

ELIZÂNGELA EMÍDIO CUNHA

**AVALIAÇÃO DE TIPOS DE ACASALAMENTO EM POPULAÇÕES
SELECIONADAS, UTILIZANDO-SE DADOS SIMULADOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, para obtenção do título de “Magister Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2001

ELIZÂNGELA EMÍDIO CUNHA

**AVALIAÇÃO DE TIPOS DE ACASALAMENTO EM POPULAÇÕES
SELECIONADAS, UTILIZANDO-SE DADOS SIMULADOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, para obtenção do título de “Magister Scientiae”.

APROVADA: 9 de agosto de 2001.

Prof. Paulo Sávio Lopes
(Conselheiro)

Prof. Robledo de Almeida Torres
(Conselheiro)

Prof. José Ivo Ribeiro Júnior

Prof. Pedro Crescêncio Souza Carneiro

Prof. Ricardo Frederico Euclides
(Orientador)

A João Batista e Maria Célia, meus pais.

A Elaine Cristina e Elenice Carla, minhas irmãs.

A Éder Luiz, meu irmão.

A Letícia, minha sobrinha.

AGRADECIMENTOS

A DEUS, por tudo.

À Universidade Federal de Viçosa (UFV), em especial, ao Departamento de Zootecnia, pela oportunidade de realização do Programa.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor Ricardo Frederico Euclides, pela orientação, pela confiança, pelo incentivo, pelos ensinamentos e pela oportunidade ímpar de convivência agradável.

Ao professor Robledo de Almeida Torres, pela consideração, pelas valiosas sugestões e críticas para este trabalho e também pelos ensinamentos e pelo apoio durante todo o Programa.

Ao professor Paulo Sávio Lopes, pelo apoio e pelas valiosas sugestões e críticas para este trabalho.

Aos professores José Ivo Ribeiro Júnior e Pedro Crescêncio Souza Carneiro, por participarem da banca examinadora e pelas sugestões que contribuíram para aprimorar este trabalho.

Aos professores do Departamento de Biologia Animal, Ana Lúcia Salaro, Walter Yoshizo Okano e José Vieira da Silva, pelos ensinamentos, pela oportunidade de trabalhar como monitora da disciplina BAN 100, naquele departamento, pela confiança e amizade.

A Maria Célia, Maria Amélia, Maria Goreti e Elaine Cristina, mulheres de grande importância em minha vida, com as quais sempre aprendo, pelo apoio e incentivo.

Aos amigos, Nino Antônio, Ed Carlos, Edilson Paes, Róberson Sakabe, Cristina Akemi, Júnior, Valéria, Isabel e Márcia Toledo, pela amizade sincera e pelos momentos alegres.

Aos colegas do Melhoramento Animal, Adriana, Aldrin, Amauri, Cláudio, Eliana, Elivalto, Fabiano, Fausto, Felipe, Herluce, Giselle, Jaime, Júnior, Marcos Vinícius, Maria Amélia, Mirella, Paulo Carneiro, Paulo Nobre, Policarpo, Rachel, Ricardo, Rodolpho, Urbano e William, pela amizade, pelo apoio e pela imprescindível interatividade durante todo o Programa.

A todos que participaram, direta ou indiretamente, da realização deste trabalho.

BIOGRAFIA

ELIZÂNGELA EMÍDIO CUNHA, filha de João Batista Cunha e Maria Célia Emídio Cunha, nasceu em Miraí, Estado de Minas Gerais, em 25 de junho de 1975.

Em março de 1994, iniciou o curso de Graduação em Zootecnia, na Universidade Federal de Viçosa – UFV, em Viçosa, MG, tendo sido monitora da disciplina Zoologia Geral (BAN – 100), no Departamento de Biologia Animal desta Universidade, nos anos de 1996 e 1997.

De 1998 a 1999 foi bolsista de Iniciação Científica (FAPEMIG) na área de Aqüicultura, trabalhando com Nutrição de Peixes.

Em agosto de 1999, graduou-se em Zootecnia e, ainda em agosto desse mesmo ano, iniciou o Programa de Pós-Graduação da UFV, em nível de Mestrado, em Zootecnia, na área de Melhoramento Animal.

No dia 9 de agosto de 2001, submeteu-se à defesa de tese.

ÍNDICE

RESUMO	ix
ABSTRACT.....	xii
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1. Oscilação genética.....	4
2.2. População ideal.....	5
2.3. Tamanho efetivo de população.....	5
2.3.1. Diferentes números de machos e de fêmeas.....	8
2.3.2. Seleção e tamanho efetivo de população.....	8
2.4. Tipos de acasalamento.....	11
2.4.1. Acasalamento ao acaso.....	11
2.4.2. Acasalamento não ao acaso.....	11
2.5. Coeficiente de endogamia.....	13
2.6. Conseqüências da endogamia.....	14
2.7. Dados obtidos a partir de simulações.....	20
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22
 RESUMO.....	 27
SUMMARY.....	29

CAPÍTULO 1.....	31
TIPOS DE ACASALAMENTO E RAZÕES SEXUAIS NA SELEÇÃO BASEADA NO BLUP.....	31
1. INTRODUÇÃO.....	31
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	34
2.1. Simulação dos dados.....	34
2.2. Simulação do genoma.....	34
2.2.1. Simulação das populações.....	35
2.2.1.1. População-base.....	35
2.2.1.2. População inicial.....	35
2.2.1.3. Populações submetidas a seleção.....	36
2.3. Estrutura das populações.....	37
2.4. Tipos de acasalamento.....	38
2.5. Parâmetros avaliados.....	38
2.5.1. Valor fenotípico médio.....	39
2.5.2. Consangüinidade média.....	39
2.5.3. Perdas por fixação de alelos desfavoráveis.....	39
2.5.4. Limite da seleção.....	40
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	41
4. CONCLUSÕES.....	59
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	60
 RESUMO.....	 63
SUMMARY.....	65
CAPÍTULO 2.....	67
SELEÇÃO INDIVIDUAL E SELEÇÃO BASEADA NO BLUP EM POPULAÇÕES DIFERENTES QUANTO AO TIPO DE ACASALAMENTO.....	67
1. INTRODUÇÃO.....	67
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	70
2.1. Simulação dos dados.....	70
2.2. Simulação do genoma.....	70

2.2.1. Populações simuladas.....	71
2.2.1.1. População-base.....	71
2.2.1.2. População inicial.....	71
2.2.1.3. Populações selecionadas.....	72
2.3. Estrutura das populações.....	72
2.4. Parâmetros avaliados.....	73
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	75
4. CONCLUSÕES.....	97
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	98
4. RESUMO E CONCLUSÕES GERAIS.....	101

RESUMO

CUNHA, Elizângela Emídio, M.S., Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2001. **Avaliação de tipos de acasalamento em populações selecionadas, utilizando-se dados simulados**. Orientador: Ricardo Frederico Euclydes. Conselheiros: Paulo Sávio Lopes e Robledo de Almeida Torres.

Para avaliar o efeito de tipos de acasalamento entre reprodutores escolhidos para pais da geração seguinte em populações selecionadas, em longo prazo, foram utilizados dados simulados por meio do programa GENESYS. A partir de um genoma constituído por 20 pares de cromossomos autosossômicos, com 250 *loci* quantitativos e dialélicos, e permitindo apenas efeitos aditivos de genes, simulou-se uma população-base, com característica quantitativa de herdabilidade 0,10. Com essa população foi obtida uma população inicial, que deu origem às populações de seleção, nas quais os indivíduos escolhidos foram acasalados, em todas as gerações, segundo um dos tipos de acasalamento: acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, acasalamentos ao acaso, exclusão de acasalamentos entre irmãos completos e exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos. As populações selecionadas com base na melhor predição linear não-viesada (BLUP) do valor genético tiveram, no estudo dos tipos de acasalamento, a seguinte estrutura de dados: valores de razão sexual (d): 10, 20, 25 e 50, para os quais foram

selecionados, por geração, os seguintes números de machos (N_m): 10, 5, 4 e 2, respectivamente. Esses valores originaram, respectivamente, os tamanhos efetivos de população (N_e): 36,36; 19,05; 15,38; e 7,84, bem como as intensidades de seleção dos machos (i_m): 2,23; 2,49; 2,56; e 2,82. O número de fêmeas selecionadas por geração foi constante e igual a 100. Cada casal produziu seis descendentes, totalizando 600 indivíduos por geração. Para estudo comparativo dos métodos de seleção individual e baseada no BLUP, simulou-se um genoma com características idênticas às do genoma do primeiro estudo, a partir do qual se obteve uma população-base, com característica de herdabilidade 0,10. As populações selecionadas apresentaram, desta vez, a seguinte estrutura de dados: valores de razão sexual (d): 10 e 50 e números correspondentes de machos selecionados (N_m): 10 e 2, por geração. O número de fêmeas selecionadas, por geração, foi de 100 e a intensidade de seleção das fêmeas (i_f): 1,09. Todas as populações tiveram 600 indivíduos por geração. Em ambos os estudos, a seleção foi conduzida por 50 gerações consecutivas, com 20 repetições por geração, para reduzir os efeitos de flutuação gênica. Os parâmetros genéticos avaliados em todas as populações, ao longo das gerações, foram: valores fenotípicos médios; consangüinidade média; perdas, em percentagem, por fixação de alelos desfavoráveis; e limite da seleção. Observaram-se os maiores valores fenotípicos nos tipos de acasalamento excluindo acasalamentos entre irmãos, que foram os mais efetivos em controlar a endogamia, em todas as gerações, embora não tivessem impedido seu aumento e acúmulo. Quanto menor a razão sexual, melhor o desempenho de todos os tipos de acasalamento, e também o dos métodos de seleção, no sentido de proporcionar maiores valores para o fenótipo, menores aumentos nos valores da consangüinidade e das perdas por fixação, bem como decréscimos mais suaves no limite da seleção, em todas as gerações. Dentre os métodos de seleção, o BLUP forneceu melhores resultados de valores fenotípicos até, pelo menos, 30 gerações, a partir da primeira geração, em cada valor de razão sexual, em todos os tipos de acasalamento; porém, acarretou maior endogamia, maiores perdas por fixação e queda mais acentuada nos valores do limite da seleção. Verificou-se, contudo, que o nível de endogamia em todas as populações, no decorrer das gerações, foi mais afetado pelos valores de razão sexual do que pelos métodos de seleção e tipos de acasalamento propostos.

ABSTRACT

CUNHA, Elizângela Emídio, M.S. Universidade Federal de Viçosa, August, 2001.
Evaluation of mating designs in selected populations using simulated data. Adviser: Ricardo Frederico Euclydes. Committee members: Paulo Sávio Lopes and Robledo de Almeida Torres.

In order to evaluate the effect of mating designs, in selected populations, for a long term result, it was used simulated data. A base population with quantitative trait of heritability of 0,10 was simulated from a genome, which consisted of 20 pairs of autosomal chromosomes with 250 diallelic quantitative *loci*, with only additive effects of gene. An initial population was obtained from the former one that generated the populations of selection, in which the selected individuals were mated in all generations, according to one of the mating: mating allowed for full and half sibs, mating allowed among half sibs, random mating, excluding full sibs mating and excluding half and full sibs mating. The selected populations based on the best linear unbiased prediction (BLUP) of breeding value had, in the study of mating designs, the following data structure: mating ratio values (d): 10, 20, 25, and 50, for which has been selected, by generation, the following numbers of males (N_m): 10, 5, 4 and 2, respectively. These data generated, in sequence, the population sizes (N_e): 36,36; 19,05; 15,38 and 7,84, and also the male selection intensity (i_m): 2,23, 2,49, 2,56, and 2,82. The number of female selected by generation, was constant and equal 100. Each female

produced six offspring, totalizing six hundred animals by generation. In order to study the comparison between methods of phenotypic selection and based on BLUP, a genome with the identical trait from the former one was simulated, resulting in a base-population, in which the quantitative trait also has heritability of 0,10. The selected populations presented at this time, had the following data structure: mating ratio values (d): 10 and 50, and corresponding numbers of selected males (N_m): 10 and 2, by generation. The number of selected females, by generation, was 100 and the female selection was (i_f): 1,09. All the populations had six hundred individuals by generation. In both studies, the selection was made by 50 consecutive generations, with 20 replications by generation in order to reduce the genetic drift effects. The genetic parameters evaluated in all populations, along the generations, were: average phenotypic values, average inbreeding, percentage loss by fixation of unfavorable alleles and selection limit. It was observed the greatest phenotypic values for the mating designs excluding those between sibs, which were the most efficient in the inbreeding controlling, in all generations, although they didn't avoid their increasing and accumulation. The less the mating ratio, the best will be the performance of all mating designs and also the selection methods, in order to provide greater phenotypic values, and lower increase in inbreeding values and losses by fixation, and slighter decreases in the selection limit, in all generations. Among the selection methods, the BLUP provided better results of phenotypic values in at least 30 generations, from the beginning, to each mating ratio level, in all kinds of mating designs. However, it resulted in higher inbreeding, more loss by fixation and an accentuated reduction in the limit selection values. It was observed, however, that the inbreeding level in all populations, during the generations, was more affected by the mating ratio values, and in lower extension by the selection methods and mating designs proposed.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A seleção artificial, reconhecidamente, implica progresso genético, mas também contribui para aumentar os níveis de endogamia na população. Esse fato resulta em depressão, causada por endogamia, na própria característica considerada na seleção e, ainda, nos componentes de adaptação, tendo um importante efeito sobre a resposta à seleção, em médio e longo prazo, principalmente considerando-se as reduções na probabilidade de fixar genes favoráveis.

Vários autores têm relatado, ainda, o fato, não menos importante, de a seleção artificial, geralmente, resultar em maiores variações no tamanho das famílias selecionadas. Em decorrência disso, verifica-se redução nos tamanhos efetivos de população, o que pode ser importante em populações de pequenos núcleos submetidas a altas intensidades de seleção e nos casos de seleção baseada em valores genéticos obtidos por meio de índices e do BLUP, utilizando-se o modelo animal.

Segundo NICHOLAS e SMITH (1983), outros aspectos que tendem a acelerar a perda de variabilidade genética, em populações selecionadas, são os avanços recentes envolvendo o uso de técnicas de ovulação múltipla e a transferência de embrião em bovinos e ovinos, como também o uso apenas da informação do ancestral nas avaliações genéticas, a fim de encurtar o intervalo de gerações.

De outro modo, a endogamia pode ser definida como um sistema de acasalamento em que indivíduos mais aparentados entre si do que a média da

população são escolhidos para pais da geração seguinte, contribuindo para aumentar o nível de homozigose.

SHIMBO et al. (2000) ressaltaram que os acasalamentos entre parentes podem acontecer por diversas razões, por exemplo, nos casos em que criadores pretendem que os animais escolhidos transmitam suas características raciais a seus descendentes de forma mais intensa (prepotência) ou, então, em populações pequenas, em que as opções de acasalamentos são reduzidas e não há como evitar que animais aparentados se acasalem.

Um dos entraves ao estudo dos sistemas de acasalamento é o fato de a maioria das fórmulas e equações sobre tamanho efetivo de população e endogamia considerar que os indivíduos são selecionados e acasalados ao acaso, em grandes populações. No entanto, a seleção artificial por meio de metodologias clássicas e modernas e os tipos de acasalamento não ao acaso vêm sendo, há tempos, praticados.

Nas populações naturais de plantas (Jain, 1976) e animais (Moehlman, 1987), o acasalamento não ao acaso é muito comum. Em programas de melhoramento de plantas e de animais domésticos, esse tipo de acasalamento é, deliberadamente, utilizado pelos melhoristas como uma importante ferramenta, capaz de mudar a constituição genética das populações. Assim, acasalamentos entre parentes são evitados ou realizados de propósito, para atender aos objetivos específicos de produção (WANG, 1995).

Em relação à endogamia, a preocupação com o aumento nos níveis de consangüinidade tem se tornado o motivo principal da realização de inúmeros trabalhos, que abordam a escolha de estratégias de seleção mais apropriadas, considerando seus aspectos negativos.

Resumidamente, essas estratégias podem ser agrupadas em: 1) aquelas manipulando o número de indivíduos selecionados, ou suas contribuições para a próxima geração; 2) aquelas empregando um critério de seleção subótimo, atribuindo menos peso à informação da família; e 3) aquelas utilizando sistemas de acasalamento não ao acaso (SANCHEZ et al., 1999).

Para WRAY e GODDARD (1994), muitas dessas estratégias têm tido sucesso em proporcionar maior resposta genética em níveis menores de endogamia, durante algum tempo. Contudo, segundo esses autores, não há uma receita capaz de assegurar a obtenção da resposta ótima em dado período de tempo.

SANCHEZ et al. (1999) ressaltaram que a maioria dos métodos procurando otimizar a resposta à seleção tem sido testada apenas em estudos de simulação baseada no modelo infinitesimal, o qual, segundo esses autores, pode não fornecer um teste apropriado da performance de qualquer novo acasalamento ou esquema de seleção.

Assim, este trabalho teve como objetivos:

- 1) estudar os efeitos de tipos de acasalamento em populações de diferentes valores de razão sexual selecionadas pelo BLUP, em longo prazo; e
- 2) avaliar o desempenho dos métodos de seleção individual e baseada no BLUP, em populações submetidas cada qual a um tipo de acasalamento, no decorrer de várias gerações.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Oscilação genética

Em populações finitas, as frequências gênicas flutuam aleatoriamente, de geração a geração, como resultado da amostragem finita de gametas, diferentemente do que ocorre numa população infinita, na ausência de processos sistemáticos de seleção.

Essas mudanças erráticas constituem o chamado processo dispersivo, ou oscilação genética, que, provavelmente, é um dos principais fatores governando a evolução molecular (KIMURA, 1983) e tem implicações na taxa e no tempo de fixação de alelos seletivamente vantajosos ou deletérios (CROW e KIMURA, 1970).

A oscilação genética, segundo CABALLERO (1994), pode ser estudada como um processo de amostragem ou como um processo de endogamia, pois, a partir do tamanho finito da população, tem-se tanto aumento na variância de frequência gênica entre subpopulações como aumento na homozigosidade dentro delas.

2.2. População ideal

O processo dispersivo pode ser estudado nas condições mais simples possíveis encontradas na população idealizada Wright - Fisher (Fisher, 1930 e Wright, 1931, segundo CABALLERO, 1994).

Em linhas gerais, esta população consiste de uma população-base infinita, subdividida em muitas subpopulações, nas quais os acasalamentos ocorrem ao acaso e o número de reprodutores (N) que se acasalam permanece constante em todas as gerações.

Nesta população, excluem-se as mudanças sistemáticas nas frequências alélicas e consideram-se apenas gerações discretas e *loci* autossômicos. Nessas condições, todos os indivíduos acasalantes contribuem igualmente para um conjunto de gametas, que se unem ao acaso para originar os zigotos, cuja sobrevivência é também ao acaso, e, conseqüentemente, a contribuição dos pais para a geração seguinte não é uniforme, variando de acordo com a possibilidade de sobrevivência de sua progênie.

Desde que o tamanho da população seja mantido constante de geração em geração, o número médio de filhos que atinge a idade de acasalamento será um por progenitor individual, ou dois por par de pais acasalados. A oportunidade de sobrevivência de cada zigoto é pequena, e, por conseguinte, o número de filhos nascidos de pais individuais ou de um par de pais segue a distribuição de Poisson (FALCONER, 1987).

2.3. Tamanho efetivo de população

Entende-se por tamanho efetivo de população (N_e) o tamanho de uma população idealizada que daria origem à mesma variância de mudança na frequência gênica ou à taxa de endogamia observadas na população real em consideração, ou seja, $N_e = \frac{q(1-q)}{2\sigma_{\Delta q}^2}$ ou $N_e = \frac{1}{2\Delta F}$, correspondentes aos tamanhos efetivos de variância da mudança de frequência gênica e de endogamia, respectivamente.

O conceito de tamanho efetivo de população foi introduzido por Wright (1931) e, desde então, vem sendo estudado por outros autores, a fim de superar problemas quando uma população real não tem as condições pressupostas para a população ideal, fato muito comum em populações de animais domésticos.

De acordo com CABALLERO (1994), uma vez que o tamanho efetivo fornece uma medida da taxa de oscilação genética e de endogamia numa população e a variação genética neutra depende diretamente desses parâmetros, então, o tamanho efetivo também fornece boa predição do impacto de práticas de manejo sobre a variação genética.

HILL (1985, 1986) comentou sobre a importância do tamanho efetivo no melhoramento de plantas e animais, uma vez que ele afeta a resposta à seleção artificial.

O tamanho efetivo pode ser quantificado a partir das frequências genotípicas conhecidas ou do *pedigree* e, na falta destes, pode ser predito, por exemplo, em situações em que houver remoção de uma ou mais pressuposições da população ideal, desde que dados demográficos, como número de indivíduos e variâncias e covariâncias do número de progênie por pai, estejam disponíveis (CABALLERO, 1994).

WAPLES (1989) fez algumas considerações práticas e teóricas sobre a estimação de N_e , a partir de mudanças temporais na frequência gênica de marcadores alozimas.

Segundo EISEN (1980), dados experimentais disponíveis possibilitam observar, com clareza, que o tamanho efetivo afeta o limite da seleção. A determinação de quanto o decréscimo no limite é influenciado pela depressão endogâmica em oposição aos efeitos da oscilação genética, conduzindo a perdas de alelos desejáveis, depende, em parte, da quantidade de efeitos de dominância em relação à característica. Ao cruzar linhas selecionadas de diferentes N_e com uma linha não-selecionada, EISEN (1975) verificou que a contribuição para o declínio na resposta à seleção em que considerou-se a característica ganho de peso pós-desmama em ratos foi aproximadamente a mesma para os efeitos de depressão por endogamia e de oscilação genética. Entretanto, Kownacki (1979), citado por EISEN (1980), cruzou repetições dentro

de cada N_e após 16 gerações de seleção e constatou que a depressão por endogamia foi mais importante do que a oscilação na redução da resposta à seleção considerando ganho de peso. De modo geral, espera-se que em características como tamanho da ninhada a endogamia tenha maior efeito na redução do limite da seleção do que teria no caso de peso corporal, de acordo com EISEN (1980).

Esse autor ressalta também que o tamanho da ninhada, em ratos, responde à seleção por tantas gerações quanto o peso corporal adulto, em valores de N_e aproximadamente iguais, apesar de ter menor herdabilidade, e que o seu padrão geral de aproximação ao limite da seleção é similar àquele observado no peso corporal.

TORO et al. (1988), simulando vários esquemas de acasalamento por meio de sub-rotinas de programação linear e quadrática, obtiveram valores de tamanho efetivo nas populações simuladas variando de 8,31 a 10,18, os quais afirmaram serem muito próximos daqueles sugeridos em projetos de melhoramento avançados, como nos núcleos MOET ("Multiple Ovulation and Embryo Transfer"). Segundo esses autores, a maior ênfase, atualmente, no uso da informação da família ou nos esquemas MOET em bovinos e ovinos aumenta bastante as taxas de endogamia, sendo aconselhável o uso de métodos que possam contribuir para minimizar esse efeito.

2.3.1. Diferentes números de machos e de fêmeas

Em sistemas de produção animal, é muito comum o número de machos (N_m) ser diferente do número de fêmeas (N_f), principalmente por motivos econômicos. Nessa situação, os dois sexos, quaisquer que sejam seus números relativos, contribuem igualmente para os genes constituintes da próxima geração, e, por isso, a variância da amostragem atribuída aos dois sexos precisa ser estimada separadamente (FALCONER, 1987).

Desde que a variância da amostragem seja proporcional à recíproca do número, o número efetivo é duas vezes a média harmônica dos números nos dois sexos (Wright, 1931), de acordo com a expressão $\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$, citada por FALCONER (1987), em que N_m e N_f são os números observados de machos e de fêmeas, respectivamente.

Segundo esse autor, após a conversão do número observado (N) no número efetivo (N_e), pode-se aplicar a seguinte fórmula:

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

obtendo-se $\Delta F = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}$, considerada como boa aproximação, exceto em situações de endogamia estreita, quando N_m e N_f são muito pequenos.

2.3.2. Seleção e tamanho efetivo de população

Na população idealizada, todos os pais têm igual chance de deixar descendentes, que se tornarão os pais da próxima geração, e diferenças nas contribuições dos pais devem-se exclusivamente à amostragem. Nestas circunstâncias, o número de gametas viáveis contribuídos pelos pais, que produzirão zigotos, apresenta-se com média $\mu_k = 2$ e variância $\sigma_k^2 = 2 \left(1 - \frac{1}{N}\right)$ (CABALLERO, 1994).

Em populações reais, contudo, os pais podem ter diferentes probabilidades de contribuir para a descendência, devido à diferenças em sua fertilidade e na viabilidade de seus filhos ou, mesmo, por causa de imposições dos criadores, como num processo de seleção.

Assim, os pais terão suas contribuições variadas mais que o esperado de acordo com a chance. Como resultado, a variância do número de descendência contribuída por pai será geralmente maior que na população idealizada, e o

tamanho efetivo da população será menor que o número de indivíduos reprodutores (CABALLERO, 1994).

De outra forma, a variância no tamanho da família pode ser menor que na população idealizada, e, neste caso, o tamanho efetivo é maior que o número de indivíduos em reprodução.

