 0,000332 & 0,007417 \\ 0,007417 & 0,665365 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 100 \\ -2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,018 \\ -0,589 \end{bmatrix}.$$

Assim,

$$I = 0,018X_1 - 0,589X_2$$

Um animal com 1200g de ganho de peso diário e 16mm de espessura de toucinho, tem o seguinte índice:

$$\begin{aligned} I &= 0,018 \times 1200 - 0,589 \times 16 \\ &= 21,6 - 9,42 \\ &= 12,18. \end{aligned}$$

## 5 SELEÇÃO BASEADA NO BLUP – MELHOR PREDIÇÃO LINEAR NÃO-VIESADA

A metodologia denominada *Melhor Predição Linear Não-Viesada* (*BLUP* – “*Best Linear unbiased Prediction*”) foi desenvolvida por Henderson (1963), citado por Martins et al. (1993) e Martins et al. (1997), e consiste, basicamente, na predição dos valores genéticos, ajustando-se os dados, concomitantemente, para os efeitos fixos e número desigual nas subclasses, por meio da Metodologia de Modelos Mistos.

A Metodologia de Modelos Mistos, para obtenção do *BLUP*, apresenta algumas vantagens, como:

- a) inclusão da informação completa de família por meio da matriz de parentesco;
- b) comparação de indivíduos de diferentes níveis de efeitos fixos;
- c) avaliação simultânea de reprodutores, fêmeas e progênies;
- d) avaliação de indivíduos sem observações, com observações perdidas e com observações em apenas algumas características;
- e) avaliação de características múltiplas;
- f) avaliação de medidas repetidas.

### 5.3 BLUP usando o modelo animal (AM)

Na metodologia que utiliza o Modelo Animal (AM), a equação para uma observação contém um termo referente ao valor genético do indivíduo que produziu a observação. Dessa maneira, o modelo animal possibilita a inclusão de observações

de reprodutores e fêmeas, e permite a avaliação de indivíduos que não têm progênie (Henderson, 1983, citado por Martins et al., 1997).

Considerando que um conjunto de observações de determinada população seja descrito na forma matricial, conforme o seguinte modelo:

$$\underline{y} = X\underline{b} + Z\underline{g} + \underline{e},$$

em que

$\underline{y}$  é o vetor de observações de características medidas nos indivíduos;

$X$  é a matriz de incidência de efeitos fixos;

$\underline{b}$  é o vetor de efeitos fixos;

$Z$  é a matriz de incidência de valores genéticos;

$\underline{g}$  é o vetor de valores genéticos (aleatórios); e

$\underline{e}$  é o vetor de erros aleatórios;

as equações de modelos mistos (MME), para características múltiplas, são dadas por

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \underline{b}^0 \\ \underline{\hat{g}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1} \underline{y} \\ Z'R^{-1} \underline{y} \end{bmatrix},$$

em que

$G = A \otimes G_0$ , sendo:

$A$  uma matriz que indica o grau de parentesco entre os indivíduos, e

$G_0$  uma matriz de variância e covariância genética aditiva entre as características;

$R = I \otimes R_0$ , sendo:

$I$  uma matriz identidade, e

$R_o$  uma matriz de variância e covariância residual entre as características;

⊗ operador produto direto

As soluções para  $\tilde{b}^o$  e  $\tilde{g}$  são dadas por

$$\tilde{b}^o = [X'R^{-1}X - X'R^{-1}Z(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}X]^{-1} [X'R^{-1}y - X'R^{-1}Z(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}y]$$

$$\tilde{g} = (Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}(y - X\tilde{b}^o).$$

**Exemplo:** Calcular os valores genéticos e classificar os animais para fins de seleção, numa população de suínos com os seguintes dados:

Animal	Pai	Sexo	Ganho de peso diário (g)
1	K	1	900
2	K	2	950
3	K	1	1000
4	W	2	950
5	W	2	930
6	W	1	850
7	H	1	950
8	H	1	850
9	H	2	700
10	H	2	900
11	I	1	900
12	J	2	850

As observações podem ser descritas pelo modelo:

$$y_{ij} = s_i + g_{ij} + e_{ij},$$

em que

$y_{ij}$  é a observação do animal j, do sexo i;

$s_i$  é o efeito do sexo i, tomado como fixo;

$g_{ij}$  é o valor genético do animal j, tomado como aleatório, do sexo i; e

$e_{ij}$  é o erro aleatório associado a cada observação  $y_{ij}$ .

Para o cálculo das soluções de  $\tilde{b}^{\circ}$  (efeitos fixos) e  $\tilde{g}$  (valores genéticos) é necessário a obtenção das matrizes A (grau de parentesco entre os animais), X (incidência do efeito fixo de sexo) e Z (incidência do valor genético do animal), e do vetor y (observações de ganho de peso diário dos animais), que são dados a seguir.

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0,25 & 0,25 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,25 & 1 & 0,25 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,25 & 0,25 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0,25 & 0,25 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,25 & 1 & 0,25 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,25 & 0,25 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0,25 & 0,25 & 0,25 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,25 & 1 & 0,25 & 0,25 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,25 & 0,25 & 1 & 0,25 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,25 & 0,25 & 0,25 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix},$$

Matriz A = Matriz que indica o grau de parentesco entre os indivíduos



$$X = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}; Z = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}; y = \begin{bmatrix} 900 \\ 950 \\ 1000 \\ 950 \\ 930 \\ 850 \\ 950 \\ 850 \\ 700 \\ 900 \\ 900 \\ 850 \end{bmatrix}$$

Matriz X = Matriz de incidência dos efeitos fixos de sexo;  
Matriz Z = Matriz de incidência do efeito aleatório de animal;  
Vetor y = Vetor de observações.