No caso de a variância ser nula, ou seja, quando cada pai contribui exatamente com dois gametas para a formação de reprodutores para a próxima geração, $N_e \approx 2N$. Essa situação é denominada endogamia mínima, porque a taxa de mudança na endogamia é cerca da metade da que ocorreria numa população idealizada com o mesmo número de pais e a oscilação genética seria totalmente atribuída à segregação mendeliana nos heterozigotos.

Além do efeito da amostragem, as diferenças entre pais, quanto à suas contribuições, podem ser devidas a causas herdadas ou não-herdadas, com impactos diferenciados sobre o tamanho efetivo. Quando causas de variação são herdadas, as mudanças nas frequências gênicas são correlacionadas ao longo das gerações, visto que uma fração da vantagem seletiva dos indivíduos permanece nos descendentes com o passar das gerações (CABALLERO, 1994).

WRAY e THOMPSON (1990) predisseram, por meio de uma equação considerando o conceito de vantagem seletiva, em populações com estruturas de acasalamento hierárquico selecionadas pela seleção individual, o tamanho efetivo de população, expresso como uma função da média e da variância das contribuições dos ancestrais aos descendentes, a partir da primeira geração de seleção. Segundo esses autores, após várias gerações de seleção, as contribuições, em longo prazo, de genes a partir de um ancestral se estabilizam e são as mesmas para todos os indivíduos na população, com valores diferindo entre os ancestrais.

Também WOOLLIAMS et al. (1993) e WRAY et al. (1994), trabalhando com o modelo infinitesimal, derivaram equações para prever médias e variâncias das contribuições dos ancestrais aos descendentes, em acasalamentos ao acaso dos pais selecionados.

BIJMA e WOOLLIAMS (2000) estudaram previsões para a taxa de endogamia em populações com gerações discretas e selecionadas por meio do BLUP do valor genético de seus indivíduos. Suas previsões foram baseadas no

conceito de contribuições genéticas dos ancestrais em longo prazo, utilizando-se um modelo linear e outro quadrático.

AGREY et al. (1995), ao estudar o tamanho efetivo de populações em seleção, ressaltaram que a resposta genética referente a uma única característica quantitativa depende, principalmente, desse parâmetro. Em curto prazo, observa-se sua influência sobre o diferencial de seleção, a depressão por endogamia e a redução na variância genética devido à oscilação. Em longo prazo, o tamanho efetivo afeta os limites da seleção e a utilização de nova variação a partir de mutações.

DEKKERS (1992) chamou atenção para o fato de que, apesar de as respostas à seleção, freqüentemente, serem preditas com base em parâmetros populacionais, isso seria válido apenas para a primeira geração, pois a seleção reduz a variância genética aditiva, mesmo em curto prazo, por induzir o desequilíbrio de ligação em fase gamética, ou “efeito Bulmer” (BULMER, 1971), resultado do surgimento de covariâncias entre *loci* afetando a característica.

Ainda, WEI et al. (1996) ressaltaram que a resposta à seleção, em longo prazo e numa população finita, deve considerar fatores como a oscilação genética, o desequilíbrio gamético, a variância mutacional e o tamanho efetivo da população. Esses fatores, por sua vez, dependem da característica, da estrutura da população e da estratégia de seleção.

2.4. Tipos de acasalamento

Os tipos de acasalamento definem, em parte, as freqüências genotípicas de uma população, sem alterar, contudo, as freqüências alélicas (HARTL, 1988).

2.4.1. Acasalamento ao acaso

É um dos tipos mais simples e importantes e ocorre ao acaso com relação aos genótipos em consideração. Neste tipo de acasalamento, a chance de um

indivíduo se acasalar com outro de determinado genótipo é igual à frequência desse genótipo na população.

Ressalta-se que o acasalamento pode ser ao acaso com relação a algumas características e não ao acaso com relação a outras.

2.4.2. Acasalamento não ao acaso

Numa grande população, o acasalamento entre parentes reduz a heterozigosidade, devido ao afastamento do equilíbrio de Hardy-Weinberg. Contudo, esse equilíbrio pode ser reestabelecido tão logo ocorra uma geração de acasalamentos ao acaso, considerando-se dois alelos de um único gene com frequências iguais nos machos e nas fêmeas e a não-sobreposição das gerações (CABALLERO, 1994). Entretanto, numa pequena população, tanto o acasalamento ao acaso quanto o não ao acaso têm como principal efeito o aumento na frequência de genótipos homozigotos, à custas de redução na frequência dos heterozigotos, para todos os genes. Tal fato acarreta endogamia, que pode ser amenizada apenas pelo cruzamento com outras populações.

Por isso, em algumas situações, torna-se imprescindível evitar ao máximo o acasalamento entre parentes, a fim de impedir seu impacto negativo sobre a população, ainda mais quando se tratar de pequenas populações, como nos casos de pequenos núcleos para conservação genética e também de núcleos MOET (NICHOLAS e SMITH, 1983) em intensa seleção.

Wright (1921), citado por CABALLERO (1994), foi o primeiro a definir um sistema regular de acasalamento, no qual o parentesco entre os indivíduos era evitado ao máximo, tanto quanto possível, de forma a se evitar, também ao máximo, a endogamia.

COCKERHAM (1970) afirma que a oscilação genética pode ser reduzida efetuando-se o acasalamento não ao acaso entre indivíduos, com base no grau de parentesco entre eles. Nesse sentido, a exclusão de acasalamentos entre irmãos aumenta a frequência de heterozigotos, e assim os indivíduos têm maior probabilidade de ter frequências gênicas (ou genotípicas) similares. No entanto, WANG (1997) comenta que, na prática, isso exigiria que o parentesco entre os casais fosse maior do que o parentesco médio na população e que esses casais estivessem em seleção para formação de famílias

de tamanhos iguais. Segundo esse autor, em longo prazo, o acasalamento ao acaso entre rebanhos não-irmãos sempre fornece a menor endogamia em qualquer geração, de modo que evitar o acasalamento entre irmãos apresenta a vantagem de reduzir a variação nos coeficientes de endogamia de indivíduos diferentes de uma mesma geração. Esse efeito é mais evidente nas primeiras gerações, sendo importante para se evitar a depressão por endogamia.

De maneira geral, independentemente do tamanho da população, o acasalamento de mínimo parentesco é denominado tipo de acasalamento em que o coeficiente de parentesco médio do casal, no grupo selecionado, é minimizado. Esse tipo, segundo TORO et al. (1988), pode ser implementado utilizando-se técnicas de programação linear.

2.5. Coeficiente de endogamia

O coeficiente de endogamia (F) é a probabilidade de os dois alelos de um gene, num indivíduo, serem idênticos por ascendência, isto é, serem ambos originados da replicação de um único alelo em algum ancestral comum.

Em termos de probabilidade, este coeficiente quantifica a autozigosidade relativa àquela em alguma população ancestral, não necessariamente remota em relação à população considerada, que seja não-endogâmica ($F = 0$).

HARTL (1988) enfatizou ainda que o conceito de coeficiente de endogamia pode ser estendido a dois alelos que não estejam, necessariamente, no mesmo indivíduo e que sejam idênticos por descendência. Nesse contexto, este coeficiente seria empregado para avaliar o parentesco genético dentro e entre populações.

De maneira geral, o coeficiente médio de endogamia dos indivíduos de uma geração t , deduzido a partir do tamanho da população, segundo

FALCONER (1987), é: $F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)F_{t-1}$, e o incremento (ΔF), que

quantifica a taxa de endogamia, é: $\Delta F = \frac{1}{2N_e}$. Assim, a equação anterior pode

ser reescrita dessa forma: $F_t = \Delta F + (1 - \Delta F)F_{t-1}$, que, segundo esse autor, seria válida para qualquer sistema de acasalamento e não apenas para a população ideal. No entanto, quando se conhece o *pedigree* dos indivíduos, o coeficiente de endogamia pode ser mais convenientemente deduzido de modo direto, a partir dele, ao invés de indiretamente, a partir do tamanho da população. Uma das

vantagens práticas desse primeiro método é o conhecimento do coeficiente de endogamia do indivíduo e não o da geração como um todo.

Além disso, segundo WANG (1997), nas populações submetidas a acasalamentos não ao acaso, o tamanho efetivo é definido para valores-limite (com o tempo) da taxa de aumento da endogamia, e, nas primeiras gerações, as mudanças na variabilidade genética ou as taxas de endogamia são erráticas e não são bem descritas pelo tamanho efetivo de população.

Dessa forma, segundo PEREIRA (1996), a expressão geral para o coeficiente de endogamia de um indivíduo é: $F_X = \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^{n_1+n_2+1} (1 + F_A) \right]$

(Wright, 1922), em que

F_X = coeficiente de consangüinidade do indivíduo X ;

$\sum$ = indica que os resultados devem ser somados, depois de ter sido computada, separadamente, cada “passagem” ou ligação de parentesco entre pai e mãe;

n_1 = número de gerações, partindo-se de um progenitor até o ancestral comum;

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

F_A = coeficiente de consangüinidade do ancestral comum.

2.6. Conseqüências da endogamia

Em espécies que evitam a endogamia, caso não a evitassem, seria possível perceber seus efeitos prejudiciais, sobretudo, devido à presença de alelos raros, que possuem efeitos deletérios, quando em homozigose. Dessa forma, quanto mais intensa for a endogamia numa população, maior será seu efeito (HARTL, 1988).

Segundo esse autor, muitas plantas se reproduzem, predominantemente, pela autofertilização, incluindo plantas de colheita, como soja, sorgo, cevada e trigo. Conforme esperado em espécies autofertilizantes, cada planta individual é

altamente homozigota para alelos raros, por exemplo, determinando alozimas. Entretanto, a proporção de genes polimórficos nessas espécies é comparável àquela encontrada em espécies exogâmicas, uma vez que a autofertilização simplesmente reorganiza a variação genética dentro de genótipos homozigotos.

Acredita-se, também, que as espécies de autofertilização possuam menos recessivos deletérios do que as espécies exogâmicas, presumivelmente, porque a homozigidade acentuada permite à seleção natural eliminar os recessivos prejudiciais da população. Outro ponto importante sobre essas espécies é que a alta homozigosidade de todos os genes dificilmente implicará recombinação que resulte em novos tipos gaméticos ainda não presentes nos pais (HARTL, 1988).

Segundo BIJMA e WOOLLIAMS (2000), ter uma idéia a respeito da taxa de endogamia é tão importante quanto conhecer a resposta genética esperada, antes de se decidir sobre os métodos de seleção.

MEUWISSEN e WOOLLIAMS (1994) definiram como efeitos detrimenais da endogamia: (1) a redução da variância genética aditiva, o que reduz as taxas de respostas e limites da seleção, tanto em relação à(s) característica(s) considerada(s) na seleção como a outras características; (2) a depressão causada por endogamia na característica considerada na seleção, quando os efeitos genéticos são não-aditivos; e (3) a depressão causada por endogamia na adaptação do animal. KELLER et al. (1990) investigaram a importância de diferentes fatores afetando a resposta à seleção numa linha fechada e mostraram que a depressão por endogamia poderia ser o principal fator na redução da resposta genética à seleção.

FALCONER (1987) ressaltou que muitas características de produção, como a taxa de crescimento e a eficiência alimentar, não apresentam alto grau de depressão por endogamia, de forma que a depressão não seria um fator tão importante para esses tipos de característica. Pelo contrário, a adaptação, uma combinação de características de sobrevivência e reprodução, geralmente não é submetida à seleção diretamente, devido às suas baixas herdabilidades, mas tem, entretanto, grande importância econômica e é muito influenciada pela depressão por endogamia (Beilharz, 1982 e Wiener et al., 1992c, citados por MEUWISSEN e WOOLLIAMS, 1994). Assim, em médio prazo, a restrição mais rigorosa à taxa de endogamia seria imposta pela depressão endogâmica na adaptação.

TEMPLETON e READ (1984) propuseram aplicar a seleção artificial considerando características relacionadas à adaptação em pequenas populações, para eliminar genes recessivos deletérios e, então, reduzir a depressão por endogamia.

Com relação às populações de animais domésticos, a adaptação pode ser reduzida em função de uma resposta negativamente correlacionada à seleção artificial e, de outra forma, pode aumentar devido à seleção natural.

Quando a adaptação diminui, como resposta negativamente correlacionada à seleção artificial, torna-se necessário grande aumento no tamanho efetivo crítico da população. Porém, se a resposta negativa for maior do que a resposta à seleção natural, não há como impedir que a adaptação se reduza (MEUWISSEN e WOOLLIAMS, 1994). No entanto, EISEN (1980) chamou atenção para o fato de os efeitos da depressão por endogamia sobre as características de adaptação serem freqüentemente confundidos com possíveis associações negativas entre a adaptação e a característica considerada na seleção. Segundo esse autor, a depressão endogâmica pode ser eliminada ao se cruzar as repetições selecionadas, no limite da seleção ou próximo dele. Isso permitiria uma avaliação apropriada da relação entre a adaptação e a característica quantitativa, a partir da linha cruzada.

A associação negativa entre a adaptação e a característica métrica, com freqüência encontrada em experimentos de seleção, provavelmente, influencia o limite da seleção da característica considerada, mas ela não tem sido a principal causa do platô (EISEN, 1980).

Ainda MEUWISSEN e WOOLLIAMS (1994), ao estudar o tamanho efetivo crítico de população, para o qual o decréscimo na adaptação devido à depressão por endogamia e seu aumento devido à seleção natural se contrabalançam, concluíram que se deveria evitar correlação negativa entre seleção artificial e natural. Esses autores afirmaram também que os tamanhos efetivos para se prevenir declínio na adaptação são, geralmente, maiores que aqueles que otimizam o ganho genético por seleção. A partir de resultados experimentais, eles obtiveram valores de tamanhos efetivos de 31 a 250 animais por geração, os quais se aplicam também a populações naturais e de conservação. Segundo esses autores, populações que têm tamanhos menores que o tamanho crítico,

presumivelmente, serão extintas se caminharem no sentido de adaptação sempre decrescente.

GAMA e SMITH (1993), estudando o papel da depressão endogâmica em diferentes sistemas de produção animal para as principais espécies de interesse econômico, enfatizaram a importância de se considerar que parte da indústria animal utiliza animais provenientes de linhas puras e cruzadas para avaliação mais objetiva do impacto da endogamia sobre a atividade como um todo. Ressaltaram, ainda, que, enquanto a redução na resposta à seleção devido à endogamia afeta toda a indústria animal, a depressão causada por endogamia afeta apenas os animais puros.

De acordo com esses autores, se o objetivo for a produção de carne, os cruzamentos que resultem em maior vigor híbrido ou heterose serão os mais utilizados, reduzindo-se bastante os efeitos da endogamia. No entanto, em gado de leite e em ovinos destinados a produzir lã, há pouca utilização de cruzamentos, e o impacto da endogamia poderia existir com a prática da seleção. Afirmaram ainda que, no passado, a endogamia não era uma preocupação em nenhuma dessas espécies, devido ao grande tamanho das populações e ao longo intervalo de gerações, principalmente em gado de leite. Entretanto, com a intensa seleção nos rebanhos fechados de ovinos destinados à produção de lã ou com o número limitado de touros selecionados em gado de leite, os níveis de endogamia tendem a aumentar e afetar a resposta genética líquida em toda a indústria animal.

Em gado de leite, MIGLIOR et al. (1992) sugeriram manter o nível de endogamia menor que 12,5%. De acordo com PEREIRA (1996), a consangüinidade reduz a viabilidade do bezerro, o desempenho reprodutivo, o crescimento e a produção de leite e de gordura, bem como aumenta a incidência de defeitos recessivos. Em geral, para o aumento de 1% na consangüinidade, há redução de 22,7 Kg por lactação de 305 dias. Na opinião desse autor, existe um consenso entre os pesquisadores de que a consangüinidade provoca declínio na produção de leite, em quantidade variável de acordo com a raça e a intensidade, e reduz a sobrevivência e a fertilidade (avaliada pela capacidade de conceber). Para os esquemas MOET, Nicholas (1989), citado por PANTE et al. (2001), sugeriu uma taxa anual de endogamia (ΔF) de 0,5% como aceitável.

Em bovinos de corte, os efeitos da consangüinidade sobre características de importância econômica, como pesos e ganho de peso, são, em geral, negativos. Pesquisas indicam que animais endogâmicos são mais leves ao nascer do que os mestiços, possivelmente por causa da depressão por endogamia nos primeiros e do efeito da heterose nos segundos. Além do peso corporal, observam-se efeitos adversos na conformação corporal e, principalmente, no desempenho reprodutivo, havendo relatos de esterilidade gamética; aumento na mortalidade embrionária; redução no peso do feto e, assim, na viabilidade do recém-nascido; e aumento no intervalo de parto e na suscetibilidade dos bezerros recém-nascidos a doenças (PEREIRA, 1996).

SHIMBO et al. (2000) relataram efeitos da endogamia sobre características de desempenho em bovinos da raça Nelore. Esses autores obtiveram o valor de 3,81% para o coeficiente médio de endogamia dos animais. Verificaram, ainda, que os níveis de endogamia individuais afetaram significativamente ($P < 0,05$) todas as características avaliadas. Assim, observaram que o aumento de 1% em F causou decréscimo de 0,300 Kg no peso, na desmama; 1,120 Kg no peso, no sobreano; 0,730 Kg no ganho de peso, da desmama ao sobreano; e 0,055 cm no perímetro escrotal.

Hill (1971), citado por PEREIRA (1996), conduziu um experimento com suínos em que 146 linhagens de *Large White* foram desenvolvidas para se avaliar os efeitos da consangüinidade. O coeficiente de consangüinidade atingiu valores de 40 a 50%, e somente 18 linhagens sobreviveram. Em geral, a consangüinidade promove a mortalidade embrionária e, conseqüentemente, a redução no tamanho da leitegada, acompanhada por redução geral no vigor e na taxa de crescimento. Além disso, retarda a maturidade sexual e causa diferenças na taxa de ovulação e na produção de espermatozóides.

PROCÓPIO et al. (2000), estudando a endogamia na raça Campolina de eqüinos, observaram um coeficiente de endogamia médio, em toda a população, de 1,28%. Em relação aos animais endogâmicos, esse coeficiente médio foi de 6,13%, com valor de incremento igual a 1,88% por geração. Observaram também valores para a endogamia individual de até 37,5%, o que indica acasalamentos preferenciais.

COSTA et al. (2000) verificaram, trabalhando com a raça Piquira de pôneis, em formação, tamanho efetivo igual a 1,478 e coeficiente médio de endogamia

da população de 0,080, superior ao encontrado no cavalo pônei da raça brasileira, de 0,028, por Bergmann et al. (1996). A população com endogamia diferente de zero teve média de 18%.

Em aquicultura, a conexão entre número de reprodutores ou tamanho efetivo e endogamia é muito importante. Numa população fechada, em seleção, os acasalamentos entre parentes são muito mais prováveis, porque o número de ancestrais é relativamente pequeno. Além disso, a alta fecundidade observada na maioria das espécies permite altas intensidades de seleção. Pequeno número de reprodutores pode produzir toda uma geração sucessora, e isso conduz a aumento na endogamia. Assim, é comum observar em espécies de interesse comercial o “refrescamento de sangue” (introgressão de genes), com a introdução de animais de outros estoques ou capturados na natureza na população, para amenizar os efeitos da endogamia, como relatado por EKNATH e DOYLE (1990), no caso de espécies de carpa.

Em truta arco-íris, Aulstad e Kittelsen (1971) observaram alta ocorrência de deformidades em alevinos com coeficiente de endogamia (F) igual a 0,25. Kincaid (1977) observou produtividade reduzida em níveis de endogamia acima de 18% em truta arco-íris (PANTE et al., 2001). KINCAID (1983) relatou, nesta espécie, aumento de deformidades em alevinos e redução na eficiência de conversão alimentar, na sobrevivência de alevinos e no peso corporal dos animais aos 147 e 364 dias de idade, em níveis de endogamia (F) iguais a 0,25 e 0,37, respectivamente.

Também trabalhando com trutas, GJERDE et al. (1983) encontraram reduções na sobrevivência de ovos olhados, de alevinos e de filhotes, bem como na taxa de crescimento, aos 18 meses, em três valores de coeficiente de endogamia (F) estudados: 0,250; 0,375; e 0,500 estudados. TAVE (1993) sugeriu que o valor de F igual a 5% é conservativo e o de F igual a 10%, uma estimativa tolerável.

PANTE et al. (2001) realizaram um trabalho com truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*) no qual avaliaram níveis de endogamia em três populações, a partir do tamanho efetivo de população e das informações do *pedigree*. Encontraram níveis mais elevados de endogamia com o uso do *pedigree*, exceto nas gerações iniciais, e, de modo geral, valores abaixo de 12,5%. Segundo esses autores, os trabalhos sobre endogamia em peixes são

em pequeno número, dada a dificuldade de se obter informações a partir do *pedigree*, devido a práticas de manejo como a separação dos animais por família por tanque, a marcação, e outras.

Estudos com diferentes espécies de animais têm mostrado efeitos prejudiciais detectáveis do nível de endogamia de 10% sobre características importantes, como a fecundidade e a sobrevivência (FALCONER, 1987).

De acordo com GAMA e SMITH (1993), em situações reais, as companhias de melhoramento mantêm grandes linhas de seleção para servir a seu sistema multiplicador, a fim de gerar melhoramento genético rápido e conservar a variação genética dessas linhas para respostas futuras à seleção.

2.7. Dados obtidos a partir de simulações

A utilização de dados simulados na avaliação genética animal, indiscutivelmente, resulta em economia de tempo, espaço e dinheiro, se comparada, por exemplo, ao uso de dados gerados por meio de experimentos envolvendo o uso de animais, instalações, equipamentos, laboratórios, treinamento de mão-de-obra etc.

De acordo com MUIR (1997), as simulações de estruturas genéticas em computadores dividem-se em duas categorias: simulações baseadas em número infinito de *loci*, caracterizando o modelo infinitesimal, em que médias e estruturas de variância são preestabelecidas, e simulações em nível de genes, em que é possível especificar número de cromossomos, número de *loci*, número de alelos por *loci* e promover distribuições para efeitos de gene e de ambiente, interações entre características, inclusão de marcadores moleculares etc., caracterizando o modelo de gene.

Simulações baseadas no uso do modelo infinitesimal vêm sendo muito utilizadas, de acordo com a literatura, para avaliar o desempenho de métodos de seleção e de tipos de acasalamento; desenvolver algoritmos para otimizar a resposta genética à seleção; validar equações derivadas para o cálculo do tamanho efetivo de população, dentre outros.

O modelo infinitesimal, apesar de algumas pressuposições que permitem seu funcionamento, apresenta uma importante limitação: não leva em conta a perda de genes favoráveis devido à oscilação genética diretamente proporcional à taxa de endogamia (Muir, 1991, citado por MUIR, 1997). Alguns autores que utilizaram o modelo infinitesimal, como QUINTON e SMITH (1995), reconheceram, em seus estudos, que suas conclusões não deveriam ser tomadas como definitivas e gerais, devido à limitação mencionada, e sugeriram, assim, novas pesquisas.

Trabalhos de simulação em nível de gene têm sido feitos por vários autores, com objetivos diversos, como: avaliar o desempenho de diferentes métodos de seleção quanto à resposta genética (EUCLYDES, 1996); estudar a relação entre intensidade de seleção e tamanho efetivo de população, em características aditivas e heteróticas (MUIR 1997); estudar efeitos de erros cometidos nas anotações de *pedigree*, utilizando o BLUP (CARNEIRO, 1998); verificar a conexidade genética entre rebanhos (CARNEIRO, 1999); estudar o efeito da violação de pressuposições da metodologia de modelos mistos (FONSECA, 1999); comparar diferentes métodos de estimação de componentes de variância, considerando-se situações de desbalanceamento dos dados (CARNEIRO-JÚNIOR, 2001); e comparar métodos de seleção tradicionais e modernos para verificação de efeitos aditivos de genes fixos e aleatórios (CORRÊA, 2001).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGREY, S. E.; LIN, C. Y.; CHENG, K. M. Size of breeding populations required for selection programs. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 91, p. 553-556, 1995.
- BIJMA, P.; WOOLLIAMS, J. A. Prediction of rates of inbreeding in populations selected on best linear unbiased prediction of breeding value. **Genetics**, v. 156, p. 361-373, 2000.
- BULMER, M. G. The effect of selection on genetic variability. **The American Naturalist**, v. 105, n. 943, p. 201-211, 1971.
- CABALLERO, A. Developments in the prediction of effective population size. **Heredity**, v. 73, p. 657-679, 1994.
- CARNEIRO, A. P. S. **Efeito do grau de conexidade dos dados sobre a avaliação genética animal**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1999, 62p. Tese (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- CARNEIRO, P. L. S. **Efeito de erros de *pedigree* na avaliação genética animal**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1998, 79p. Tese (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, 1998.
- CARNEIRO-JÚNIOR, J. M. **Avaliação de métodos de estimação de componentes de variância utilizando dados simulados**. Viçosa, MG: Universidade Federal de

Viçosa, 2001, 66p. Tese (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, 2001.