Dado que:

$$\sigma_a^2 = 6750g^2 \text{ e}$$

$$\sigma_e^2 = 8250g^2 ,$$

as matrizes G e R são dadas por:

$$G = A\sigma_a^2 =$$

$$\begin{bmatrix} 6750 & 1687,5 & 1687,5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1687,5 & 6750 & 1687,5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1687,5 & 1687,5 & 6750 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6750 & 1687,5 & 1687,5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1687,5 & 6750 & 1687,5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1687,5 & 1687,5 & 6750 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 6750 & 1687,5 & 1687,5 & 1687,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1687,5 & 6750 & 1687,5 & 1687,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1687,5 & 1687,5 & 6750 & 1687,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1687,5 & 1687,5 & 1687,5 & 6750 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 6750 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 6750 \end{bmatrix}$$

$$R = I_{12}\sigma_e^2 =$$

$$\begin{bmatrix} 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 8250 \end{bmatrix}$$

Assim, após as operações de multiplicação e inversão de matrizes (conforme definido na página 111), as soluções para  $\tilde{b}^o$  e  $\tilde{\hat{g}}$  são:

$$\tilde{b}^o = \begin{bmatrix} s_1^o \\ s_2^o \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 899,9402 \\ 886,7559 \end{bmatrix};$$

$$\underset{\sim}{\hat{g}} = \begin{bmatrix} \hat{g}_{\sim 1} \\ \hat{g}_{\sim 2} \\ \hat{g}_{\sim 3} \\ \hat{g}_{\sim 4} \\ \hat{g}_{\sim 5} \\ \hat{g}_{\sim 6} \\ \hat{g}_{\sim 7} \\ \hat{g}_{\sim 8} \\ \hat{g}_{\sim 9} \\ \hat{g}_{\sim 10} \\ \hat{g}_{\sim 11} \\ \hat{g}_{\sim 12} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9,320 \\ 33,348 \\ 47,348 \\ 27,269 \\ 19,663 \\ -15,773 \\ 9,999 \\ -28,030 \\ -80,058 \\ -4,002 \\ 0,027 \\ -22,472 \end{bmatrix}$$

em que,

$s_1^o$  é o efeito do sexo 1 (macho), que, nesse caso, representa a média de ganho de peso diário dos machos (899,9402 g);

$s_2^o$  é o efeito do sexo 2 (fêmea), que, nesse caso, representa a média de ganho de peso diário das fêmeas (886,7559 g).

O vetor  $\underset{\sim}{\hat{g}}$  contém os valores genéticos preditos dos animais. Assim, o animal 3 é o que possui melhor valor genético predito para ganho de peso diário ( $\hat{g}_3 = 47,348g$ ) e o animal 9 é o que possui pior valor genético predito para ganho de peso diário

( $\hat{g}_9 = -80,058g$ ). É importante ressaltar que o animal 3 é 127,406 g melhor que o animal 9 ( $\hat{g}_3 - \hat{g}_9 = 127,406g$ ).

Como cada indivíduo transmite metade de seu valor genético para a progênie, espera-se que os filhos do animal 3 apresentem, em média, 23,674 g a mais de ganho de peso diário do que a média de todos os indivíduos da população, ou seja, a Diferença Esperada na Progênie (DEP) do animal 3 é de 23,647 g.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- FALCONER, D.S. **Introdução à Genética Quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 1981, 279 p. (Tradução: Silva. M.A. & Silva, J.C.)
- LASLEY, J.F. **Genética do melhoramento animal**. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian, 1963. 413p. (Tradução: CORREIA, J.A.).
- LUSH, J.L. **Melhoramento Genético dos Animais Domésticos**. Rio de Janeiro, RJ, USAID, 1964. 570 p. (Tradução: CARNEIRO, G.C., POMPEU, J.M. & DRUMMOND, G.A.).
- MARTINS, E.N., LOPES, P.S., Silva, M.A., REGAZZI, A.J. **Modelo Linear Misto**. Viçosa, MG: UFV. 1993, 46p.
- MARTINS, E.N., LOPES, P.S., Silva, M.A., TORRES JÚNIOR, R.A.A. **Uso de Modelos Mistos na Avaliação Genética Animal**. Viçosa, MG: UFV. 1997, 121p.
- MILAGRES, J.C. **Melhoramento Animal (Seleção)**. Viçosa, MG: UFV. 1980, 77 p.
- MILAGRES, J.C. **Melhoramento animal avançado (Seleção)**. Viçosa, MG: UFV. 1981, 101p.
- SILVA, M.A. **Melhoramento animal (índices de seleção)**. Viçosa, UFV, 1980a. 65p.
- SILVA, M.A. **Melhoramento animal (métodos de estimação de componentes genéticos)**. Viçosa, UFV, 1980b. 49p.
- SILVA, M.A. **Melhoramento animal (Métodos de seleção)**. Viçosa, MG: UFV. 1982a, 51p.
- SILVA, M.A. **Melhoramento animal (noções básicas de estatística)**. Viçosa, UFV, 1982b. 49p.
- SILVA, M.A. **Melhoramento animal (noções básicas de genética quantitativa)**. Viçosa, MG: UFV. 1982c, 61 p.

VAN VLECK, L.D. **Selection index and introduction to mixed model methods**. BocaRaton, CRC Press, Inc., 1993. 438p.

VAN VLECK, L.D.; POLLAK, E.J.; OLTENACU, E.A.B. **Genetics for the animal sciences**. New York, W.H. Freeman and Company, 1987. 391p.