COCKERHAM, C. C. Avoidance and rate of inbreeding. **Mathematical Topics in Population Genetics**, K. Kojima (ed). New York: Springer – Verlag, p. 104-127, 1970.

CORRÊA, F. J. C. **Avaliação de métodos de seleção tradicionais, assistida por marcadores moleculares, e por genes candidatos, com dados simulados**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2001, _ p. Tese (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, 2001.

COSTA, M. D.; BERGMANN, J. A. G.; REZENDE, A. S. C. Estrutura populacional e coeficiente de endogamia do pônei da raça Piquira. In: III SIMPÓSIO NACIONAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL. Belo Horizonte, MG, **Anais...**, p. 477-479, 2000.

CROW, J. F.; KIMURA, M. **An Introduction to Population Genetics Theory**. New York: Harper and Row, 1970.

DEKKERS, J. C. M. Asymptotic response to selection on best linear unbiased predictors of breeding values. **Animal Production**, v. 54, p. 351-360, 1992.

EISEN, E. J. Conclusions from long-term selection experiments with mice. **Journal Series of the North Carolina Agricultural Research Service**. Raleigh, N. C. USA, p. 305-319, 1980.

EISEN, E. J. Population size and selection intensity effects on long term selection response in mice. **Genetics**, v. 79, p. 305-323, 1975.

EKNATH, A. E.; DOYLE, R. W. Effective population size and rate of inbreeding in aquaculture of Indian major carps. **Aquaculture**, v. 85, p. 293-305, 1990.

EUCLYDES, R. F. **Uso do sistema para simulação Genesys na avaliação de métodos de seleção clássicos e associados a marcadores moleculares**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1996. 149p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, 1996.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 2. impressão, 1987. 279p.

- FONSECA, R. **Efeito da violação de pressuposições da metodologia de modelos mistos na avaliação genética animal.** Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1999, 57p. Tese (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- GAMA, L. T.; SMITH, C. The role of inbreeding depression in livestock production systems. **Livestock Production Science**, v. 36, p. 203-211, 1993.
- GJERDE, B.; GUNNES, K.; GJEDREM, T. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. **Aquaculture**, v. 34, p. 327-332, 1983.
- HARTL, D. L. **A primer of population genetics.** Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.(ed), 2nd edition, 1988. 305p.
- HILL, W. G. Effects of population size on response to short and long term selection. **J. Anim. Breed. Genet.**, v. 102, p. 161-173, 1985.
- HILL, W. G. Population size and design of breeding programmes. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 3. **Proceedings...** v. 12, p. 245-256, 1986.
- KELLER, D. S.; GEARHEART, W. W.; SMITH, C. A comparison of factors reducing selection response in closed nucleus breeding schemes. **Journal of Animal Science**, v. 68, p. 1553-1561, 1990.
- KIMURA, M. **The Neutral Theory of Molecular Evolution.** Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- KINCAID, H. L. Inbreeding in fish populations used for aquaculture. **Aquaculture**, v. 33, p. 215-227, 1983.
- MEUWISSEN, T. H. E.; WOOLLIAMS, J. A. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, p. 1019-1026, 1994.
- MIGLIOR, F. A.; SZKOTNICKI, B.; BURNSIDE, E. Analysis of levels of inbreeding and inbreeding depression in Jersey cattle. **Journal of Dairy Science**, v. 75, p. 1112-1118, 1992.
- MUIR, W. M. Genetic selection strategies: computer modeling. **Poultry Science**, v. 76, n. 8, p. 1066-1070, 1997.

- NICHOLAS, F. W.; SMITH, C. Increased rates of genetic change in dairy cattle by embryo transfer and splitting. **Animal Production**, v. 36, p. 341-353, 1983.
- PANTE, M. J. R.; GJERDE, B.; McMILLAN, I. Inbreeding levels in selected populations of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. **Aquaculture**, v. 192, p. 213- 224, 2001.
- PEREIRA, J. C. C. **Melhoramento genético aplicado à produção animal**. Belo Horizonte, 1996. 416 p.
- PROCÓPIO, A. M.; BERGMANN, J. A. G.; COSTA, M. D. Endogamia, número e intervalo de gerações na raça Campolina. In: III SIMPÓSIO NACIONAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL. Belo Horizonte, MG, **Anais...**, p. 475-476, 2000.
- QUINTON, M.; SMITH, C. Comparison of evaluation-selection systems for maximizing genetic response at the same level of inbreeding. **Journal of Animal Science**, v. 73, n. 8, p. 2208-2212, 1995.
- SANCHEZ, L.; TORO, M. A.; GARCIA, C. Improving the efficiency of artificial selection: more selection pressure with less inbreeding. **Genetics**, v.151, p. 1103-1114, 1999.
- SHIMBO, M. V.; FERRAZ, J. B. S.; ELER, J. P.; OLIVEIRA, F. F.; JUBILEU, J. S.; FIGUEIREDO, L. G. G.; MATTOS, E. C. Influência da endogamia sobre características de desempenho em bovinos da raça Nelore. In: III SIMPÓSIO NACIONAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL. Belo Horizonte, MG, **Anais...**, p. 388-390, 2000.
- TAVE, D. **Genetics for fish hatchery managers** (2nd edn. Ed.). New York: Van Nostrand-Reinhold, 1993. 415p.
- TEMPLETON, A. R.; READ, B. Factors eliminating inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle. **Zoo Biol.**, n. 3, p. 177-199, 1984.
- TORO, M. A.; NIETO, B.; SALGADO, C. A note on minimization of inbreeding in small-scale selection programmes. **Livestock Production Science**, v. 20, p. 317-323, 1988.
- WANG, J. Exact inbreeding coefficient and effective size of finite populations under partial sib mating. **Genetics**, v. 140, p. 357-363, 1995.

- WANG, J. More efficient breeding system for controlling inbreeding and effective size in animal populations. **Heredity**, v. 79, p. 591-599, 1997.
- WAPLES, R. S. A generalized approach for estimating effective population size from changes in allele frequency. **Genetics**, v. 121, p. 379-391, 1989.
- WEI, M.; CABALLERO, A.; HILL, W. G. Selection response in finite populations. **Genetics**, v. 144, p. 1961-1974, 1996.
- WOOLLIAMS, J. A.; WRAY, N. R.; THOMPSON, R. Prediction of long-term contributions and inbreeding in populations undergoing mass selection. **Genetic Research**, v. 62, p. 231-242, 1993.
- WRAY, N. R.; GODDARD, M. E. Increasing long-term response to selection. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 26, p. 431-451, 1994.
- WRAY, N. R.; THOMPSON, R. Predictions of rates of inbreeding in selected populations. **Genetic Research**, v. 55, p. 41-54, 1990.
- WRAY, N. R.; WOOLLIAMS, J. A.; THOMPSON, R. Prediction of rates of inbreeding in populations undergoing index selection. **Theoretical and Applied Genetic**, v. 87, p. 878- 892, 1994.

TIPOS DE ACASALAMENTO E RAZÕES SEXUAIS NA SELEÇÃO BASEADA NO BLUP

RESUMO

Foram avaliados cinco tipos de acasalamento, em populações de diferentes razões sexuais submetidas a seleção pelo BLUP (melhor preditor linear não-viesado), em longo prazo. Utilizaram-se dados simulados pelo programa GENESYS, para obtenção do genoma e de todas as populações necessárias. Efetuou-se a seleção para uma característica quantitativa de herdabilidade 0,10, durante 50 gerações, com 20 repetições por geração, para reduzir os efeitos de flutuação gênica. As populações selecionadas tiveram a seguinte estrutura de dados: valores de razão sexual: 10, 20, 25 e 50, números de machos selecionados por geração: 10, 5, 4 e 2, tamanhos efetivos de população: 36,36; 19,05; 15,38; e 7,84, bem como intensidade de seleção dos machos: 2,23; 2,49; 2,56; e 2,82, respectivamente. Foram selecionadas 100 fêmeas por geração, e cada casal teve seis descendentes, originando populações de 600 indivíduos. Adotou-se o esquema de acasalamento hierárquico entre os reprodutores selecionados. Em cada valor de razão sexual, formaram-se populações, submetidas cada qual a um dos seguintes tipos de acasalamento, em todas as gerações: acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, acasalamentos ao acaso, exclusão de acasalamentos entre irmãos completos e exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos. Os parâmetros avaliados, ao longo das gerações, foram: valores fenotípicos médios, consangüinidade média, perdas, em percentagem, por fixação de alelos desfavoráveis e limite da seleção. No menor valor de razão sexual,

observou-se melhor desempenho de todos os tipos de acasalamento. Os tipos que não permitiram acasalar irmãos proporcionaram maiores ganhos fenotípicos e foram os mais efetivos no controle da endogamia, em todas as gerações, embora não tivessem impedido o aumento e o acúmulo de consangüinidade.

MATING DESIGNS AND MATING RATIOS IN THE SELECTION BASED ON BLUP

Summary

It was evaluated five mating designs, in populations of different mating ratio, selected by BLUP (best linear unbiased predictor), in long term. It was used simulated data, to obtain the genome and all populations. The selection was made over a quantitative trait with heritability of 0,10, during fifty generations, with twenty replications by generation in order to reduce the genetic drift. The selected populations had the following data structure: mating ratio levels (d): 10, 20, 25, and 50; number of selected males by generation (N_m): 10, 5, 4, and 2; population sizes: 36,36, 19,05, 15,38 and 7,84, and male selection intensity: 2,23, 2,49, 2,56 and 2,82, respectively. It was selected 100 females by generation, and each had six offspring, resulting in populations of six hundred individuals. It was assumed the hierarchic mating scheme among the selected sires. In each mating ratio level, it was generated populations which were submitted each one to a kind of mating, in all generations: mating allowed to half and full sibs, mating allowed between half sibs, random mating, exclusion of mating between full sibs and exclusion of mating to half and full sibs. The parameters evaluated, along the generations, were: average phenotypic values, average inbreeding, percentage loss by fixation of unfavorable alleles and selection limit. The lowest mating ratio allowed better performance in all kinds of mating. Those types of mating which

didn't allow mating between sibs provided higher phenotypic gains and were more effective in controlling the inbreeding, in all generations, although they didn't avoid neither the increasing, nor the inbreeding accumulation.

CAPÍTULO 1

TIPOS DE ACASALAMENTO E RAZÕES SEXUAIS NA SELEÇÃO BASEADA NO BLUP

1. INTRODUÇÃO

Em situações reais, ao se definir uma estratégia de seleção visando a maiores respostas genéticas, num menor intervalo de tempo, além do esquema de acasalamento e do conhecimento da própria característica considerada na seleção, outros fatores relevantes têm de ser considerados, como: os tamanhos real e efetivo da população, a intensidade e a acurácia da seleção, o método de seleção a ser utilizado e, ainda, o período de tempo do processo.

Importante ressaltar que esses fatores estão, na maioria das vezes, relacionados, e, não raramente, há entre eles relações antagônicas (MUIR, 1997), que dificultam sua otimização.

Em relação à seleção ocorrendo em longo prazo, FALCONER e MACKAY (1996) destacaram a importância de se considerar a depressão por endogamia, que, neste caso, reduz a variabilidade genética e, conseqüentemente, a resposta obtida.

Os efeitos detrimenais da endogamia foram definidos por MEUWISSEN e WOOLLIAMS (1994) como: redução da variância genética aditiva, o que reduz as taxas de respostas e limites da seleção para a característica considerada na seleção e outras; depressão por endogamia para a característica considerada na

seleção, se os efeitos genéticos são não-aditivos; e depressão por endogamia na adaptação do animal.

Levando-se em conta esses efeitos prejudiciais no processo de seleção, o grande desafio passa a ser o de reduzir as taxas de endogamia a níveis aceitáveis, no decorrer das gerações, ou, de outra forma, tentar otimizar ganhos genéticos em níveis pré-determinados. Nesse sentido, diversas estratégias de seleção têm sido propostas, no intuito de otimizar o uso da variabilidade genética em populações selecionadas e, com isso, assegurar maiores taxas de respostas à seleção, sobretudo em médio e longo prazo, reduzindo-se os efeitos prejudiciais da endogamia.

Algumas estratégias foram impostas, utilizando-se acasalamentos não ao acaso entre os pais selecionados: acasalamentos do tipo fatorial (WOOLLIAMS, 1989); acasalamentos com parentesco mínimo, empregando-se programação linear (TORO et al., 1988); e acasalamentos compensatórios (SANTIAGO e CABALLERO, 1995). Em outras estratégias, limitou-se o número de irmãos selecionados em cada família (TORO e PEREZ-ENCISO, 1990) ou, ainda, predefiniu-se o valor do parentesco médio dos indivíduos selecionados (MEUWISSEN, 1997).

GRUNDY et al. (1994) combinaram métodos de seleção e tipos de acasalamento em seu estudo, avaliando, com destaque, o uso de herdabilidades viesadas na seleção baseada no BLUP, em associação ao acasalamento do tipo compensatório. Ao se usar valores viesados de herdabilidade, acima de seu valor verdadeiro, a variância do tamanho da família pode ser reduzida e o tamanho efetivo, aumentado (TORO e PEREZ-ENCISO, 1990; GRUNDY et al., 1994).

Na mesma linha, VILLANUEVA et al. (1994) avaliaram o desempenho do BLUP, utilizando valores viesados de herdabilidade, conjugado ao acasalamento do tipo fatorial e obtiveram redução na taxa de endogamia aproximada à soma dos valores das reduções conseguidas com as duas estratégias usadas em separado. Também CABALLERO e SANTIAGO (1994) encontraram decréscimos na taxa de endogamia, quando associaram o acasalamento do tipo compensatório e o uso de herdabilidades viesadas na seleção baseada no BLUP, equivalentes à soma das reduções obtidas com o uso de cada estratégia em separado. No entanto, segundo CABALLERO et al. (1996), os métodos de acasalamento não ao acaso têm sido pouco investigados.

Assim, os objetivos deste estudo foram:

- 1) submeter os reprodutores escolhidos por meio da seleção baseada no BLUP a diferentes tipos de acasalamento, bem como comparar esses tipos na seleção em longo prazo; e
- 2) avaliar os tipos de acasalamento em populações com diferentes intensidades de seleção aplicada aos machos ou, ainda, de diferentes tamanhos efetivos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Simulação dos dados

Utilizou-se o programa de simulação GENESYS, desenvolvido por EUCLYDES (1996). Esse programa, elaborado para o compilador FORTRAN, utiliza o modelo em nível de gene e tem condições de trabalhar com até três características simultaneamente, permitindo estabelecer desde interações não-aditivas entre genes para uma particular característica, como também correlações entre características. Apresenta-se, portanto, apropriado para simular genomas suficientemente complexos, que possibilitam avaliar métodos de seleção, testar pressuposições matemáticas, novas metodologias de seleção etc.

2.2. Simulação do genoma

Na simulação do genoma, este constituiu-se de 250 *loci* quantitativos dialélicos distribuídos ao acaso em 20 pares de cromossomos autossômicos de tamanhos aleatórios, porém de comprimento total de 4.000 centimorgans; não foram simulados cromossomos sexuais; os efeitos aditivos dos genes seguiram a distribuição normal; não foram permitidas interações do tipo não-aditivas entre os genes; as frequências gênicas iniciais em ambos os sexos foram iguais; admitiu-

se, além do efeito fixo de sexo, um efeito fixo qualquer com 10 classes ou níveis; os efeitos de ambiente não controláveis foram simulados segundo a distribuição normal e variância que originasse a herdabilidade em estudo; e as frequências iniciais dos *loci* quantitativos foram simuladas com distribuição uniforme e valor inicial médio de 0,50.

Estudou-se apenas uma característica quantitativa com baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$).

2.2.1. Simulação das populações

2.2.1.1. População-base

A única população-base simulada para o estudo da herdabilidade de valor 0,10 constituiu-se de 1.000 indivíduos, com igual proporção de machos e fêmeas. Utilizaram-se processos inteiramente aleatórios para se obter os animais desta população, em todas as etapas, desde a simulação dos gametas, seu pareamento para formação dos zigotos até a definição do sexo dos animais.

Portanto, considerou-se a inexistência de parentesco entre os indivíduos desta população, uma vez que eles foram originados de processos aleatórios e não de segregações mendelianas, como se verifica nas populações reais.

2.2.1.2. População inicial

A partir da população-base, foi simulada uma população inicial ou população da geração zero, marcando-se o início dos laços de parentesco entre os indivíduos. Em sua formação, foram escolhidos ao acaso, e da mesma forma acasala dos, dez machos e 100 fêmeas, sendo produzidos oito descendentes por casal, o que resultou numa população de 800 animais.

Nesta etapa, os reprodutores produziram gametas por meio de um processo denominado “caminhada cromossômica” (EUCLYDES, 1996), o qual consiste em iniciar

a formação de gametas a partir da extremidade de cada cromossomo, permitindo-se ou não a ocorrência de “crossing-over”. Nesse processo é simulada a gametogênese à semelhança do que ocorre nos animais, considerando-se então as segregações mendelianas. Terminada a gametogênese, iniciava-se a zigotogênese.

2.2.1.3. Populações submetidas a seleção

Depois de formada a população inicial, teve início a formação das populações de seleção.

A seleção foi baseada no BLUP (melhor preditor linear não-viesado), com o uso do modelo animal, considerando-se as informações de *pedigree* dos indivíduos das três últimas gerações, armazenadas na matriz de parentesco. No modelo estatístico, foram considerados os efeitos fixos de sexo e daquele com 10 classes, como também os efeitos aleatórios de animal e de ambiente.

A seleção foi conduzida por 50 gerações consecutivas, com 20 repetições por geração, a fim de reduzir os efeitos da flutuação gênica.

O tamanho das populações (N) selecionadas foi de 600 indivíduos por geração, correspondendo a seis filhos por casal, por geração.

2.3. Estrutura das populações

Adotou-se o esquema de acasalamento hierárquico entre os reprodutores escolhidos para pais da próxima geração, o qual consiste em acasalar mais de uma fêmea com um único macho.

Com base nesse esquema, formaram-se diferentes populações segundo os valores de razão sexual (d) — número de fêmeas acasaladas com um reprodutor — e os

correspondentes números de machos (N_m) selecionados por geração, para serem acasalados com as fêmeas (N_f), conforme mostra o quadro a seguir:

Quadro 1. 1 – Estrutura das populações

$d = \frac{N_f}{N_m}$ ¹	N_m ²	p_m ³	i_m ⁴	N_f ⁵	p_f ⁶	i_f ⁷	N_e ⁸
10	10	0,0333	2,227	100	0,333	1,091	36,363
20	5	0,0166	2,489	100	0,333	1,091	19,047
25	4	0,0133	2,563	100	0,333	1,091	15,385
50	2	0,0066	2,820	100	0,333	1,091	7,843

1: valor de razão sexual (d); 2: número de machos selecionados (N_m); 3: proporção de machos selecionados (p_m); 4: intensidade de seleção aplicada aos machos (i_m); 5: número de fêmeas selecionadas (N_f); 6: proporção de fêmeas selecionadas (p_f); 7: intensidade de seleção aplicada às fêmeas (i_f); e 8: tamanho efetivo da população (N_e).

Considerando-se o número total de indivíduos da população, a cada geração, as proporções de machos e de fêmeas selecionados foram, respectivamente, de: $p_m = \frac{1}{\frac{1}{2}n_o d}$

e $p_f = \frac{1}{\frac{1}{2}n_o}$ (BIJMA e WOOLLIAMS, 2000), em que d representa o valor de razão

sexual e n_o o número de filhos por casal, por geração.

Para cada valor de d , considerando-se os respectivos números de machos e de fêmeas selecionados, calculou-se o tamanho efetivo de população, segundo a fórmula

proposta por Wright (1931), citada por FALCONER (1987): $\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$.

2.4. Tipos de acasalamento

Em cada razão sexual estudada, formaram-se populações correspondentes ao número de tipos de acasalamento efetuados entre os reprodutores escolhidos em cada geração. Destes, quatro tipos foram não-aleatórios: acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos (Uso de MI e IC), acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos (Uso de MI), acasalamentos excluindo acasalamentos entre irmãos completos (Exclusão de IC) e acasalamentos excluindo acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos (Exclusão de MI e IC); e um foi do tipo aleatório: acasalamento ao acaso (Ao acaso).

2.5. Parâmetros avaliados

Os tipos de acasalamento foram comparados por meio da avaliação dos seguintes parâmetros, no decorrer das gerações: valor fenotípico médio, consangüinidade média, perdas por fixação de alelos desfavoráveis e limite da seleção.

2.5.1. Valor fenotípico médio

Calculado por meio da seguinte fórmula: $P_i = G_i + E_i$, em que P_i representa o valor fenotípico do indivíduo i ; G_i é o valor genético do indivíduo i ; e E_i é o efeito do ambiente sobre o indivíduo i .

Em cada geração, foi obtido o valor fenotípico médio a partir da fórmula

$$\bar{P} = \frac{\sum_{i=1}^n P_i}{n}, \text{ em que } n \text{ é o número total de indivíduos na população, a cada}$$

geração.

2.5.2. Consangüinidade média

Calculou-se o coeficiente de endogamia individual (Wright, 1922), a cada geração, utilizando-se o método de MEUWISSEN e LUO (1992), que considera todo o *pedigree* de cada indivíduo.

2.5.3. Perdas por fixação de alelos desfavoráveis

Calculou-se a percentagem de *loci* com alelos desfavoráveis fixados, considerada perda genética permanente, em função do número total de *loci* quantitativos para a característica em estudo.

2.5.4. Limite da seleção

Este parâmetro foi definido de acordo com a probabilidade de fixação de alelos favoráveis e desfavoráveis. Alcança valores máximos quando ocorre a fixação de todos os alelos favoráveis e se reduz quando apenas alelos desfavoráveis são fixados.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Valores fenotípicos médios

Nas Figuras 1.1, 1.2, 1.3 e 1.4, são apresentados os valores fenotípicos médios obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos respectivos valores de razão sexual (d): 10, 20, 25 e 50, ao longo de 50 gerações.

Em cada valor de d , observam-se os desempenhos dos indivíduos nos diferentes tipos de acasalamento propostos entre os reprodutores selecionados, a cada geração.

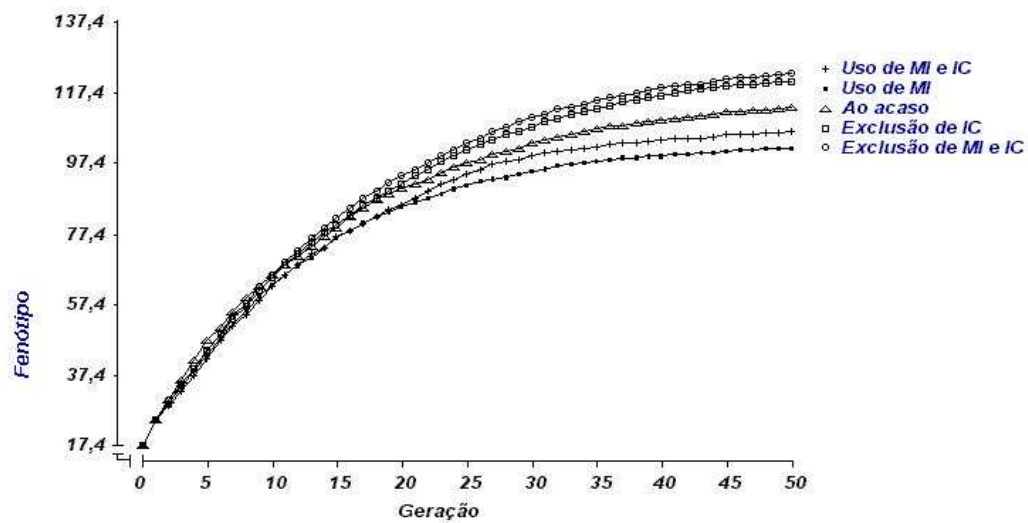


Figura 1.1 - Valores fenotípicos médios obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 10$.

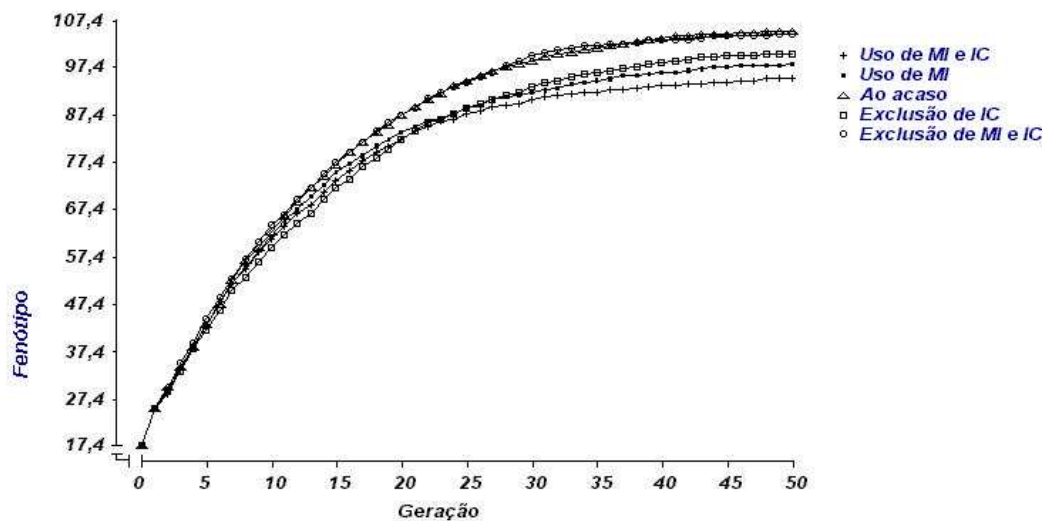


Figura 1.2 - Valores fenotípicos médios obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 20$.

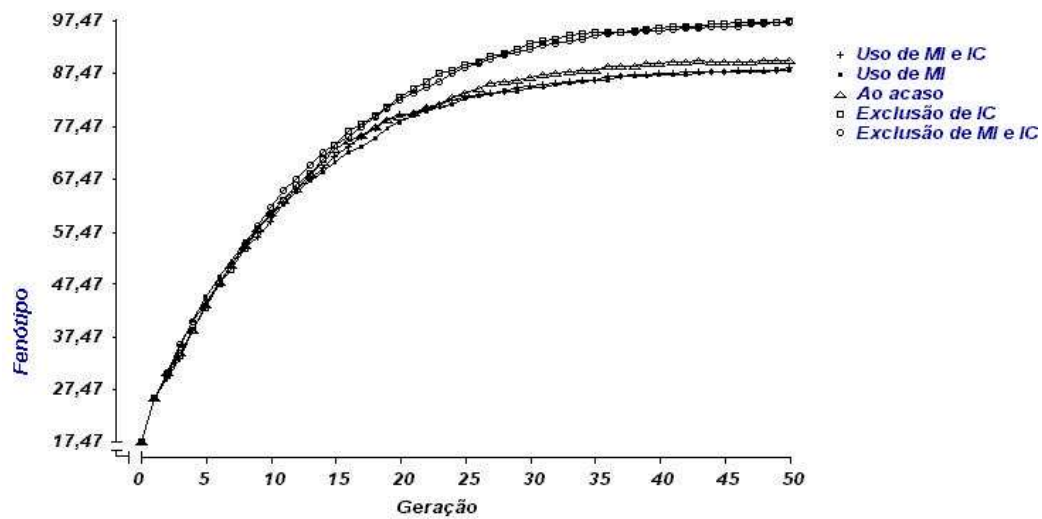


Figura 1.3 - Valores fenotípicos médios obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 25$.

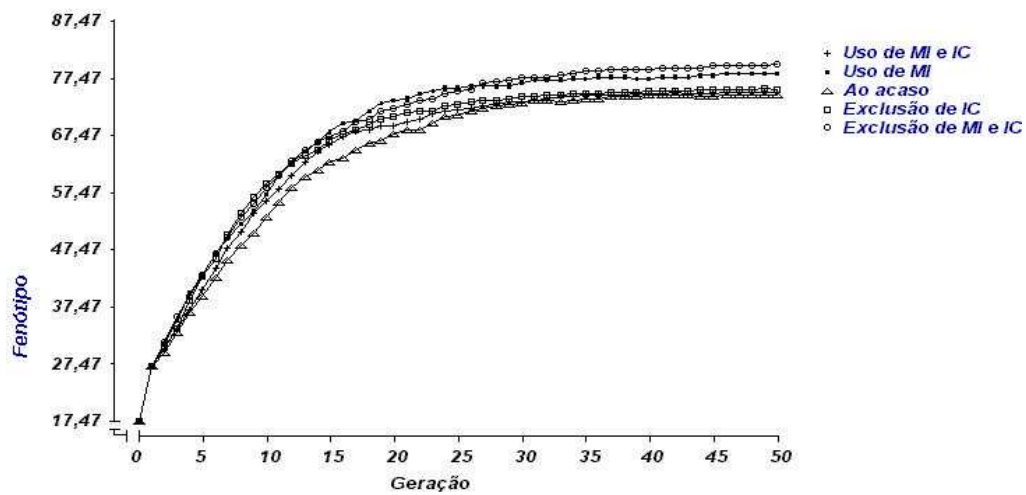


Figura 1.4 - Valores fenotípicos médios obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 50$.

Independentemente da razão sexual, foram observados, em todos os tipos de acasalamento, aumentos nos valores fenotípicos médios, com o decorrer das gerações. Conforme esperado, na seleção artificial, ao se escolher os melhores indivíduos a cada geração, é proporcionado um diferencial de seleção cumulativo. Observou-se também que esses aumentos foram inicialmente mais lineares e que, depois, apresentaram natureza mais assintótica, até alcançarem o limite, ou platô, de resposta à seleção.

Da primeira até próximo à décima geração, não houve diferenças entre os valores fenotípicos obtidos em todos os tipos de acasalamento, em cada valor de d , exceto no caso de $d = 50$ (Figura 1.4), em que as diferenças apareceram pelo menos cinco gerações antes.

Após as dez primeiras gerações, verificou-se, em cada valor de d , separação entre os tipos de acasalamento, sendo os maiores valores fenotípicos obtidos em $d = 10$ (Figura 1.1), decrescendo na seqüência $d = 20, 25$ e 50 (Figuras 1.2, 1.3 e 1.4). Este último comportamento se justifica pelo fato de o tamanho efetivo de população ter decrescido nesta mesma seqüência, ou seja, $N_e = 36,36$, sendo $d = 10$; $N_e = 19,05$, sendo $d = 20$; $N_e = 15,38$, sendo $d = 25$; e $N_e = 7,84$, sendo $d = 50$.

Resultados semelhantes foram obtidos por WEBER (1989), que, ao estudar respostas à seleção individual, em longo prazo, em *Drosophila melanogaster*, encontrou melhores resultados ao longo das gerações e, então, maiores valores de platôs, quando as características foram selecionadas em populações de tamanhos efetivos maiores.

Kownacki (1979), citado por EISEN (1980), também encontrou, em estudo com ratos, taxa aumentada de resposta à seleção com relação à característica ganho de peso pós-desmama em maiores valores de tamanho efetivo (N_e), no decorrer de 16 gerações de seleção.

Ainda QUINTON e SMITH (1995), utilizando o modelo infinitesimal de genes e comparando diferentes métodos de seleção, ressaltaram que alguns dos resultados obtidos com as diferentes estratégias propostas poderiam ser obtidos, simplesmente, aumentando-se o número de machos selecionados, citando Quinton et al. (1994), o que implica aumento do tamanho efetivo de população.

Neste estudo, à medida que a razão sexual aumentou, observou-se menor separação entre os tipos de acasalamento e redução no número de gerações

para se atingir os valores fenotípicos de estabilização. Esses comportamentos podem estar associados ao decréscimo observado no tamanho efetivo de população, que se tornou, assim, o fator mais importante em limitar a resposta à seleção.

De modo geral, os tipos de acasalamento com preferência para acasalamentos entre irmãos foram os de piores resultados fenotípicos em longo prazo, como esperado; enquanto os tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos proporcionaram os maiores ganhos, em todas as razões sexuais estudadas, à exceção de $d = 50$ (Figura 1.4). O tipo acasalamento ao acaso mostrou-se intermediário em $d = 10$ e $d = 25$ e foi tão eficiente quanto o tipo que excluiu acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos em $d = 20$. Contudo, este tipo tendeu a proporcionar menores ganhos em $d = 50$, durante todas as gerações.

Sendo a razão sexual $d = 50$, o tipo preferindo acasalamentos entre meios-irmãos apresentou melhor resultado, assumindo o segundo lugar a partir da vigésima quinta geração. Já o tipo que excluiu acasalamentos entre irmãos completos não se destacou em relação aos demais. Isso pode estar relacionado ao fato de, nesta razão sexual, o menor número de famílias de meios-irmãos (apenas duas) ter sido compensado pelo maior tamanho delas (300 filhos). Assim, os acasalamentos entre meios-irmãos se tornaram os mais importantes.

FALCONER (1987) citou Osborne (1957a), segundo o qual tem sido mostrado que, em programas de seleção visando a produção de ovos, em aves, o fator tamanho de famílias torna as famílias de meios-irmãos superiores às famílias de irmãos completos.

WANG (1997) estudou os efeitos da exclusão de acasalamentos entre irmãos completos, entre meios-irmãos e de ambos, em seleção ao acaso ou em tamanhos de família iguais, sobre o tamanho efetivo em pequenas populações com diferentes valores de razão sexual. Afirmou que o efeito de excluir um ou outro tipo de acasalamento depende da razão sexual na população e que a importância dos acasalamentos entre meios-irmãos aumenta à medida que a razão sexual aumenta. Quando essa razão decresce, os acasalamentos entre irmãos completos tornam-se os mais importantes.

Consangüinidade média

Nas Figuras 1.5 a 1.8, são observados os valores da consangüinidade média, correspondentes aos mesmos valores de razão sexual citados no estudo do fenótipo, respeitando-se aquela seqüência.

No decorrer das gerações de seleção, foram observados, de modo geral, aumentos não-lineares nos valores de consangüinidade, em todas as razões sexuais e em todos os tipos de acasalamento, o que conduziu a valores bastante elevados nas últimas gerações. Verificou-se, também, tendência em separar os tipos de acasalamento em dois principais grupos: um constituído pelos tipos com acasalamentos preferenciais entre irmãos, nos quais se observaram os maiores valores de consangüinidade, e outro, pelos tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos e pelo tipo ao acaso, os quais se mostraram mais eficientes em controlar os aumentos na consangüinidade, em todas as gerações, em valores de d até 25.

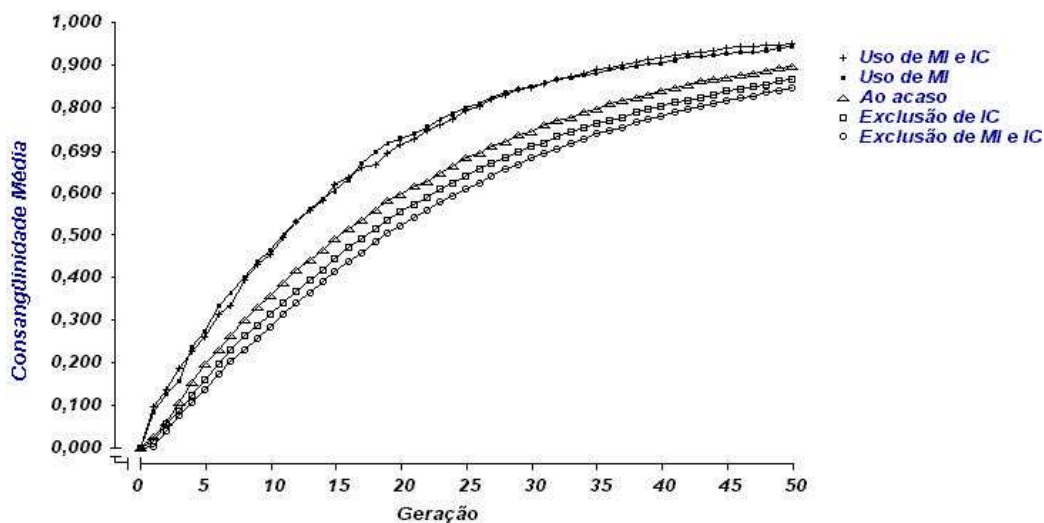


Figura 1.5 - Valores da consangüinidade média obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 10$.

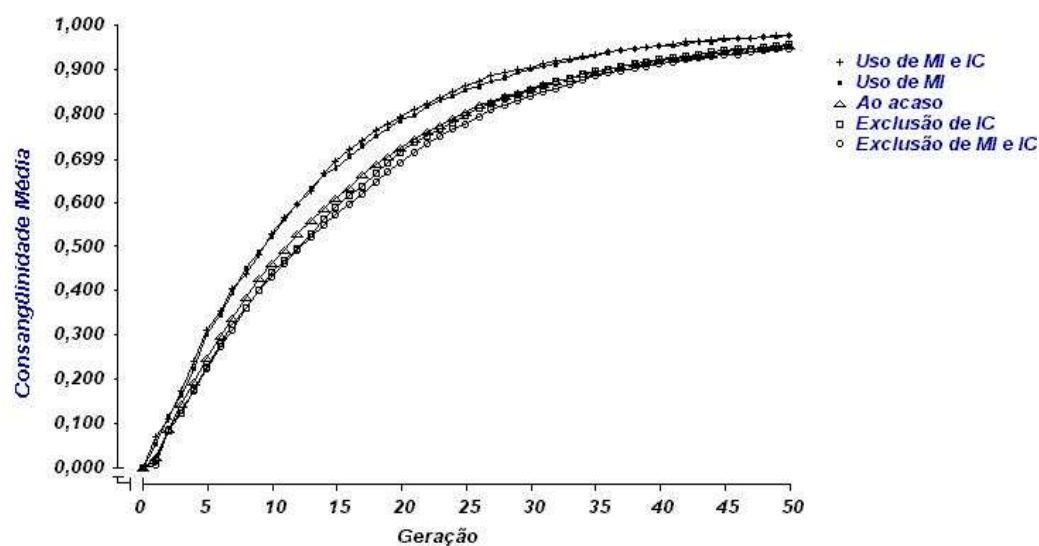


Figura 1.6 - Valores da consangüinidade média obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 20$.

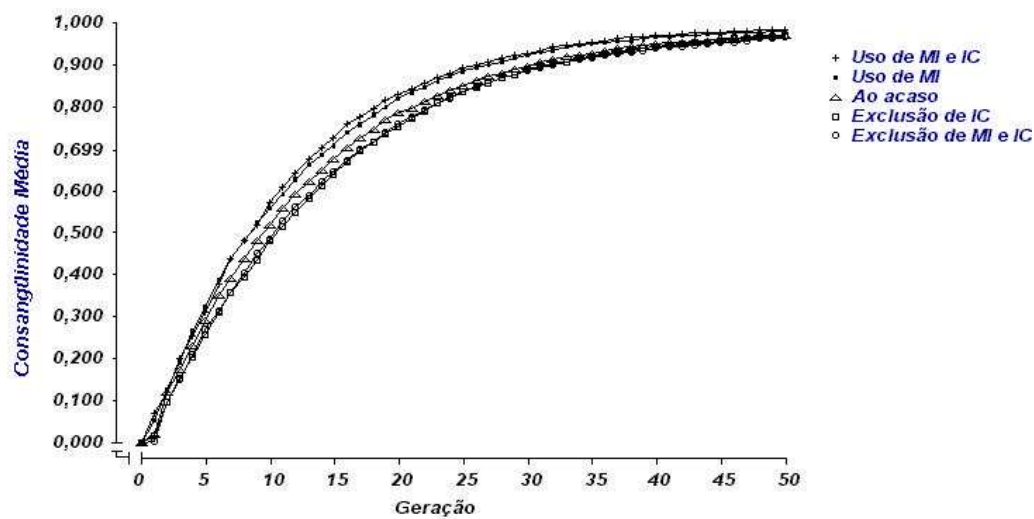


Figura 1.7 - Valores da consangüinidade média obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 25$.

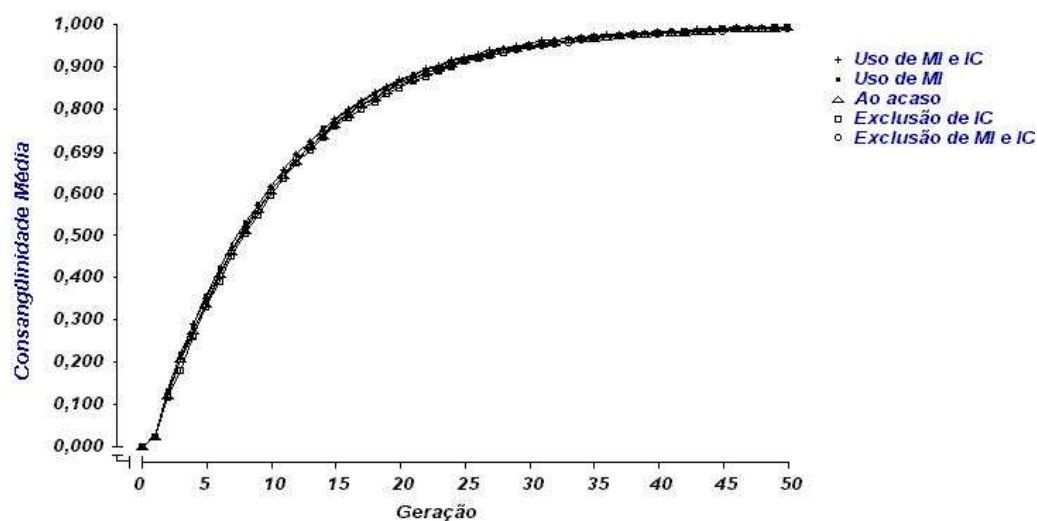


Figura 1.8 - Valores da consangüinidade média obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 50$.

Nota-se que, da primeira até a décima geração, houve diferenças de consangüinidade entre os tipos de acasalamento nos valores de d : 10, 20 e 25 (Figuras 1.5, 1.6 e 1.7), embora não tenham sido observadas diferenças quanto aos valores fenotípicos (Figuras 1.1, 1.2 e 1.3) nestes valores de razão sexual, nesse intervalo de gerações.

À medida que a razão sexual aumentou, decresceu a eficiência de todos os tipos de acasalamento em controlar aumentos na consangüinidade, o que resultou em gradativa aproximação entre os grupos e diferentes tipos, como mostram as Figuras 1.5 a 1.8. Isso se deveu à maior aceleração no aumento da consangüinidade em todos eles, no decorrer das gerações, o que possibilitou atingir valores mais altos de forma mais rápida. Assim, sendo $d = 50$ (Figura 1.8), não houve diferenças entre os tipos de acasalamento, que proporcionaram os mais altos níveis de consangüinidade, em todas as gerações.

Esses comportamentos eram esperados e podem ser explicados da seguinte forma: razões sexuais mais altas tiveram basicamente duas grandes implicações. A primeira delas foi o aumento da intensidade de seleção aplicada

aos machos, a outra foi a redução do tamanho efetivo de população. Ambos os fatos acarretaram maior endogamia, independentemente do tipo de acasalamento praticado.

De acordo com Robertson (1960), citado por MUIR (1997), existe uma relação antagônica entre intensidade de seleção e tamanho efetivo de população, o que influencia a endogamia e, conseqüentemente, a resposta à seleção.

Nesse sentido, EISEN (1980) ressaltou a vantagem de um tamanho efetivo de população (N_e) maior, principalmente, quando os efeitos de dominância são importantes. Em tal situação, os efeitos de depressão por endogamia seriam reduzidos.

Verificou-se nos valores de razão sexual (d): 10, 20 e 25 (Figuras 1.5, 1.6 e 1.7) que, a partir da décima quinta geração, em média, houve comportamento coerente entre os valores obtidos para a consangüinidade e aqueles obtidos para o fenótipo (Figuras 1.1, 1.2 e 1.3). Assim, acasalamentos mais endogâmicos resultaram em menores valores fenotípicos e vice-versa.

Neste estudo, apenas em $d = 25$ e $d = 50$ (Figuras 1.7 e 1.8) observou-se a estabilização dos valores da consangüinidade em todos os tipos de acasalamento e, sobretudo, nos tipos com acasalamentos preferenciais entre irmãos, sendo $d = 25$. Nesse valor de d , essa estabilização ocorreu aproximadamente na 45ª geração de seleção, e sendo $d = 50$, pelo menos cinco gerações antes.

Perdas por fixação de alelos desfavoráveis

As perdas por fixação de alelos desfavoráveis, em percentagem, são apresentadas nas Figuras 1.9 a 1.12 e correspondem aos respectivos valores de razão sexual (d): 10, 20, 25 e 50.

Assim, como observado nos valores fenotípicos (Figuras 1.1 a 1.4) e de consangüinidade média (Figuras 1.5 a 1.8), ocorreram aumentos nas taxas de perdas de variabilidade genética causadas pela fixação, em todos os tipos de acasalamento, ao longo das gerações, em todas as razões sexuais estudadas.

Segundo FALCONER (1987), os efeitos da endogamia durante a seleção têm sido ignorados nos estudos sobre limites da seleção. Esse autor ressalta que, teoricamente, a endogamia tende a fazer com que haja fixação de alelos desfavoráveis em alguns *loci*. Espera-se, portanto, que a resposta total e a duração da resposta devam ser reduzidas, caso a seleção seja feita numa pequena população submetida a alta taxa de endogamia.

De acordo com EUCLYDES (1996), aparentemente o BLUP é capaz de localizar indivíduos portadores de *loci* quantitativos “importantes” e fixá-los nos alelos favoráveis. Contudo, durante a fixação de alelos de maiores valores fenotípicos, ocorrem perdas, ou seja, fixações nos alelos desfavoráveis de *loci* de menor importância, mas que, juntos, possuem grande valor. Esse fenômeno parece bastante associado à endogamia. O mesmo autor, citando Belonsky e Kenedy (1988), afirma que o fato de a seleção baseada no BLUP atribuir maior importância às informações da família em seleção considerando características de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) aumenta ainda mais o grau de homozigose.

Conforme descrito no caso da consangüinidade, houve tendência, em todos os valores de razão sexual, à formação daqueles mesmos dois grupos de tipos de acasalamento, ou seja, um constituído pelos tipos com acasalamentos preferenciais de irmãos e o outro, pelos tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos e pelo tipo ao acaso. Ressalta-se que, desta vez, esses grupos estiveram nitidamente mais bem separados do que no estudo da consangüinidade.

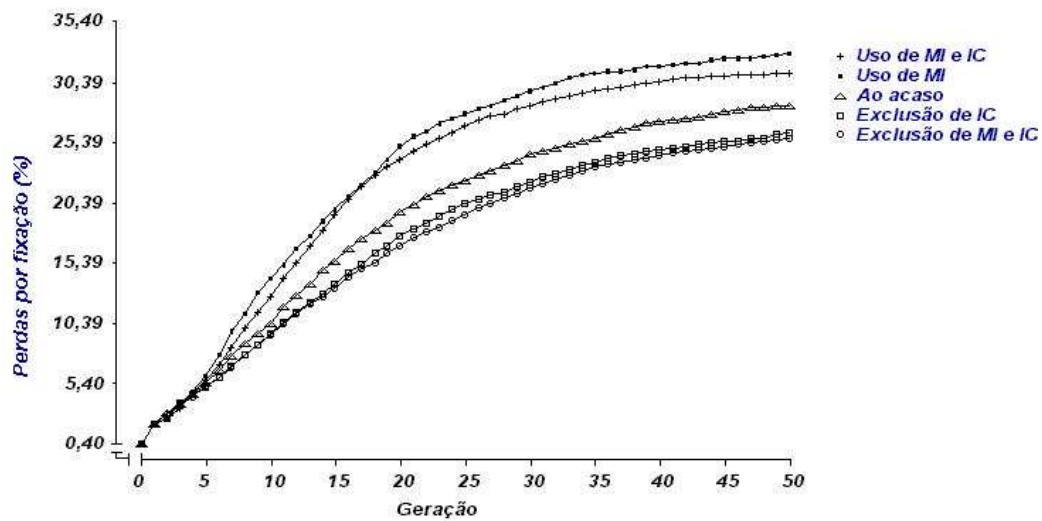


Figura 1.9 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 10$.

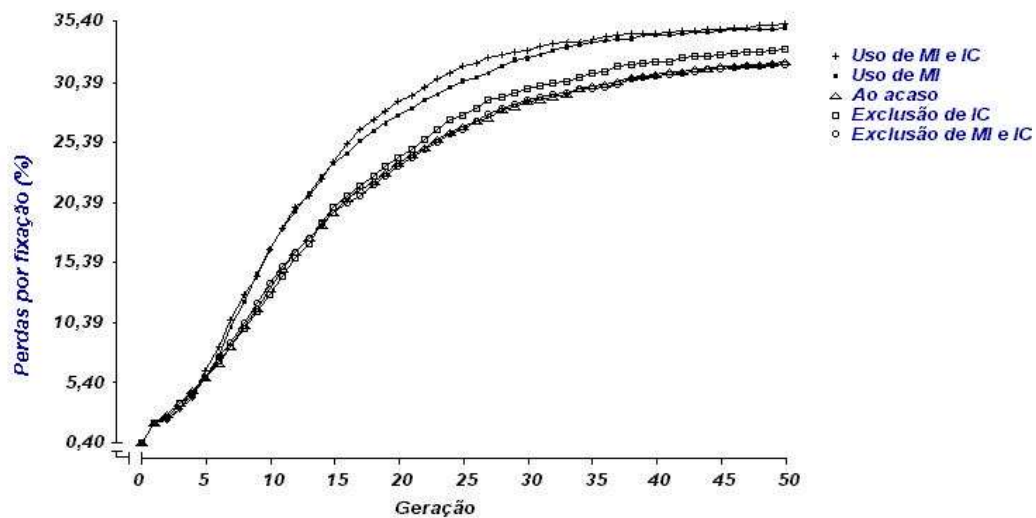


Figura 1.10 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 20$.

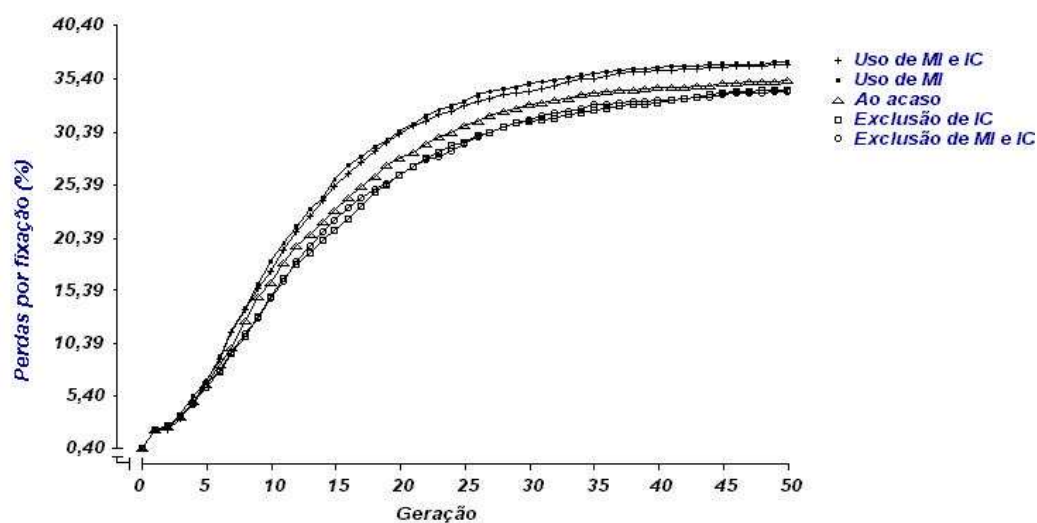


Figura 1.11 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 25$.

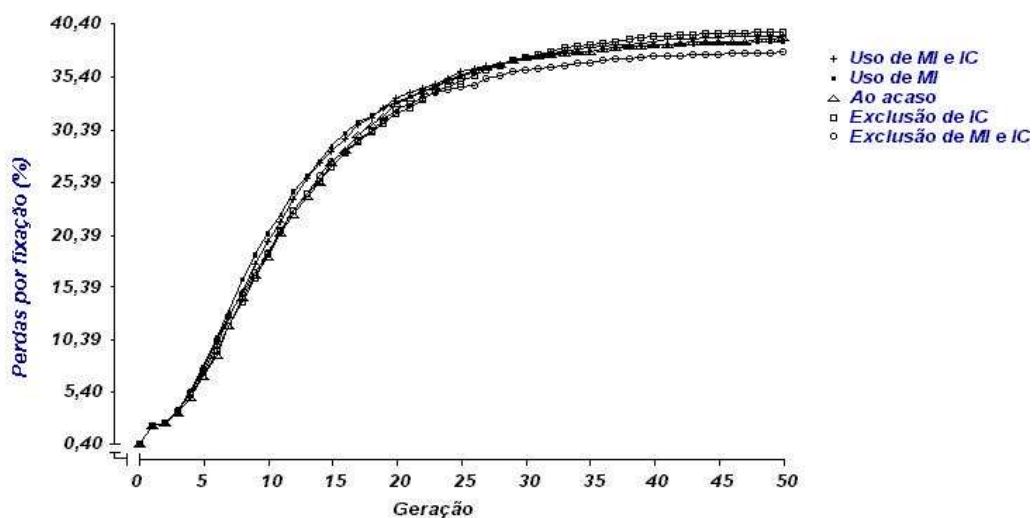


Figura 1.12 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 50$.

De modo geral, as perdas por fixação foram maiores nos tipos de acasalamento preferenciais de irmãos, nos quais se observaram menores valores fenotípicos e maiores valores de consangüinidade. Nos tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos, pelo contrário, as perdas foram menores e, no tipo ao acaso, se mostraram intermediárias muitas vezes. Nesses últimos tipos foram observados, em sua maioria, os melhores resultados de valores fenotípicos e os menores valores de consangüinidade. No entanto, se observou, desde a primeira até, pelo menos, a quinta geração, que todos os tipos de acasalamento proporcionaram perdas iguais, em cada valor de d . Como descrito antes, nesta fase eles não diferiram entre si quanto aos valores fenotípicos.

A partir desse ponto e à medida que o valor de d aumentou, houve aumento na aceleração das taxas de perdas em todos os tipos de acasalamento, no decorrer das gerações, aumentando, conseqüentemente, os valores percentuais de perdas em cada geração. Verificou-se, ainda, gradativa redução nas diferenças entre os tipos, em um mesmo valor de razão sexual.

Nesse sentido, no menor valor de razão sexual ($d = 10$) (Figura 1.9), foram observados maior separação entre grupos e tipos de acasalamento e menores valores de perdas por fixação, ao longo das gerações, em cada tipo de acasalamento. Ressalta-se que esses valores ainda não haviam se estabilizado ao término da seleção e que esses comportamentos se mostraram coerentes com o comportamento descrito anteriormente, em relação à consangüinidade média (Figura 1.5).

Em $d = 50$ (Figura 1.12), pelo contrário, observaram-se em todos os tipos de acasalamento os maiores percentuais de perdas, em todas as gerações, e, conseqüentemente, os maiores valores finais, em torno de 40,4%. Isso está diretamente associado aos mais altos valores de consangüinidade (Figura 1.8) observados em todos os tipos de acasalamento, sem distinção.

Ainda nessa mesma razão sexual, o tipo de acasalamento que excluiu acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos causou menos perdas, a partir da geração de número 25. E o tipo que excluiu acasalamentos entre irmãos completos portou-se como os demais tipos, após essa geração. Esses comportamentos estão de acordo com o que foi observado anteriormente em relação aos valores fenotípicos (Figura 1.4), em que se verificou, a partir da 25ª geração, superioridade daquele primeiro tipo e comportamentos semelhantes no

tipo que excluiu acasalamentos entre irmãos completos e nos tipos ao acaso, bem como naquele com acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos.

Os valores, em percentagem, das perdas por fixação se mostraram estáveis, em todos os tipos de acasalamento, sendo $d = 25$ e $d = 50$ (Figuras 1.11 e 1.12), pelo menos cinco gerações antes do término da seleção, coincidindo, portanto, com o que foi descrito no estudo da consangüinidade média (Figuras 1.7 e 1.8).

Limite da seleção

Os valores referentes a este parâmetro podem ser vistos nas Figuras 1.13, 1.14, 1.15 e 1.16, nos respectivos valores de razão sexual (d): 10, 20, 25 e 50.

Decréscimos não-lineares foram observados, ao longo das gerações, em todos os tipos de acasalamento, em todos os valores de razão sexual.

De acordo com FALCONER (1987), não se espera respostas à seleção indefinidamente. Após determinado número de gerações, todos os alelos favoráveis, que estejam segregando, serão fixados. À medida que os alelos favoráveis se aproximarem da fixação, haverá redução na resposta à seleção, de maneira que, ao cessar a resposta, a população é dita estar no limite da seleção.

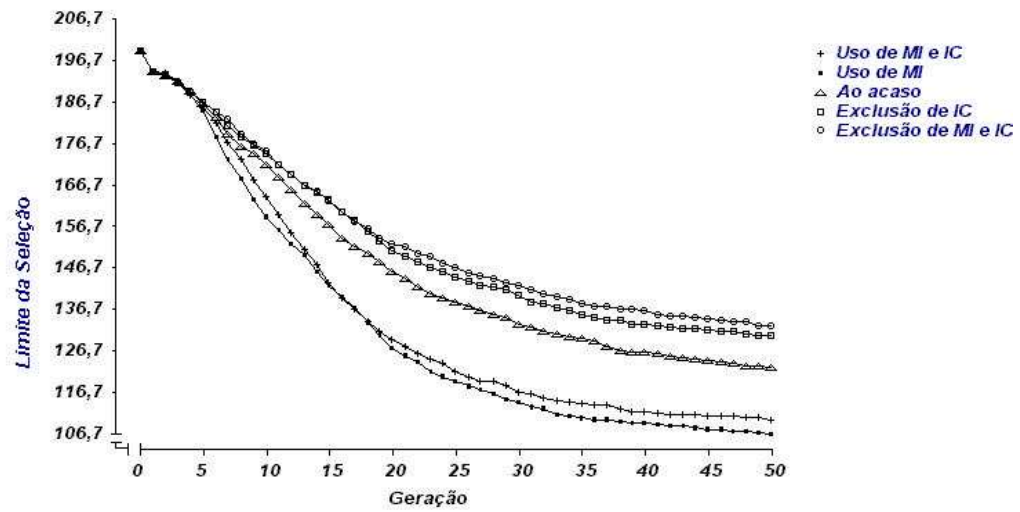


Figura 1.13 - Valores do limite da seleção obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 10$.

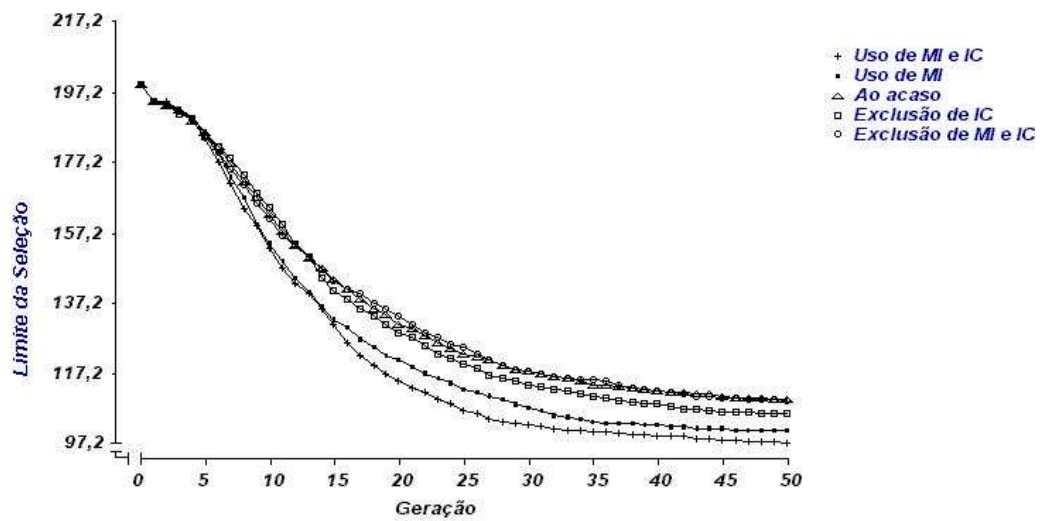


Figura 1.14 - Valores do limite da seleção obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 20$.

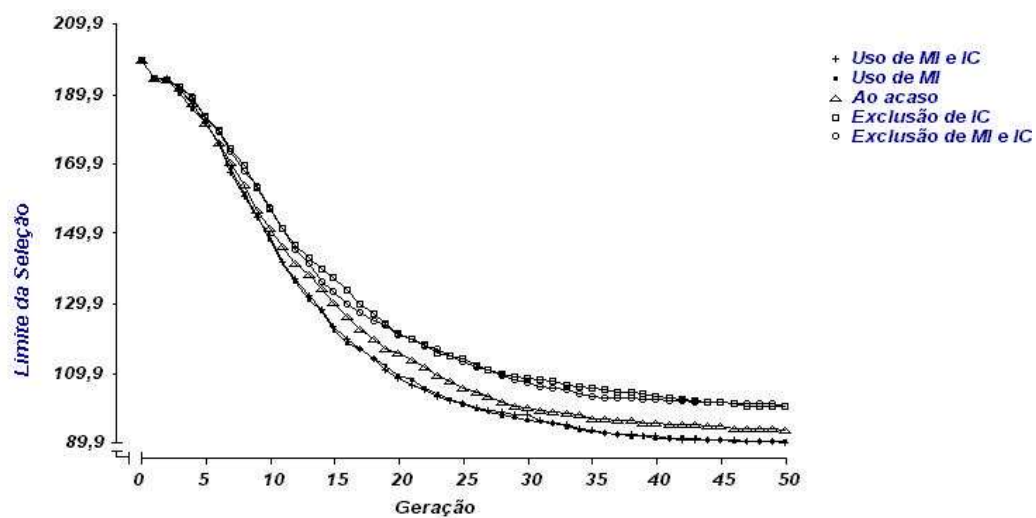


Figura 1.15 - Valores do limite da seleção obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 25$.

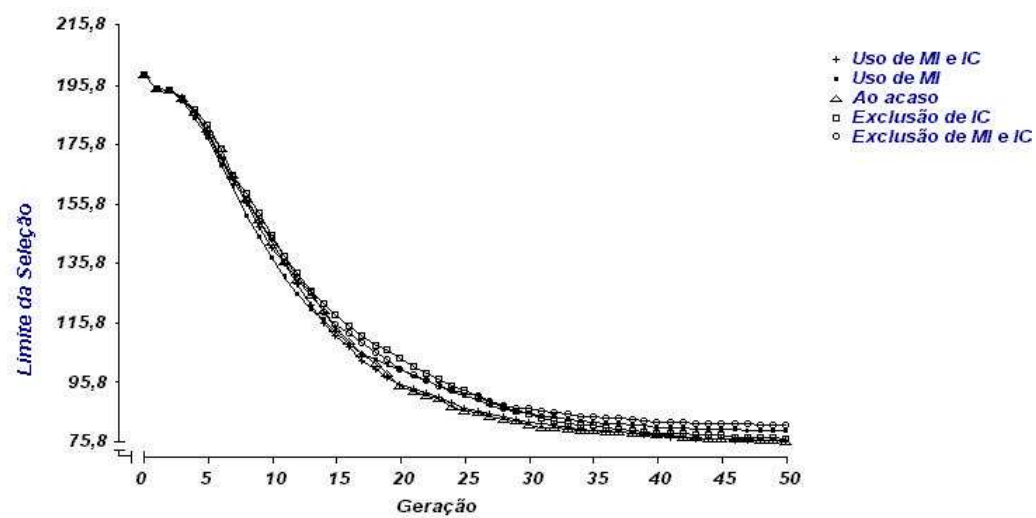


Figura 1.16 - Valores do limite da seleção obtidos pela seleção baseada no BLUP, nos diferentes tipos de acasalamento, sendo $d = 50$.

Foram observados, da primeira até a quinta geração, pelo menos, decréscimos iguais nos diferentes tipos de acasalamento, considerando-se um único valor de d . Comportamento semelhante a esse, porém em sentido inverso, ou seja, de aumento, foi observado com relação aos valores fenotípicos (Figuras 1.1 a 1.4) e de perdas por fixação (Figuras 1.9 a 1.12), os quais também não diferiram nos tipos de acasalamento, em cada valor de d , considerando-se esse intervalo de gerações. Apenas em relação à consangüinidade média, exceto em $d = 50$ (Figura 1.8), observaram-se diferenças entre os tipos de acasalamento, desde o início, principalmente no menor valor de razão sexual (Figura 1.5), como já mencionado.

Ainda referindo-se ao limite, a partir da quinta geração, e à medida que o valor de d aumentou, reduziram-se as diferenças entre os tipos de acasalamento, em um mesmo valor de d . Isso resultou numa gradativa aproximação entre o grupo que melhor controlava a endogamia e aquele grupo menos eficiente no seu controle (foram estabelecidos dois grupos de tipos de acasalamento). Nesse sentido, foram observados aumentos na taxa de decréscimo dos valores do limite, no decorrer das gerações, de forma que, sendo $d = 50$ (Figura 1.16), todos os acasalamentos apresentaram os menores valores, durante a seleção.

Ressalta-se que no limite da seleção houve, em todos os valores de d , completa inversão na ordem dos tipos de acasalamento em relação a perdas por fixação (Figuras 1.9 a 1.12), o que justifica os valores fenotípicos (Figuras 1.1 a 1.4) obtidos a partir da décima geração e também os de consangüinidade média (Figuras 1.5 a 1.8), após a quinta geração.

Assim, em cada valor de d , os valores do limite foram menores nos tipos preferindo acasalamentos de irmãos e maiores nos tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos. O tipo ao acaso apresentou-se, de modo geral, intermediário, contudo, sendo $d = 50$, apresentou os menores valores do limite a partir da 20ª geração, justificando seus valores de fenótipo (Figura 1.4). Da mesma forma que ocorreu com relação à consangüinidade e às perdas por fixação, a tendência à estabilização dos valores desse parâmetro, em todos tipos de acasalamento, foi maior em $d = 25$ (Figura 1.15) e $d = 50$ (Figura 1.16), em torno da geração de número 45.

Esses resultados estão de acordo com os que EISEN (1980) obteve a partir de um estudo com ratos, em programas de seleção em longo prazo. Segundo esse autor, o número de gerações necessárias para se alcançar o limite da seleção e a resposta máxima tendem a aumentar com o aumento do tamanho efetivo da população.

4. CONCLUSÕES

Os tipos de acasalamento que excluíram acasalamentos entre irmãos proporcionaram os melhores resultados de valores fenotípicos, menores valores de consangüinidade e de perdas por fixação de alelos desfavoráveis e maiores valores do limite de seleção, em médio e longo prazo. Contudo, quanto menor a razão sexual, melhor o desempenho de todos os tipos de acasalamento e maior a eficiência destes em controlar aumentos na endogamia, em todas as gerações.

Em tamanhos efetivos de população maiores, a imposição de acasalamentos, evitando acasalamentos entre irmãos, constitui-se numa estratégia capaz de retardar o aparecimento da endogamia, em todas as gerações. Entretanto, os tipos de acasalamento estudados não impediram o aumento e o acúmulo da consangüinidade ao longo das gerações.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BIJMA, P.; WOOLLIAMS, J. A. Prediction of rates of inbreeding in populations selected on best linear unbiased prediction of breeding value. **Genetics**, v. 156, p. 361-373, 2000.
- CABALLERO, A.; SANTIAGO, E. Prediction of effective size of populations under selection and non-random mating. WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 5. **Proceedings...**, v. 19, p. 143-146, 1994.
- CABALLERO, A.; SANTIAGO, E.; TORO, M. A. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. **Animal Science**, v. 62, p. 431-442, 1996.
- EISEN, J. Conclusions from long-term selection experiments with mice. **Journal Series of the North Carolina Agricultural Research Service**. Raleigh, N. C. USA, p. 305-319, 1980.
- EUCLYDES, R. F. **Uso do sistema para simulação Genesys na avaliação de métodos de seleção clássicos e associados a marcadores moleculares**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1996. 149p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, 1996.
- FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 2. impressão, 1987. 279p.
- FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4. ed. London: Longman, 1996.

GRUNDY, B.; CABALLERO, A.; SANTIAGO, E.; HILL, W. G. A note on using biased parameter values and non-random mating to reduce rates of inbreeding in selection programmes. **Animal Production**, v. 59, p. 465-468, 1994.

MEUWISSEN, T. H. E. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. **Journal of Animal Science**, v. 75, n. 4, p. 934-940, 1997.

MEUWISSEN, T. H. E.; LUO, Z. Computing inbreeding coefficients in large populations. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 24, p. 305-313, 1992.

MEUWISSEN, T. H. E.; WOOLLIAMS, J. A. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, p. 1019-1026, 1994.

MUIR, W. M. Genetic selection strategies: computer modeling. **Poultry Science**, v. 76, n. 8, p. 1066-1070, 1997.

QUINTON, M.; SMITH, C. Comparison of evaluation-selection systems for maximizing genetic response at the same level of inbreeding. **Journal of Animal Science**, v. 73, n. 8, p. 2208-2212, 1995.

SANTIAGO, E.; CABALLERO, A. Effective size of populations under selection. **Genetics**, v. 139, p. 1013-1030, 1995.

TORO, M. A.; NIETO, B.; SALGADO, C. A note on minimization of inbreeding in small-scale selection programmes. **Livestock Production Science**, v. 20, p. 317-323, 1988.

TORO, M. A.; PEREZ-ENCISO, M. Optimization of selection response under restricted inbreeding. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 22, p. 93-107, 1990.

VILLANUEVA, B.; WOOLLIAMS, J. A.; SIMM, G. Strategies for controlling rates of inbreeding in adult MOET nucleus schemes for beef cattle. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 26, p. 517-535, 1994.

WANG, J. Effect of excluding sib matings on inbreeding coefficient and effective size of finite diploid populations. **Biometrics**, v. 53, p. 1354-1365, 1997.

WEBER, K. E. Large population size and long-term selection response with rapid mass measurement systems using *Drosophila melanogaster*. In: THE THIRTY-EIGHTH ANNUAL NATIONAL BREEDERS' ROUNDTABLE, St. Louis, Missouri, 1989. 24p.

WOOLLIAMS, J. A. Modifications to MOET nucleus breeding schemes to improve rates of genetic progress and decrease rates of inbreeding in dairy cattle. **Animal Production**, v. 49, p. 1-14, 1989.

SELEÇÃO INDIVIDUAL E SELEÇÃO BASEADA NO BLUP EM POPULAÇÕES DIFERENTES QUANTO AO TIPO DE ACASALAMENTO

RESUMO

Utilizando-se de dados simulados em nível de gene, por meio do sistema GENESYS, foram avaliados os desempenhos da seleção individual e da seleção baseada no BLUP (melhor preditor linear não-viesado), em populações diferindo entre si quanto ao tipo de acasalamento, no decorrer de 50 gerações. Estudou-se uma característica com $h^2 = 0,10$, em populações de 600 indivíduos, correspondendo a seis filhos por casal, por geração. Adotou-se o esquema de acasalamento hierárquico, em todas as populações selecionadas, as quais tiveram a seguinte estrutura de dados: valores de razão sexual (d): 10 e 50; número de machos selecionados por geração (N_m): 10 e 2; tamanhos efetivos de população (N_e): 36,36 e 7,84; intensidade de seleção dos machos (i_m): 2,23 e 2,82, respectivamente. Foram selecionadas 100 fêmeas por geração. Em cada valor de d , formaram-se populações, cada qual para o estudo de um dos seguintes tipos de acasalamento, em todas as gerações: acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos; acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, acasalamentos ao acaso, exclusão de acasalamentos entre irmãos completos e exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos. Os parâmetros avaliados, ao longo das gerações, foram: valores

fenotípicos médios, consangüinidade média, perdas (em percentagem) por fixação de alelos desfavoráveis e limite da seleção. Observou-se que o BLUP, os tipos de acasalamento excluindo acasalamentos entre irmãos e a menor razão sexual, juntos, proporcionaram os melhores resultados de valores fenotípicos em 45 gerações de seleção, desde o início. Nesses tipos de acasalamento, verificou-se também atraso no número de gerações necessárias para se atingir determinado nível de consangüinidade.

INDIVIDUAL SELECTION AND BASED IN BLUP IN DIFFERENT POPULATIONS ACCORDING TO MATING DESIGNS

Summary

Using simulated data, it was evaluated the performance of individual selection and based on the BLUP (best linear unbiased predictor), in populations differing from each other according to the mating design, during the period of fifty generations. The trait had $h^2 = 0,10$, in populations of 600 individuals, corresponding to six offspring by female. Hierarchic mating scheme in all selected populations, was used with the following data structure: mating ratio values (d): 10 and 50; number of selected males by generation in corresponding, (N_m): 10 and 2, population sizes (N_e): 36,36 and 7,84; and male selection intensity (i_m): 2,23 and 2,82 respectively. It was selected 100 females by generation. In each d level, it was formed populations, each one for the studies of a mating design, in all generations: mating allowed to half and full sibs; mating allowed between half sibs, random mating, exclusion of mating among full sibs and exclusion mating to half and full sibs. The parameters evaluated during the generations were: average phenotypic values, average inbreeding, percentage loss by fixation of unfavorable alleles and selection limit. It was observed that the BLUP, the mating designs excluding mating among sibs and the lowest mating ratio all together, provided better phenotypic values results during forty five generations of

selection. For these mating designs was also observed a delay in numbers of generations needed to reach certain inbreeding level.

CAPÍTULO 2

SELEÇÃO INDIVIDUAL E SELEÇÃO BASEADA NO BLUP EM POPULAÇÕES DIFERENTES QUANTO AO TIPO DE ACASALAMENTO

1. INTRODUÇÃO

O problema da endogamia tem se tornado relevante nos últimos tempos, devido à maior importância dada à utilização do BLUP (Henderson, 1963), com o uso do modelo animal, capaz de otimizar respostas genéticas em curto prazo.

De acordo com BLIJM e WOOLLIAMS (2000), o BLUP é um procedimento que vem sendo utilizado, com muita frequência, em diversas áreas, embora tenha sido desenvolvido no contexto de programas de melhoramento animal. Esses autores relatam seu emprego, recentemente, em estudos de melhoramento vegetal (Kerr, 1998) e sua introdução no melhoramento de peixes (Gjøen e Gjerde, 1998).

Justifica, ainda, o seu uso em situações de grande volume e complexidade das informações de *pedigree*, o fato de utilizar, ao estimar o valor genético de um indivíduo, todas as informações disponíveis de seus parentes, de forma otimizada, o que confere à seleção maior acurácia (LYNCH e WALSH, 1998). No entanto, a obtenção de maiores respostas no menor intervalo de tempo, utilizando-se de todas as informações disponíveis, geralmente, conduz a aumentos na taxa de endogamia, de forma que se torna necessário um balanço entre resposta à seleção em curto e em longo prazo.

A redução da endogamia apresenta como vantagens melhor uso da variabilidade genética disponível na população-base e diminuição na depressão causada por endogamia com relação à característica considerada na seleção. Além disso, pode haver diminuição na depressão para as características adaptativas. Vale a pena ressaltar que essa depressão pode representar, no presente, a mais séria restrição ao aumento na consangüinidade, em populações submetidas à seleção (MEUWISSEN e WOOLLIAMS, 1994; BRISBANE e GIBSON, 1995).

Segundo SANCHEZ et al. (1999), é possível utilizar melhor a variabilidade genética existente numa população, por meio dos esquemas de seleção atuais, e, dessa forma, reduzir a taxa de consangüinidade e a depressão por endogamia, sem prejuízos ao progresso genético.

TORO et al. (1988), simulando vários esquemas de acasalamento, chamaram atenção para o fato de que, se as informações de *pedigree* estão disponíveis, por exemplo, para avaliações genéticas utilizando-se o BLUP, então, é mais que oportuno utilizá-las para planejar esquemas de acasalamento que reduzam a endogamia em populações finitas.

Nesse sentido, inúmeros trabalhos têm sido feitos associando métodos de seleção e tipos de acasalamento, a fim de otimizar os ganhos genéticos e, principalmente, de tentar minimizar os efeitos da endogamia ao longo das gerações.

Ainda nesse contexto, QUINTON et al. (1992) ressaltaram que, em sua maioria, as comparações entre os diferentes métodos de seleção têm sido feitas com o mesmo número de pais selecionados, e utilizando-se esquemas de acasalamento que originem nível baixo e aceitável de endogamia. Esses autores sugeriram comparar métodos de seleção no mesmo nível de endogamia, a fim de permitir mais intensa seleção (poucos machos selecionados) em métodos de menor acurácia.

Assim, os objetivos deste estudo foram:

- 1) avaliar o desempenho dos métodos de seleção individual e baseada no BLUP, em populações diferentes, pelos valores de razão sexual, na seleção em longo prazo; e

2) estudar o desempenho desses métodos de seleção em populações cujos reprodutores selecionados foram acasalados, a cada geração, de acordo com um dos tipos de acasalamento propostos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Simulação dos dados

Os dados utilizados neste estudo foram obtidos a partir do programa de simulação GENESYS, desenvolvido para o compilador FORTRAN.

Esse sistema trabalha em nível de gene e é capaz de simular genomas complexos o suficiente para possibilitar o estudo de correlações entre características, a avaliação de diferentes metodologias de seleção e de pressuposições matemáticas etc.

2.2. Simulação do genoma

O genoma fundador, a partir do qual se obtiveram todas as populações necessárias, possuiu as seguintes características: 20 pares de cromossomos autossômicos, de tamanhos aleatórios e cujo comprimento total foi de 4.000 centimorgans; 250 *loci* quantitativos e dialélicos aleatoriamente distribuídos pelos cromossomos; inexistência de cromossomos sexuais; efeitos aditivos dos genes simulados segundo a distribuição normal; ausência de interações do tipo não-aditivas entre os genes; frequências gênicas iniciais iguais em ambos os sexos; efeitos fixos de sexo e outro com dez classes ou níveis; efeitos de ambiente não controláveis simulados conforme distribuição normal; e valor inicial médio de

0,50 para as frequências dos *loci* quantitativos, simulado segundo distribuição uniforme.

Estudou-se uma única característica quantitativa de herdabilidade baixa ($h^2 = 0,10$).

2.2.1. Populações simuladas

2.2.1.1. População-base

Foi simulada apenas uma população-base, correspondente ao valor baixo de herdabilidade ($h^2 = 0,10$), sendo constituída de 1.000 indivíduos, dos quais 500 eram machos e 500, fêmeas.

Os animais desta população foram obtidos por partenogênese, pois, desde a formação dos gametas até a definição do sexo dos zigotos, todos os processos envolvidos foram inteiramente aleatórios. Então, pôde-se considerar como nulo o grau de parentesco entre os indivíduos.

2.2.1.2. População inicial

Depois de formada a população-base, simulou-se a população inicial ou população da geração zero, iniciando-se o parentesco entre os indivíduos.

Esta população teve início a partir da seleção e do acasalamento ao acaso entre dez machos e 100 fêmeas, sendo produzidos oito filhos por casal, o que resultou numa população de 800 descendentes.

Os indivíduos desta população produziram gametas à semelhança do que ocorre numa população real, por meio de um processo denominado por EUCLYDES (1996) “caminhada cromossômica”, que simula a ocorrência ou não de “*crossing-over*” e, portanto, considera as segregações mendelianas. Após a gametogênese, iniciava-se a zigotogênese.

2.2.1.3. Populações selecionadas

Obtida a população inicial, os animais foram selecionados por meio da seleção individual e da seleção baseada no BLUP, utilizando-se o modelo animal, considerando os efeitos fixos de sexo e daquele com 10 classes, além dos efeitos aleatórios de animal e ambiente no modelo estatístico. A seleção com base no BLUP utilizou as informações de *pedigree* referentes às três últimas gerações, contidas na matriz de parentesco.

As populações selecionadas tiveram tamanho de 600 indivíduos por geração, o que corresponde a seis filhos por casal, e a seleção ocorreu ao longo de 50 gerações consecutivas, com 20 repetições por geração, para reduzir os efeitos da oscilação genética.

2.3. Estrutura das populações

O esquema adotado de acasalamento entre os reprodutores escolhidos para pais da geração seguinte, em cada geração, foi o do tipo hierárquico, no qual um reprodutor é acasalado com mais de uma fêmea, assegurando assim a existência de famílias de meios-irmãos.

Utilizando-se desse esquema, estabeleceram-se duas diferentes razões sexuais (d): 10 e 50, para as quais foram selecionados os respectivos números de machos (N_m): 10 e 2, por geração. O número de fêmeas selecionadas (N_f), de 100, foi mantido constante em todas as gerações. Essa estrutura encontra-se no Quadro 2.1.

Quadro 2.1 – Estrutura das populações

d^1	N_m^2	p_m^3	i_m^4	N_f^5	p_f^6	i_f^7	N_e^8
10	10	0,0333	2,227	100	0,333	1,091	36,363

50	2	0,0066	2,820	100	0,333	1,091	7,843
----	---	--------	-------	-----	-------	-------	-------

1: valor de razão sexual; 2: número de machos selecionados; 3: proporção de machos selecionados; 4: intensidade de seleção aplicada aos machos; 5: número de fêmeas selecionadas; 6: proporção de fêmeas selecionadas; 7: intensidade de seleção aplicada às fêmeas; e 8: tamanho efetivo da população.

Calculou-se o tamanho efetivo de população, com base na fórmula proposta por

Wright (1931), citado por FALCONER (1987): $\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$.

Em cada valor de razão sexual, formaram-se populações, cada qual para o estudo de um tipo de acasalamento, no decorrer de todas as gerações. Ao todo, foram efetuados cinco diferentes tipos de acasalamento: acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, acasalamentos ao acaso, acasalamentos excluindo irmãos completos e acasalamentos excluindo meios-irmãos e irmãos completos.

2.4. Parâmetros avaliados

Os parâmetros utilizados na avaliação dos desempenhos dos métodos de seleção em cada valor de razão sexual, em todas gerações, foram os seguintes: valores fenotípicos médios, consangüinidade média, perdas, em percentagem, por fixação de alelos desfavoráveis e limite da seleção.

Para o estudo desses parâmetros, foram consideradas todas as fórmulas e definições apresentadas no capítulo precedente.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Valores fenotípicos médios

Nas Figuras 2.1 a 2.5, são apresentados os valores fenotípicos médios das populações, em cada um dos tipos de acasalamento entre os reprodutores selecionados por meio da seleção individual (SI) e da seleção baseada no BLUP, em dois valores de razão sexual (d): 10 e 50, ou, ainda, dois tamanhos efetivos de população (N_e): 36,36 e 7,84, durante 50 gerações consecutivas.

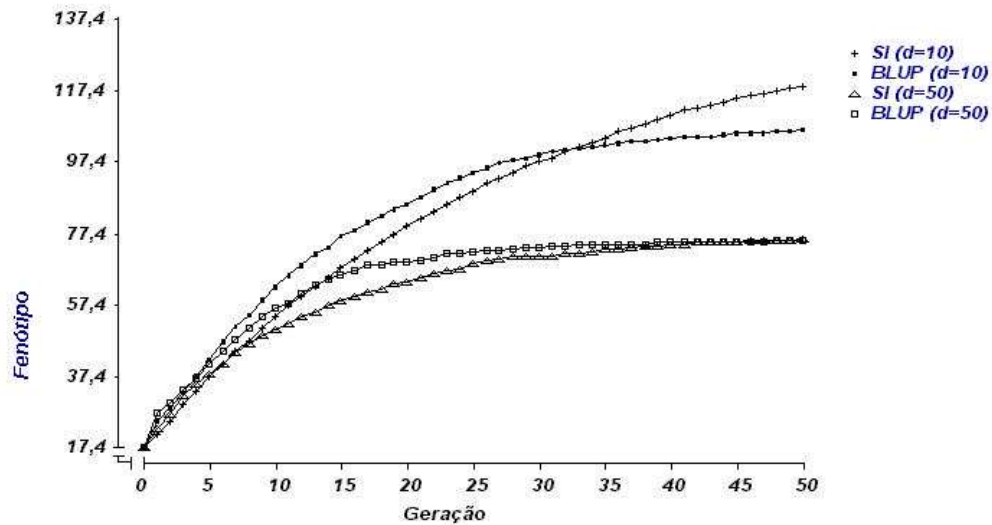


Figura 2.1 - Valores fenotípicos médios em acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

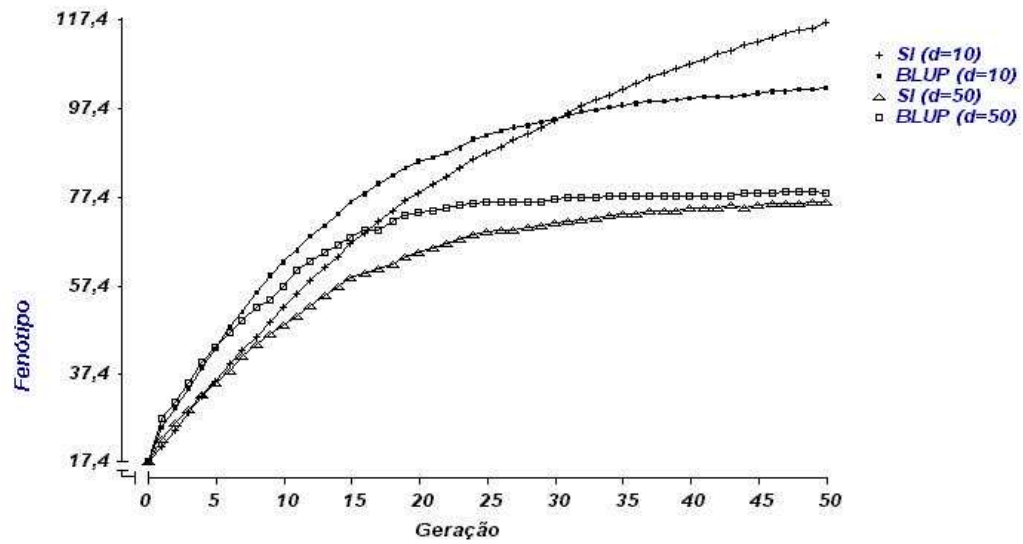


Figura 2.2 - Valores fenotípicos médios em acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

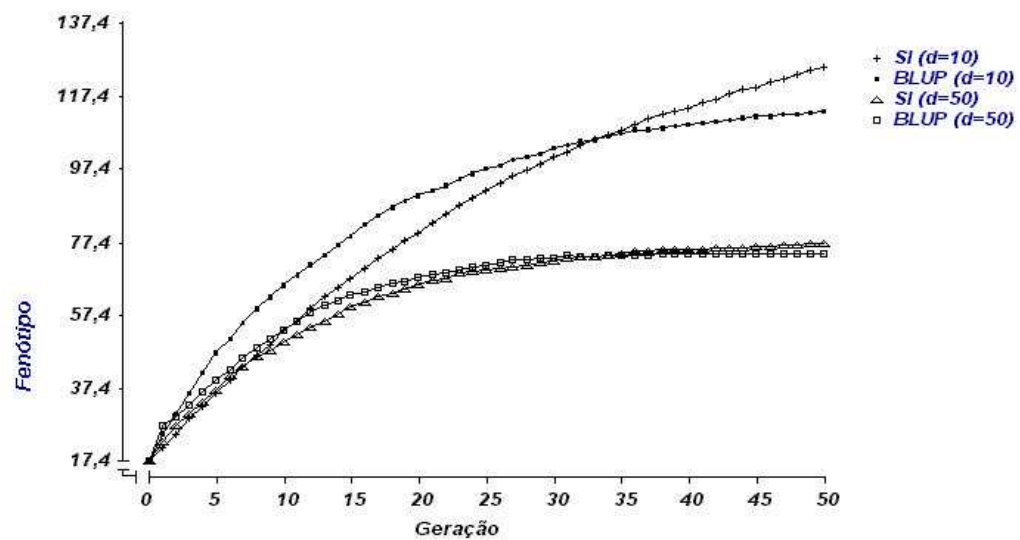


Figura 2.3 - Valores fenotípicos médios em acasalamentos ao acaso, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

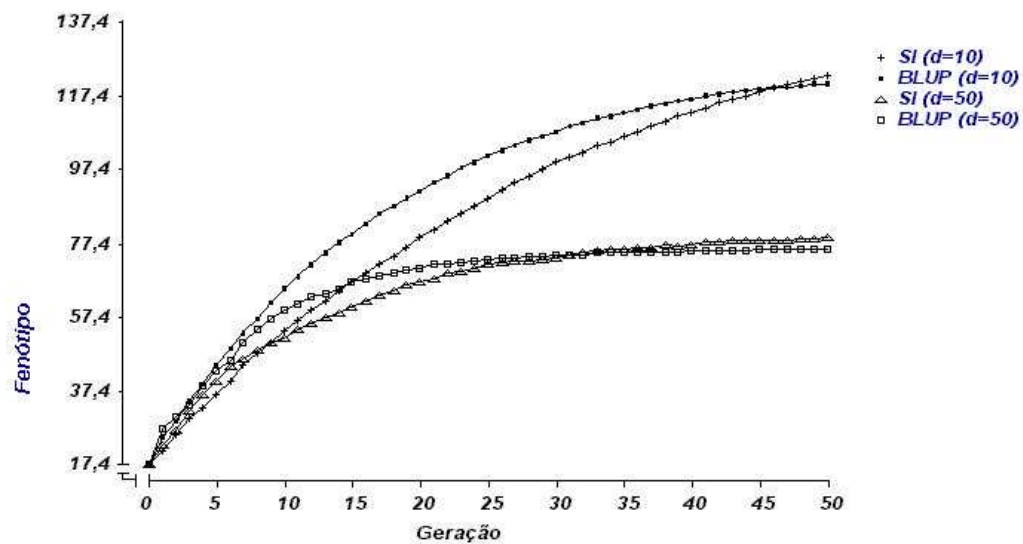


Figura 2.4 - Valores fenotípicos médios em exclusão de acasalamentos entre irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

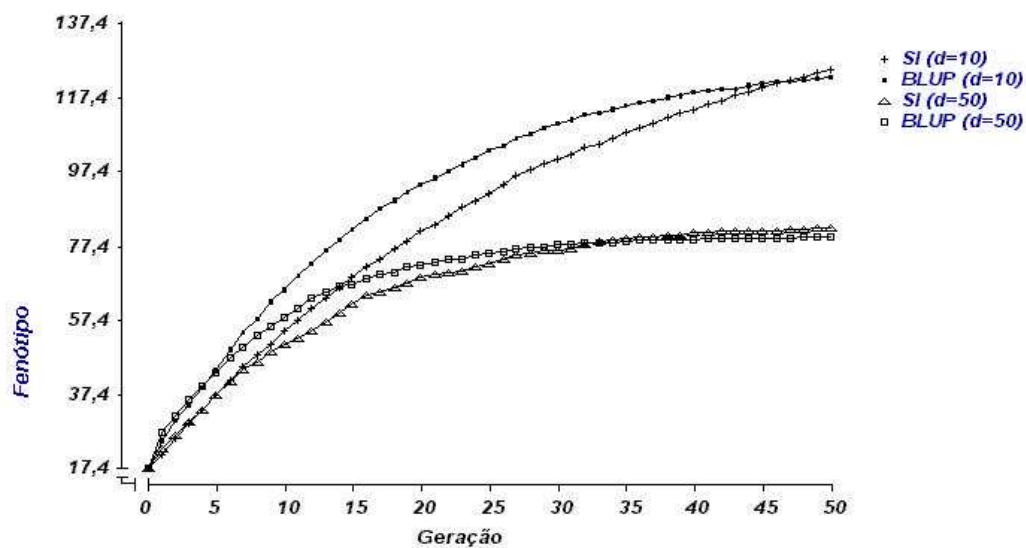


Figura 2.5 - Valores fenotípicos médios em exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

Em todos os tipos de acasalamento e em todas as combinações entre métodos de seleção e razões sexuais, observaram-se aumentos nos valores fenotípicos médios, no decorrer das gerações. Esperava-se que isso ocorresse, uma vez que, na seleção artificial, ao se escolher os melhores indivíduos para reprodutores, a cada geração, é permitido ganho genético cumulativo.

Observa-se, da primeira até, pelo menos, a décima geração, que os maiores valores fenotípicos foram obtidos pelo BLUP, independentemente do valor de razão sexual, em todos os tipos de acasalamento. Nesse intervalo, observou-se, ainda, a superioridade do BLUP em $d = 10$ com relação ao BLUP em $d = 50$, após as cinco primeiras gerações.

Por volta da décima quinta geração, um pouco antes, no acasalamento ao acaso (Figura 2.3), a SI em $d = 10$ superou o BLUP em $d = 50$. A partir desse ponto, houve maior separação entre os valores de razão sexual, sendo os maiores valores fenotípicos observados em $d = 10$, sempre, e os menores, em $d = 50$, considerando-se todos os tipos de acasalamento. Isso era esperado, já que o menor valor de razão sexual ($d = 10$) correspondeu também ao maior tamanho efetivo de população ($N_e = 36,36$). Ressalta-se, porém, que a seleção baseada no BLUP continuou superior à SI, em cada valor de d , até pelo menos 30 gerações a partir da primeira.

A seleção baseada no BLUP aumenta a acurácia das avaliações genéticas, o que torna mais eficiente a escolha dos melhores indivíduos para a reprodução, visto que são utilizadas todas as informações disponíveis de parentes dos candidatos à seleção, de forma a se otimizar a resposta genética em curto prazo (VERRIER et al., 1993). Essa eficiência é ainda maior quando as características consideradas na seleção apresentam baixa herdabilidade (CABALLERO et al., 1996).

Um fato a ser considerado, neste estudo, é que a seleção individual foi praticada considerando-se uma característica de baixa herdabilidade, para a qual este método não teria tanta eficácia em prever o valor genético do indivíduo como para característica de alta herdabilidade. Segundo Lush (1945), citado por EUCLYDES (1996), quando a característica considerada na seleção possui herdabilidade moderada ou baixa, preditores

que incorporem informações de parentes, como o índice de seleção e o BLUP, podem aumentar, significativamente, a resposta à seleção.

Quando se efetuou a comparação entre os tipos de acasalamento, observou-se que os tipos excluindo acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.4 e 2.5) proporcionaram, de modo geral, maior aumento nos valores fenotípicos, sobretudo, para o BLUP em $d = 10$, no decorrer das gerações. Nesses tipos de acasalamento, o BLUP em $d = 10$ manteve-se superior à SI em $d = 10$, por, pelo menos, dez gerações mais, quando comparado aos outros tipos. Esse fato pareceu estar relacionado não apenas à maior acurácia dessa metodologia de seleção, mas principalmente à própria natureza desses acasalamentos em limitar aumentos na consangüinidade dos descendentes.

Ainda com relação aos tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos, observaram-se pequenos aumentos nos valores do fenótipo no maior valor de razão sexual ($d = 50$), que foram, contudo, mais significativos para a SI, que então superou o BLUP, a partir da geração de número 35.

Nos tipos de acasalamento preferindo acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.1 e 2.2), foram observados menores valores fenotípicos, no decorrer das gerações, conforme esperado, principalmente em relação à menor razão sexual ($d = 10$). Entretanto, em $d = 50$, o BLUP forneceu o melhor resultado de fenótipo no tipo de acasalamento preferindo acasalamentos entre meios-irmãos (Figura 2.2), em que permaneceu superior à SI, em todas as gerações.

O tipo de acasalamento ao acaso (Figura 2.3) apresentou os piores resultados de valores fenotípicos para o BLUP em $d = 50$, desde o início até a geração de número 25, após o que tendeu a se comportar como os tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos, sendo $d = 50$. Em relação ao menor valor de d ($d = 10$), esse tipo apresentou-se mais parecido com os tipos preferindo acasalamentos entre irmãos.

Ressalta-se ainda, que os valores fenotípicos para a combinação BLUP ($d = 50$) se mostraram estabilizados a partir da 30ª geração de seleção, em todos os tipos de acasalamento.

Consangüinidade média

Os valores da consangüinidade média encontram-se nas Figuras 2.6 a 2.10 e referem-se às populações submetidas a cada um dos mesmos tipos de acasalamento estudados com relação ao valor fenotípico, e naquela mesma seqüência, durante 50 gerações de seleção individual e de seleção baseada no BLUP.

Observa-se, pelas figuras, que houve aumentos nos valores da consangüinidade, no decorrer das gerações, em todos os tipos de acasalamento e possíveis combinações entre métodos de seleção e razões sexuais.

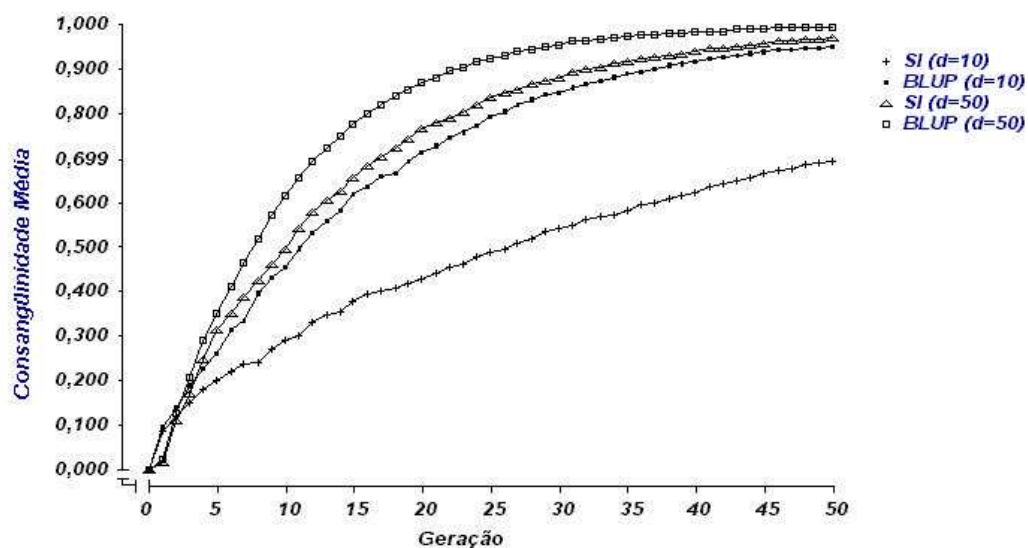


Figura 2.6 - Valores da consangüinidade média em acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

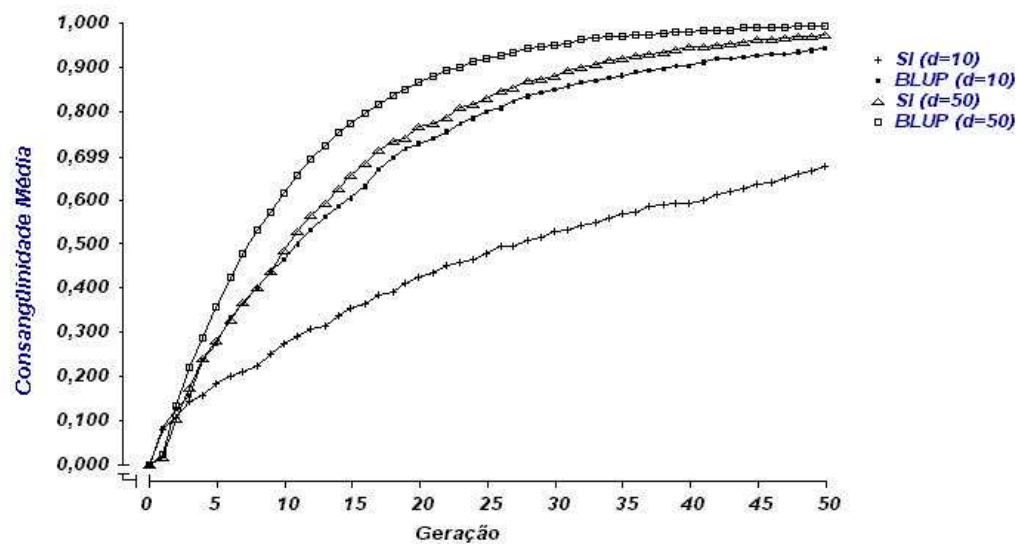


Figura 2.7 - Valores da consangüinidade média em acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

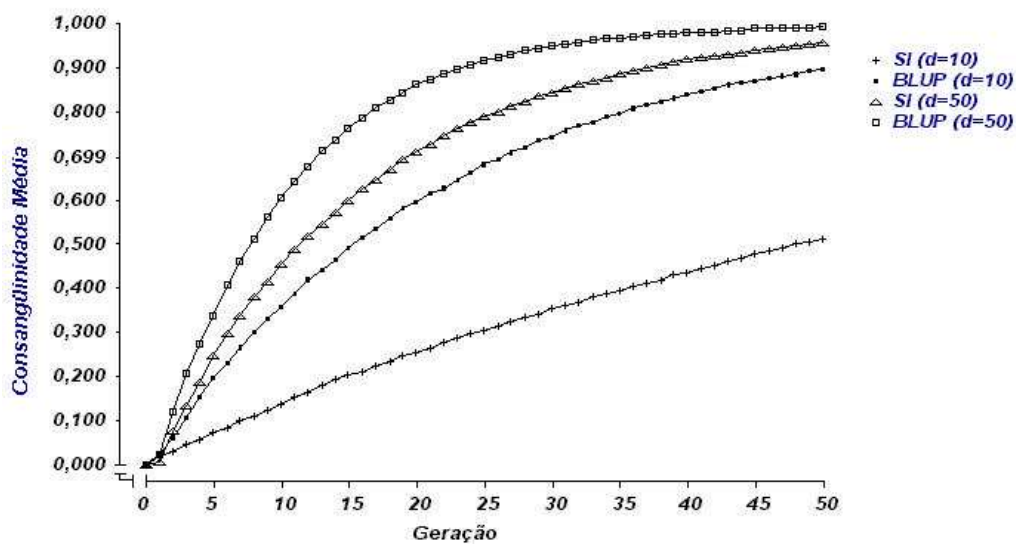


Figura 2.8 - Valores da consangüinidade média em acasalamentos ao acaso, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

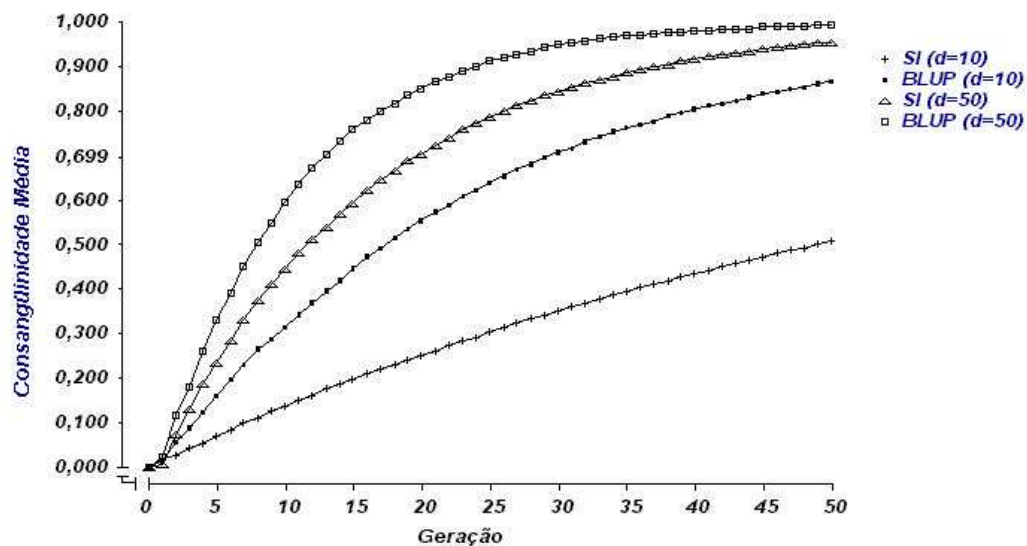


Figura 2.9 - Valores da consangüinidade média em exclusão de acasalamentos entre irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

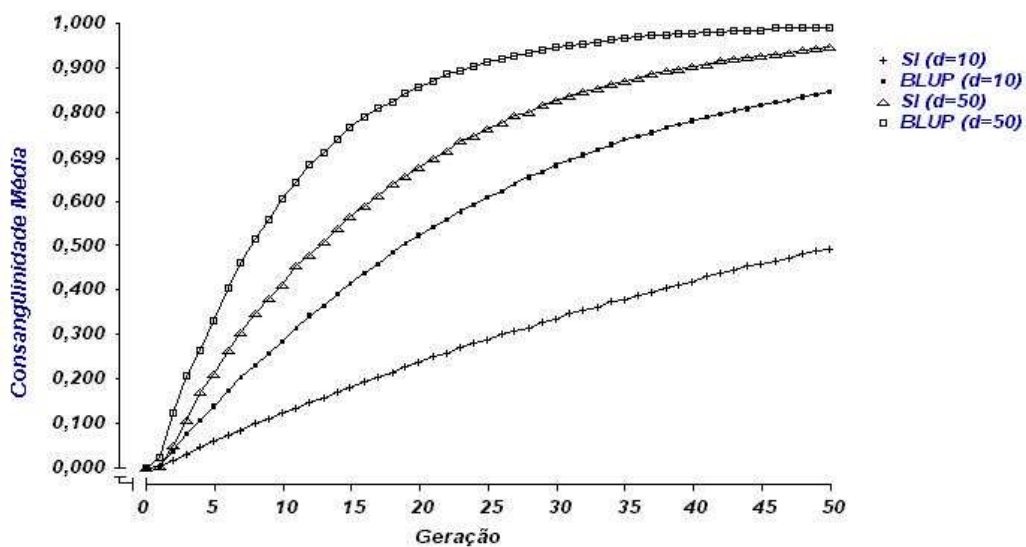


Figura 2.10 - Valores da consangüinidade média em exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

As taxas de aumento foram maiores nos tipos de acasalamento preferindo acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.6 e 2.7), nos quais se observaram os maiores valores da consangüinidade, ao longo das gerações, considerando-se todas as combinações, exceto BLUP em $d = 50$, que não diferiu entre os diferentes tipos de acasalamento. Esperava-se que isso ocorresse, pois esses acasalamentos foram restritos a indivíduos que apresentavam elevados graus de parentesco, aumentando, conseqüentemente, o coeficiente de endogamia de sua progênie. Conforme verificado anteriormente, nesses tipos de acasalamento as populações apresentaram os menores valores para o fenótipo (Figuras 2.1 e 2.2).

Os tipos que melhor controlaram aumentos na consangüinidade, em curto e médio prazo, foram os que excluíram acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.9 e 2.10), conforme esperado, nos quais as populações apresentaram os maiores valores fenotípicos (Figuras 2.4 e 2.5). Também WANG (1997), estudando seleção ao acaso, mostrou que evitar acasalamentos entre irmãos resulta em menor coeficiente de endogamia em qualquer geração.

Observou-se que, nesses tipos de acasalamento, o controle da endogamia foi mais efetivo no menor valor de razão sexual ($d = 10$) e teve maior efeito sobre os resultados de valores fenotípicos obtidos pelo BLUP. Conforme visto anteriormente, no estudo do fenótipo, o BLUP em $d = 10$ permaneceu superior à SI em $d = 10$, por maior número de gerações, nesses tipos de acasalamento (Figuras 2.4 e 2.5), se comparados aos demais tipos.

O tipo de acasalamento ao acaso (Figura 2.8) foi menos eficiente do que esses últimos, principalmente no controle da endogamia provocada pelo BLUP em $d = 10$, justificando, assim, o fato de ter se comportado como os tipos preferindo acasalamentos entre irmãos, em relação aos valores fenotípicos, no menor valor de razão sexual.

Quanto aos métodos de seleção, observa-se que o BLUP causou maior valor de consangüinidade, durante todas as gerações, em cada valor de d , embora tenha proporcionado, desde o início, maiores desempenhos fenotípicos. Esse fato fez com que, no decorrer das gerações, o BLUP fosse superado pela seleção individual, quanto aos valores de fenótipo.

KUHLERS et al. (1992) avaliando dados simulados de 7.200 rebanhos de suíno, selecionados ao longo de 10 anos pela seleção individual e pela seleção baseada no BLUP, constataram que a seleção baseada no BLUP acarretou 72, 36 e 12% de aumento no ganho genético para as herdabilidades de 0,10; 0,30; e 0,60, respectivamente, se

comparada à seleção individual, após os 10 anos. Porém, a endogamia aumentou de 20 a 52% mais rapidamente.

EUCLYDES (1996), por sua vez, relatou melhor desempenho do BLUP até 25 gerações de seleção, quando este foi superado pela seleção individual, por ter provocado aumento acentuado da endogamia e, conseqüentemente, reduzido a variância genética aditiva.

Também QUINTON et al. (1992), utilizando dados simulados, mostraram que, em níveis baixos a moderados de endogamia, a seleção individual produziu maiores respostas genéticas do que o BLUP, o qual, na verdade, resultou em maiores respostas, mas, em contrapartida, elevou os níveis de endogamia.

No menor valor de razão sexual ($d = 10$), as diferenças de consangüinidade entre os métodos de seleção foram muito mais acentuadas do que na maior razão ($d = 50$), ao longo das gerações. De certa forma, esse resultado correspondeu à tendência observada de maiores diferenças entre os métodos de seleção, quanto aos valores fenotípicos obtidos no menor valor de d . Isso se deve ao fato de a maior razão sexual exprimir, por si própria, maior taxa de endogamia no processo de seleção, uma vez que ela apresenta a maior intensidade de seleção aplicada aos machos e, também, o menor tamanho efetivo de população. Dessa forma, seu efeito teria sido mais importante do que o dos métodos de seleção na determinação dos níveis de endogamia nas populações.

Resultados semelhantes foram citados por IEIRI et al. (1997), que simulando rebanhos fechados de suíno, submetidos à seleção individual e à seleção baseada no BLUP, obtiveram os maiores valores para incrementos de consangüinidade em alta intensidade de seleção. De acordo com WANG (1997), em estudos de seleção ao acaso, a eficiência relativa dos tipos de acasalamento excluindo acasalamentos entre irmãos sobre o tamanho efetivo depende apenas da razão sexual da população.

Verificou-se que, independentemente do tipo de acasalamento praticado, a partir da geração de número 25, a consangüinidade média já tinha ultrapassado 50% em todas as possíveis combinações, exceto na SI em $d = 10$. Nessas combinações, pôde-se observar valores de consangüinidade muito altos, de quase 100% ao final das gerações de seleção.

Entretanto, ao se fixar um valor qualquer para o nível de consangüinidade, percebeu-se que os tipos de acasalamento diferiram entre si quanto ao número de gerações necessárias para se atingir esse valor. Assim, verificaram-se maiores atrasos, em número de gerações, nos tipos que melhor controlaram aumentos na endogamia.

Dessa forma, escolhendo-se arbitrariamente um valor de $F = 0,30$, foram observados os seguintes atrasos (Quadro 2.2) para se alcançar esse valor.

Quadro 2.2 - Número de gerações necessárias para se atingir o valor de $F = 0,30$ em todos os tipos de acasalamento, considerando-se todas as possíveis combinações entre os métodos de seleção e as razões sexuais

Tipos de acasalamento	Métodos de Seleção			
	SI		BLUP	
	d = 10	d = 50	d = 10	d = 50
Preferindo acasalamentos de MI e IC	10,6	4,8	5,6	4,0
Preferindo acasalamentos entre MI	11,2	5,0	5,0	4,0
Ao acaso	23,8	5,8	8,0	4,0
Excluindo acasalamentos entre IC	24,0	6,5	9,5	4,5
Excluindo acasalamentos de MI e IC	26,0	7,0	10,5	4,5

MI: meios-irmãos; IC: irmãos completos; e d: razão sexual.

Quando os tipos de acasalamento que melhor controlaram a endogamia foram comparados aos tipos preferindo acasalamentos entre irmãos, observaram-se atrasos muito mais significativos no menor valor de razão sexual e, sobretudo, na seleção individual. Segundo CABALLERO et al. (1996), evitar acasalamentos endogâmicos tem efeito permanente e cumulativo na redução da endogamia em populações submetidas à seleção individual. Vale destacar que, em níveis mais elevados de consangüinidade, esses atrasos se tornam ainda maiores.

Também TORO e PÉREZ - ENCISO (1990), estudando três diferentes tipos de acasalamento por meio de simulação, empregaram a seleção baseada num índice que reunia informações do próprio indivíduo e de seus irmãos, durante cinco gerações de seleção. Obtiveram o que chamaram de “substancial” redução na consangüinidade, utilizando acasalamentos entre os indivíduos selecionados de mínimo parentesco. Ressaltaram, ainda, que essa redução foi devida, sobretudo, ao atraso de uma geração no aparecimento da endogamia.

LEITCH et al. (1994) simularam um programa de melhoramento fechado, em que utilizaram a seleção individual e a baseada no BLUP, para avaliar o efeito de se evitar acasalamentos entre parentes na restrição da endogamia, considerando-se quatro tipos de acasalamento. Concluíram que evitar os acasalamentos entre irmãos completos reduziu de forma significativa a endogamia. Resultado semelhante foi descrito por GJERDE et al. (1996), no contexto do melhoramento de peixes com dados simulados, utilizando a seleção individual e limitando a taxa de endogamia em níveis aceitáveis.

Wright (1951) ressaltou, entretanto, que os métodos de acasalamento têm relativamente pequenos efeitos sobre a endogamia e o tamanho efetivo de população, de maneira que evitar acasalamentos entre parentes próximos, como entre irmãos completos, apenas atrasa o primeiro incremento de endogamia, mas muito pouca redução se consegue em suas taxas subseqüentes (WANG, 1997).

Por sua vez, Toro e Silió (1992), citados por WRAY e GODDARD (1994), afirmaram ser evidente que os tipos de acasalamento afetam a endogamia na geração seguinte, mas, em geral, eles são de menor importância do que o critério de seleção no controle da resposta em longo prazo. De acordo com WRAY e GODDARD (1994), apesar disso, alguns benefícios em limitar a endogamia, e, particularmente, suas variações, podem ser obtidos pela escolha apropriada dos casais.

Perdas por fixação de alelos desfavoráveis

As Figuras 2.11 a 2.15 mostram os valores, em percentagem, de perdas por fixação de alelos desfavoráveis, referentes à mesma seqüência de tipos de acasalamento citada no estudo da consangüinidade.

Observa-se, de modo geral, que houve aumentos nas taxas percentuais de perdas, no decorrer das gerações, em todas as combinações entre métodos de seleção e razões sexuais estudadas, em todos os tipos de acasalamento.

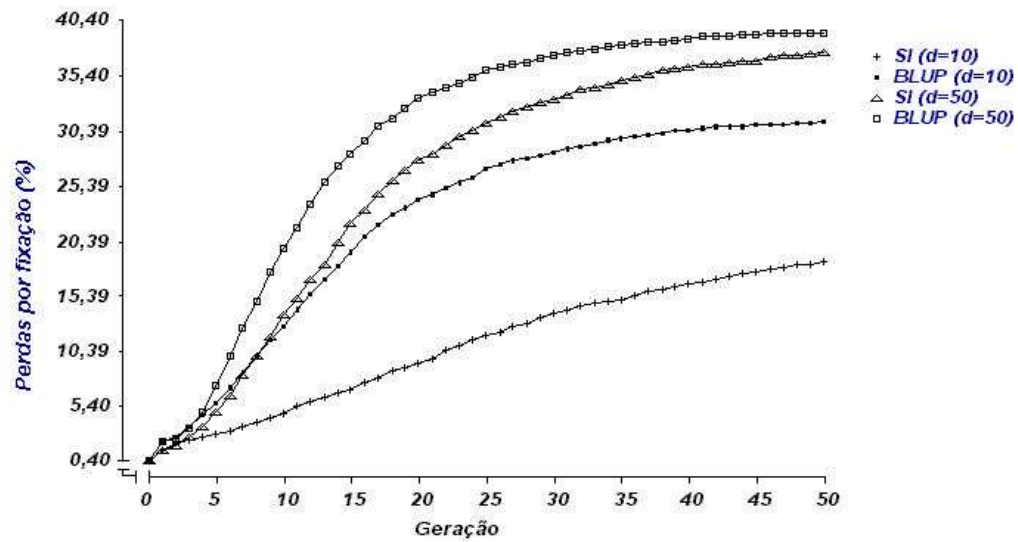


Figura 2.11 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis em acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

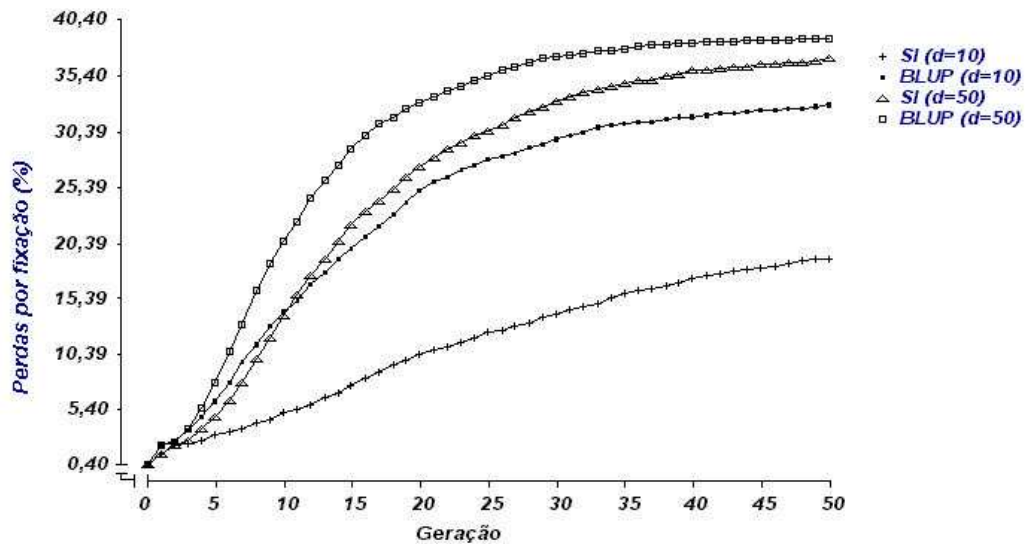


Figura 2.12 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis em acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

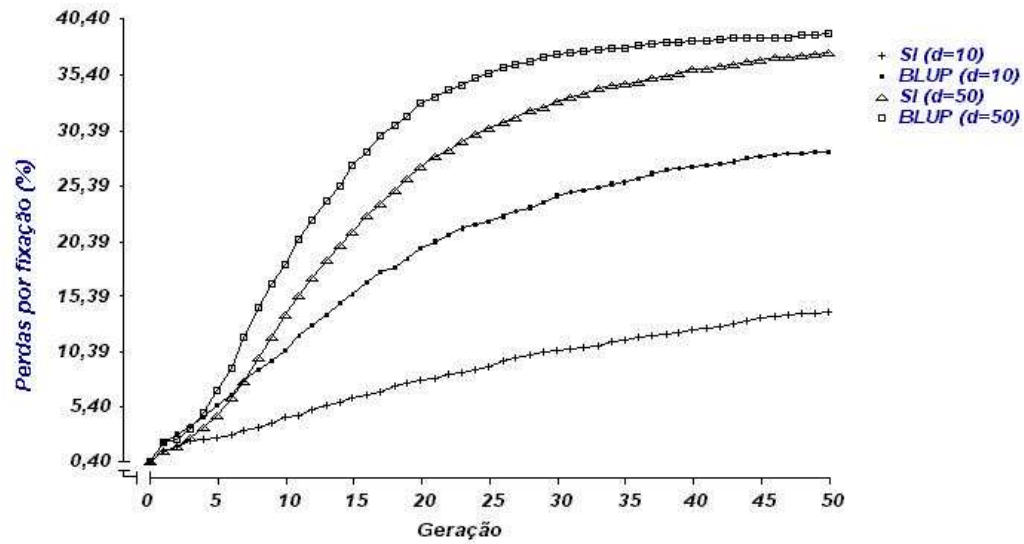


Figura 2.13 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis em acasalamentos ao acaso, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

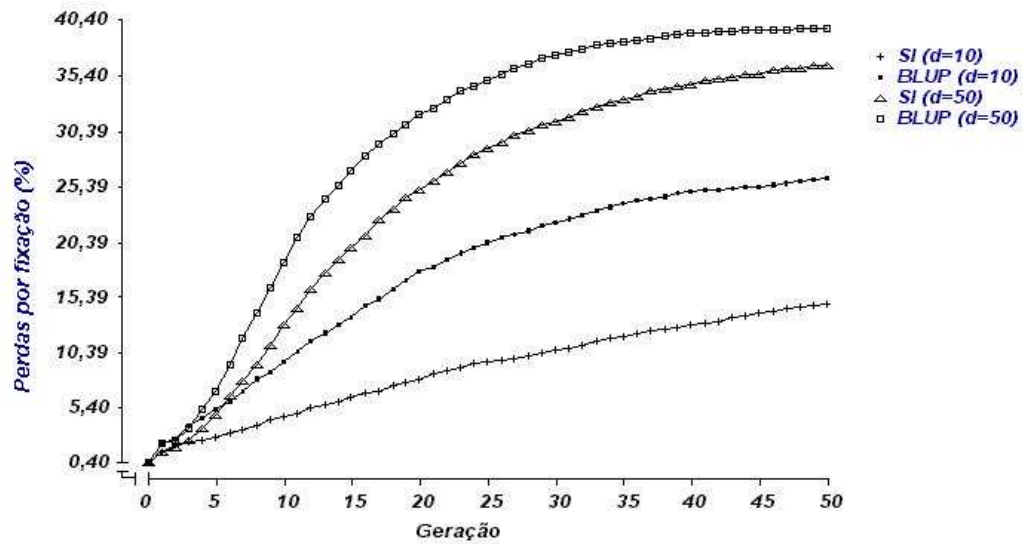


Figura 2.14 - Valores, em porcentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis em exclusão de acasalamentos entre irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

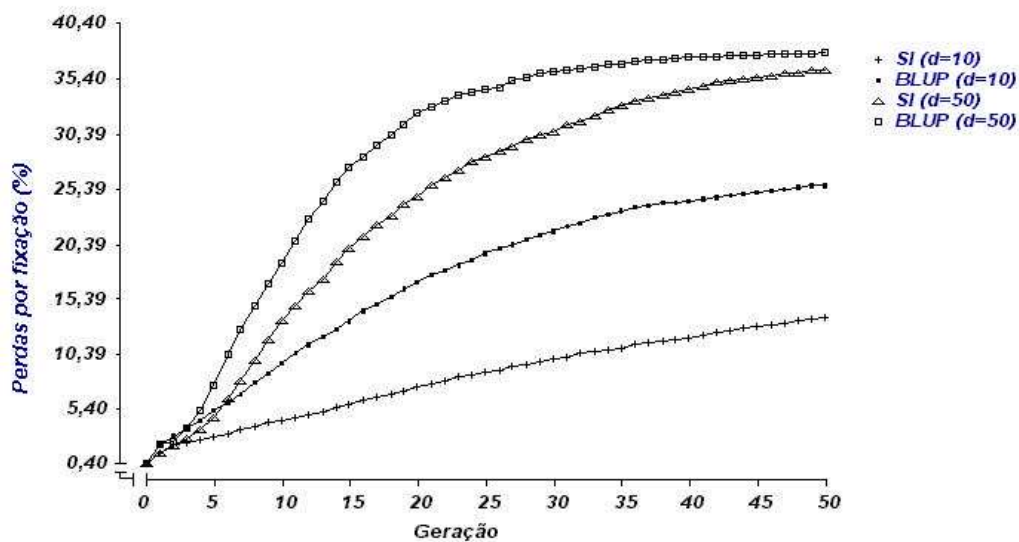


Figura 2.15 - Valores, em percentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis em exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

Esses acréscimos tiveram maior taxa de aumento nos tipos de acasalamento preferindo acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.11 e 2.12). Então, nesses tipos, observou-se maior percentual de perdas, no decorrer das gerações, conforme esperado.

Em relação aos métodos de seleção, observa-se que, da primeira até à quinta geração, o BLUP provocou as maiores perdas, independentemente do valor de d , em todos os tipos de acasalamento. Isso coincidiu com os maiores valores de consangüinidade observados no BLUP, nesse mesmo intervalo de gerações, considerando-se, porém, cada valor de razão sexual.

Logo após a quinta geração, a SI em $d = 50$ superou o BLUP em $d = 10$ nos tipos de acasalamento ao acaso (Figura 2.13) e nos tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.14 e 2.15). Esse comportamento correspondeu ao observado com relação à endogamia, em que a SI em $d = 50$, desde o início, provocou maiores valores de consangüinidade do que o BLUP em $d = 10$, nesses tipos de acasalamento (Figuras 2.8, 2.9 e 2.10).

Quanto aos tipos de acasalamento que preferiram acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.11 e 2.12), percebeu-se atraso até a décima geração, em média, para que a SI em $d = 50$ superasse o BLUP em $d = 10$. Isso pareceu estar associado aos valores tão mais

altos de consangüinidade provocados pelo BLUP em $d = 10$, idênticos (Figura 2.7), ou quase (Figura 2.6), aos valores de consangüinidade causados pela SI em $d = 50$, nesses tipos de acasalamento, nesse intervalo de gerações.

A partir da décima geração, em todos os tipos de acasalamento, os maiores valores de perdas por fixação, em ordem decrescente, foram observados em: BLUP em $d = 50$, SI em $d = 50$, BLUP em $d = 10$ e SI em $d = 10$, sendo esta mesma seqüência observada antes com relação à consangüinidade média (Figuras 2.6 a 2.10).

Considerando, então, cada valor de razão sexual, observa-se que a SI proporcionou menores perdas por fixação, em todas as gerações de seleção. EUCLYDES (1996) também obteve menores perdas permanentes pela seleção individual, tanto em curto quanto em longo prazo.

Ressalta-se que os tipos de acasalamento que excluíram acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.14 e 2.15) foram ainda mais eficientes em reduzir perdas por fixação na menor razão sexual e, principalmente, quando a seleção foi baseada no BLUP, em relação aos demais tipos. Esse comportamento pareceu associado ao controle sobre a endogamia para o BLUP em $d = 10$, exercido por esses tipos de acasalamento (Figuras 2.9 e 2.10), o que possibilitou a ele continuar superior à SI em $d = 10$, quanto aos resultados de valor fenotípico (Figuras 2.4 e 2.5), por maior número de gerações, conforme já visto.

Em relação à maior razão sexual ($d = 50$), esses mesmos tipos de acasalamento (Figuras 2.14 e 2.15) reduziram em muito pouco as taxas de perdas por fixação, no decorrer das gerações, como também não foram eficientes em controlar aumentos nos níveis de consangüinidade (Figuras 2.9 e 2.10), sobretudo para o BLUP. Isso, provavelmente, é devido ao fato de a esse valor de d se associar o menor tamanho efetivo de população ($N_e = 7,84$).

Em todos os tipos de acasalamento, apenas o BLUP em $d = 50$ apresentou-se estabilizado, ao final das gerações de seleção, como aconteceu com os valores fenotípicos e da consangüinidade média.

Limite da Seleção

Nas Figuras 2.16 a 2.20, são observados os valores do limite da seleção referentes aos tipos de acasalamento citados no estudo dos valores de perdas por fixação, respeitando-se aquela mesma sequência.

Foram observados decréscimos nos valores do limite, em todos os tipos de acasalamento, em todas as possíveis combinações entre métodos de seleção e razões sexuais. Esses decréscimos apresentaram tendência não-linear, exceto na SI em $d = 10$, em que houve tendência a decréscimos mais lineares.

Do início até cinco gerações, observou-se que o BLUP em $d = 50$ provocou as maiores taxas de decréscimo nos valores do limite e a SI em $d = 10$, as menores, em todos os tipos de acasalamento.

Entre as gerações de números cinco e dez, exceto no tipo preferindo acasalamentos entre meios-irmãos (Figura 2.17), as maiores taxas de decréscimo foram, em ordem decrescente, referentes às combinações: BLUP em $d = 50$, SI em $d = 50$, BLUP em $d = 10$ e SI em $d = 10$.

A partir da décima geração, essa sequência passou a ser observada em todos os tipos de acasalamento, e tornou-se evidente a separação entre os valores de razão sexual. Ressalta-se que essa foi a mesma sequência observada antes com relação à consangüinidade média (Figuras 2.6 a 2.10) e às perdas por fixação (Figuras 2.11 a 2.15), porém em ordem totalmente inversa das combinações.

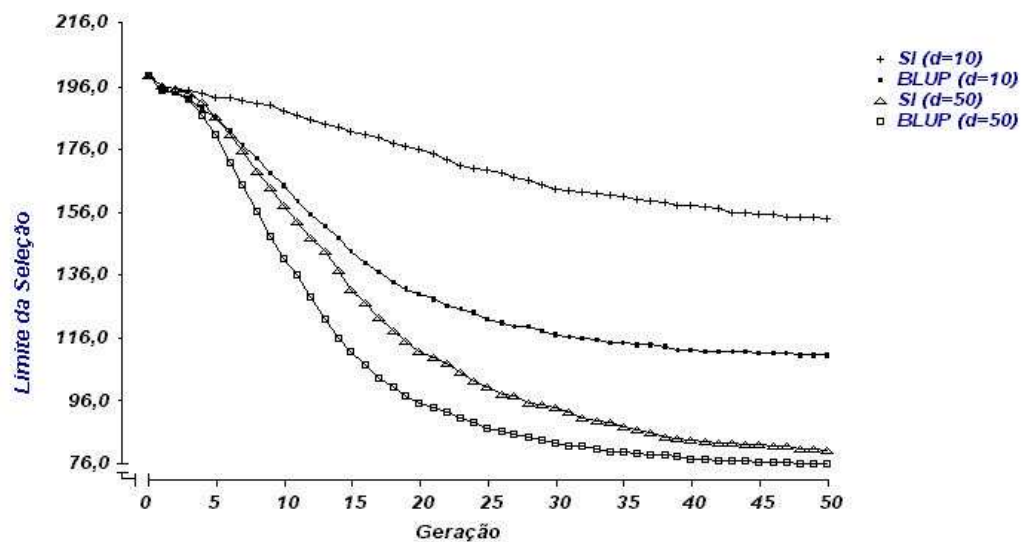


Figura 2.16 - Valores do limite da seleção em acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

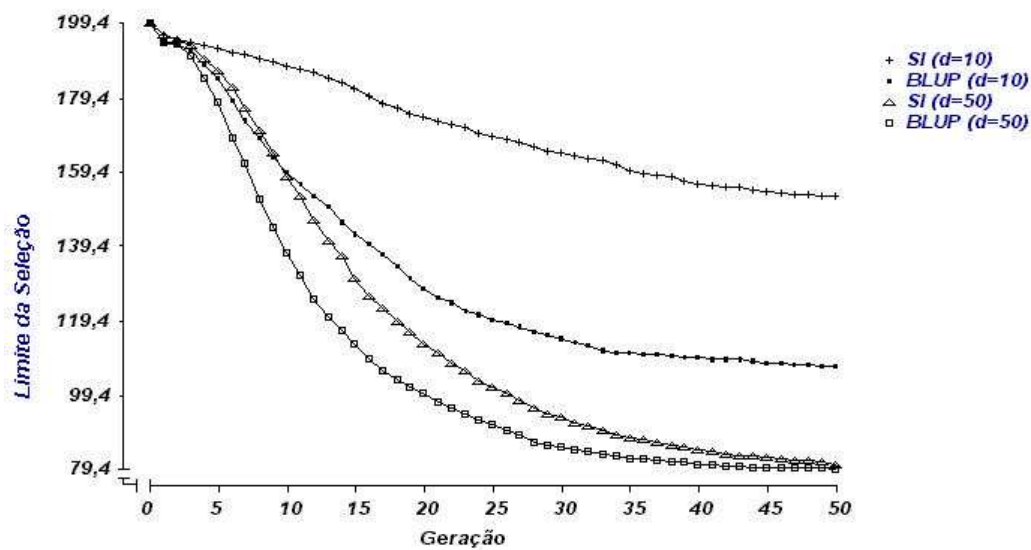


Figura 2.17 - Valores do limite da seleção em acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

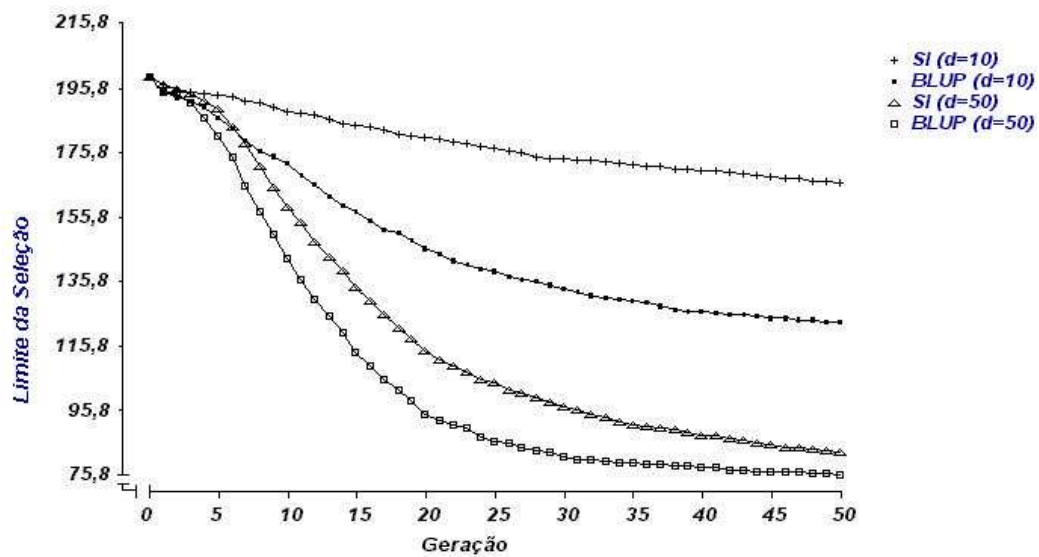


Figura 2.18 - Valores do limite da seleção em acasalamentos ao acaso, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

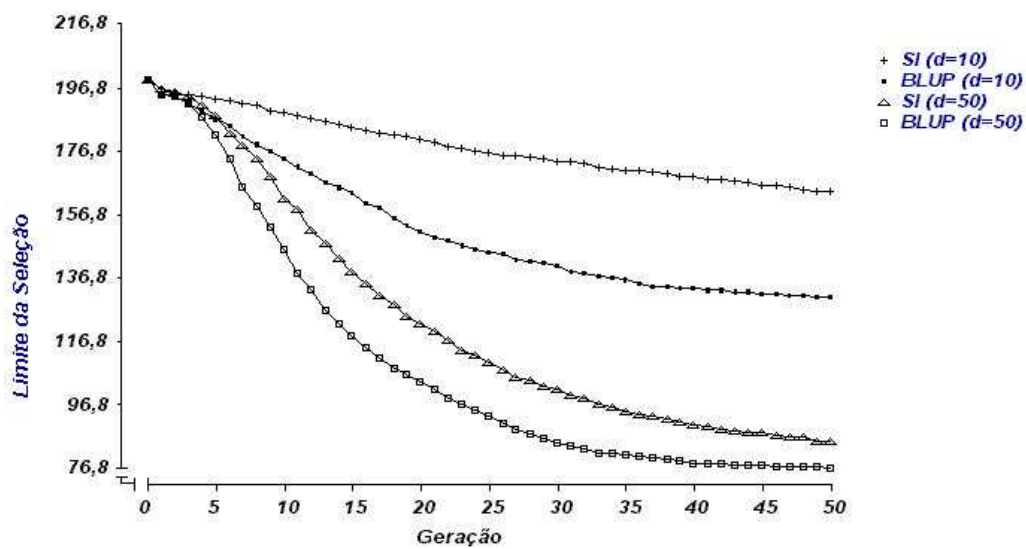


Figura 2.19 - Valores do limite da seleção em exclusão de acasalamentos entre irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

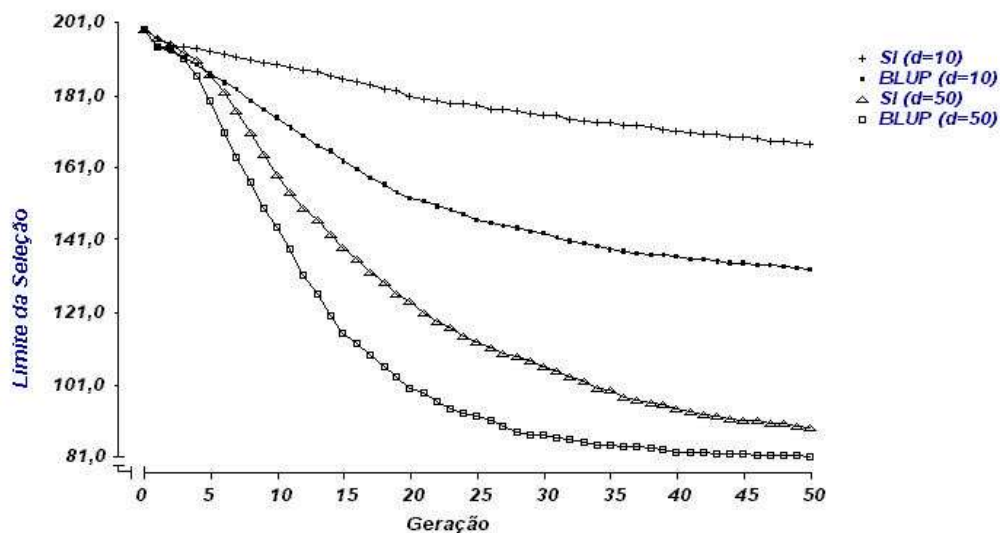


Figura 2.20 - Valores do limite da seleção em exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos, obtidos pela seleção individual (SI) e pela seleção baseada no BLUP, sendo $d = 10$ e $d = 50$.

Quando os tipos de acasalamento foram comparados, observou-se, nos tipos preferindo acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.16 e 2.17), maior proximidade entre os métodos de seleção na maior razão sexual e maior separação entre eles na menor razão. Ao contrário, nos tipos que excluíram acasalamentos entre irmãos (Figuras 2.19 e 2.20) e no tipo ao acaso (Figura 2.18), houve maior separação entre os valores de razão sexual e, conseqüentemente, maior proximidade entre os métodos de seleção, sobretudo no menor valor de d .

Comportamento semelhante a esse pôde ser constatado com relação às perdas por fixação, em cada tipo de acasalamento. E, em todas as situações, a explicação recai sobre os valores da consangüinidade média observados.

De maneira geral, nos tipos de acasalamento excluindo acasalamentos entre irmãos, observaram-se menores taxas de decréscimo nos valores do limite, em todas as combinações, principalmente para o BLUP em $d = 10$, se comparados aos demais tipos, no decorrer da seleção. Isso faz sentido, uma vez que esses tipos de acasalamento apresentaram menores perdas por fixação (Figuras 2.14 e 2.15) e também menores valores de consangüinidade média (Figuras 2.9 e 2.10) em todas as combinações e, em

especial, para o BLUP em $d = 10$. Ressalta-se, ainda, que essas diferenças foram menores quando a comparação foi feita em relação ao tipo de acasalamento ao acaso.

Apenas com relação ao BLUP em $d = 50$, observaram-se valores estabilizados, ao final das gerações de seleção, como observado nos valores fenotípicos, de consangüinidade média e de perdas por fixação.

EISEN (1980) afirmou que muitos são os fatores capazes de afetar a taxa de resposta, a resposta total e o tempo necessário para se alcançar o limite da seleção. De modo geral, estes fatores podem ser divididos em: fatores ambientais, propriedades genéticas da característica na população e a forma como a seleção foi conduzida. Em relação às propriedades genéticas da característica na população, destacam-se: a variância genética aditiva (σ^2_A), a herdabilidade (h^2), o grau de homozigose, a frequência gênica inicial, a magnitude dos efeitos dos genes, o número de *loci* segregando e, ainda, os efeitos genéticos não-aditivos.

Segundo esse autor, todos esses fatores não poderiam ser discutidos sem se considerar como a seleção é praticada na população, e isso inclui: o tamanho efetivo de população (N_e), a intensidade de seleção (i), o número de repetições, o método de seleção e o tamanho da população-base.

4. CONCLUSÕES

Este estudo permitiu concluir que, em situações em que a endogamia já estava naturalmente alta, como no caso da maior razão sexual ou, ainda, no caso do menor tamanho efetivo de população, não houve como controlar os aumentos na consangüinidade, ao longo das gerações, por meio da imposição de tipos de acasalamento, evitando acasalamentos entre irmãos.

Nas situações em que o tamanho efetivo foi maior, a restrição aos acasalamentos entre irmãos provocou atrasos no número de gerações necessárias para se atingir determinado nível de consangüinidade, sem, contudo, impedir seu aumento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BIJMA, P.; WOOLLIAMS, J. A. Prediction of rates of inbreeding in populations selected on best linear unbiased prediction of breeding value. **Genetics**, v. 156, p. 361-373, 2000.
- BRISBANE, J. R.; GIBSON, J. P. Balancing selection response and rate of inbreeding by including genetic relationships in selection decisions. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 91, p. 421-431, 1995.
- CABALLERO, A.; SANTIAGO, E.; TORO, M. A. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. **Animal Science**, v. 62, p. 431-442, 1996.
- EISEN, J. Conclusions from long-term selection experiments with mice. **Journal Series of the North Carolina Agricultural Research Service**. Raleigh, N. C. USA, p. 305-319, 1980.
- EUCLYDES, R. F. **Uso do sistema para simulação Genesys na avaliação de métodos de seleção clássicos e associados a marcadores moleculares**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1996. 149p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, 1996.
- GJERDE, B.; GJØEN, H.M.; VILLANUEVA, B. Optimum designs for fish breeding programmes with constrained inbreeding. Mass selection for a normally distributed trait. **Livestock Production Science**, v. 47, p. 59-72, 1996.

IEIRI, S.; NOMURA, T. Prediction of rate of inbreeding in closed pig herds. **Animal Science and Technology**, v. 68, n. 3, p. 318-324, 1997.

KUHLERS, D. L.; KENNEDY, B. W. Effect of culling on selection response using a phenotypic selection or best linear unbiased prediction of breeding values in small closed herds of swine. **Journal of Animal Science**, v. 70, n. 8, p. 2338-2348, 1992.

LEITCH, H. W.; SMITH, C.; BURNSIDE, E. B.; QUINTON, M. Genetic response and inbreeding with different selection methods and mating designs for nucleus breeding programs of dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, v. 77, n. 6, p. 1702-1718, 1994.

LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and Analyses of Quantitative Traits**. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998.

MEUWISSEN, T. H. E.; WOOLLIAMS, J. A. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, p. 1019-1026, 1994.

QUINTON, M.; SMITH, C. Comparison of evaluation-selection systems for maximizing genetic response at the same level of inbreeding. **Journal of Animal Science**, v. 73, n. 8, p. 2208-2212, 1995.

SANCHEZ, L.; TORO, M. A.; GARCIA, C. Improving the efficiency of artificial selection: more selection pressure with less inbreeding. **Genetics**, v.151, p. 1103-1114, 1999.

TORO, M. A.; NIETO, B.; SALGADO, C. A note on minimization of inbreeding in small-scale selection programmes. **Livestock Production Science**, v. 20, p. 317-323, 1988.

TORO, M. A.; PEREZ-ENCISO, M. Optimization of selection response under restricted inbreeding. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 22, p. 93-107, 1990.

VERRIER, E.; COLLEAU, J. J.; FOULLEY, J. L. Long-term effects of selection based on the animal model BLUP in a finite population. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 87, p. 446-454, 1993.

WANG, J. Effect of excluding sib matings on inbreeding coefficient and effective size of finite diploid populations. **Biometrics**, v. 53, p. 1354-1365, 1997.

WRAY, N. R.; GODDARD, M. E. Increasing long-term response to selection. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 26, p. 431-451, 1994.

4. RESUMO E CONCLUSÕES GERAIS

O objetivo deste trabalho foi avaliar tipos de acasalamento em populações selecionadas, em longo prazo, por meio de dados simulados em nível de gene.

Esses dados foram obtidos utilizando-se o programa para simulações GENESYS, que possibilitou a construção de um genoma com as seguintes características: 250 *loci* quantitativos dialélicos, distribuídos ao acaso por 20 pares de cromossomos autossômicos, cujo comprimento total foi de 4.000 centimorgans, e sem cromossomos sexuais. Não foram permitidos efeitos não-aditivos de genes, apenas efeitos aditivos.

Com esse genoma, foi simulada uma população-base, em que se escolheu um valor de herdabilidade baixo ($h^2 = 0,10$) para a única característica quantitativa em estudo.

A partir dessa população, foi simulada uma população inicial e, posteriormente, foram simuladas as populações de seleção, obtidas a partir de diferentes tipos de acasalamento. A seleção foi efetuada durante 50 gerações consecutivas e com 20 ciclos ou repetições por geração, a fim de reduzir os efeitos de flutuação gênica.

Os tipos de acasalamento propostos entre os reprodutores escolhidos para pais da geração seguinte foram: acasalamentos preferenciais de meios-irmãos e irmãos completos, acasalamentos preferenciais entre meios-irmãos, acasalamentos ao acaso, exclusão de acasalamentos entre irmãos completos e exclusão de acasalamentos de meios-irmãos e irmãos completos. Adotou-se, em cada tipo, o esquema de acasalamento hierárquico e, para todos eles, o número

de descendentes por casal foi seis, de modo que todas as populações tiveram o mesmo tamanho, 600 indivíduos por geração.

Tanto o genoma como as populações-base e inicial, o valor de h^2 da característica, o tempo de seleção, o número de repetições por geração, os tipos de acasalamento e o tamanho das populações até agora descritos foram simulados com características idênticas nos dois estudos realizados, os quais são apresentados subsequenteiramente.

No estudo dos tipos de acasalamento em populações que diferiram entre si pelas razões sexuais e que foram selecionadas pelo BLUP, estabeleceram-se quatro diferentes valores de razão sexual ($d = \frac{N_f}{N_m}$): 10, 20, 25 e 50, para os quais foram selecionados, por geração, os seguintes números de machos (N_m): 10, 5, 4 e 2, nessa ordem. Esses valores corresponderam, seqüencialmente, aos seguintes tamanhos efetivos de população (N_e): 36,36; 19,05; 15,38; e 7,84, bem como à intensidades de seleção aplicada aos machos (i_m): 2,23; 2,49; 2,56; e 2,82. O número de fêmeas selecionadas foi mantido constante e igual a 100, por geração, em todas as populações.

Em cada valor de razão sexual, formaram-se populações, cada uma para o estudo de um dos tipos de acasalamento, em todas as gerações.

Os parâmetros genéticos que permitiram avaliar os efeitos dos tipos de acasalamento nas diferentes populações, no decorrer das gerações, foram: valores fenotípicos médios, consangüinidade média, perdas por fixação de alelos desfavoráveis e limite da seleção.

No estudo comparativo dos desempenhos da seleção individual e seleção baseada no BLUP, em populações que diferiram entre si quanto ao tipo de acasalamento, utilizaram-se esses mesmos parâmetros de avaliação genética, ao longo das gerações.

Para formar as populações de seleção, estabeleceram-se dois valores de razão sexual (d): 10 e 50, para os quais foram selecionados os seguintes números de machos (N_m): 10 e 2, nesta ordem. Em correspondência a esses valores, os tamanhos efetivos de população (N_e) foram: 36,36 e 7,84, e as intensidades de seleção dos machos foram: (i_m): 2,23 e 2,82, respectivamente. Também, neste estudo, o número de fêmeas selecionadas a cada geração foi

mantido constante e igual a 100, em todas as populações, de forma que a intensidade de seleção aplicada às fêmeas (i_f) foi de 1,09. Em cada valor de d , foram efetuados todos os tipos de acasalamento, em todas as gerações, cada qual numa população.

No decorrer das gerações, todos os tipos de acasalamento proporcionaram aumentos nos valores do fenótipo, da consangüinidade média e das perdas por fixação. O único parâmetro para o qual foram verificados decréscimos foi o limite da seleção.

Os tipos de acasalamento que apresentaram melhores resultados quanto aos valores fenotípicos e exerceram controle mais efetivo sobre o aumento da consangüinidade, em todas as gerações, foram aqueles que excluíram acasalamentos entre irmãos. Os tipos preferindo acasalamentos entre irmãos tiveram os piores desempenhos, e o tipo ao acaso, de modo geral, apresentou resultados intermediários.

A menor razão sexual possibilitou melhores desempenhos, tanto por parte dos diferentes tipos de acasalamento como por parte dos métodos de seleção, em relação aos parâmetros avaliados, no decorrer das gerações. Além disso, permitiu maior diferenciação entre os tipos de acasalamento e, também, entre os métodos de seleção.

Na maior razão sexual, observou-se comportamento contrário ao descrito anteriormente, ou seja, houve reduções nos desempenhos tanto dos tipos de acasalamento e dos métodos de seleção como também na capacidade de separação entre os elementos de cada um desses grupos.

Dentre os métodos de seleção, o BLUP forneceu, durante pelo menos 45 gerações, desde o início, os maiores valores fenotípicos, em relação à seleção individual, considerando-se os tipos de acasalamento que excluíram acasalamentos entre irmãos e o menor valor de razão sexual. Em contrapartida, essa metodologia de seleção também proporcionou os maiores valores de consangüinidade média, de perdas por fixação e, conseqüentemente, os menores valores do limite da seleção, em um mesmo valor de razão sexual.

Esses resultados permitiram concluir que a restrição aos acasalamentos entre irmãos apenas teve efeito no controle de aumentos na consangüinidade quando o tamanho efetivo de população foi maior, sendo esse controle restrito ao retardamento do aparecimento da endogamia, durante todas as gerações de

seleção. Dependendo do nível de consangüinidade, permitido ou tolerado, na população, esse efeito poderá ser significativo.

Entretanto, esses mesmos tipos de acasalamento não evitaram aumentos nos níveis de endogamia, e nem seu acúmulo, no decorrer das gerações.