

ALOISIO ALCANTARA VILARINHO

**VIÉS NOS GANHOS GENÉTICOS PREDITOS COM SELEÇÃO MASSAL E
DE FAMÍLIAS DE MEIOS-IRMÃOS**

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

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2004

ALOISIO ALCANTARA VILARINHO

**VIÉS NOS GANHOS GENÉTICOS PREDITOS COM SELEÇÃO MASSAL E
DE FAMÍLIAS DE MEIOS-IRMÃOS**

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

APROVADA: 01 de abril de 2004.

Prof. Adair José Regazzi
(Conselheiro)

Prof. Cosme Damião Cruz
(Conselheiro)

Prof. Carlos Alberto Scapim

Dr. Luiz Antônio dos Santos Dias

Prof. José Marcelo Soriano Viana
(Orientador)

A Deus e a Jesus.

À minha esposa Lucianne e às filhas Ana Júlia e Ana Clara.

A meus pais Arino e Maria Helena.

AGRADECIMENTO

À Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realizar este curso e à CAPES, pelo auxílio financeiro.

Ao prof. José Marcelo Soriano Viana, pela segura orientação, pelo apoio, pela confiança e pela amizade.

Ao prof. Cosme Damião Cruz, pelas valiosas sugestões, pelas críticas, pelo apoio e pela amizade.

Ao prof. Adair José Regazzi, pelos valiosos ensinamentos.

Ao prof. Carlos Alberto Scapim e ao Doutor Luiz Antônio dos Santos Dias, pelas apreciações e pelas valiosas sugestões.

Aos docentes da Universidade Federal de Viçosa, pelos ensinamentos.

A todos os colegas do Programa de Pós-Graduação, pelo companheirismo.

Aos amigos Frederico, João, Héder, Emmanuel, Mauro, Aurinelza, Tassiano, Vinícius e Silvestre, pela colaboração e pela agradável convivência.

Aos funcionários Vicente, Márcio e Antônio, pelos esforços despendidos nos trabalhos de campo.

Aos funcionários da secretaria, Paulo, Conceição e Rita, pela atenção e amizade.

À minha querida esposa, com imenso amor, pela força e pelo apoio, às minhas amadas filhinhas, pelo carinho, e aos meus adorados pais, pelo incentivo.

A todos que colaboraram para realização deste trabalho, minha sincera gratidão.

BIOGRAFIA

ALOISIO ALCANTARA VILARINHO, filho de Arino Alcantara da Fonseca e Maria Helena Vilarinho Alcantara, nasceu na cidade de Ituiutaba-MG, em 15 de maio de 1967.

Nessa cidade estudou no Grupo Escolar João Pinheiro, de 1974 a 1977, e na Escola Estadual Governador Israel Pinheiro, de 1978 a 1983. Em 1984 estudou no Colégio Bandeirante, em Uberlândia-MG.

Em Março de 1990 obteve o diploma de engenheiro agrônomo, pela Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa-MG.

Trabalhou no programa de melhoramento de milho da Arapuí Agropecuária e Industrial S/A, de 1994 até 1997.

De maio de 1997 a dezembro de 1999 trabalhou como autônomo.

Em 2000 iniciou o Programa de Mestrado em Genética e Melhoramento, na UFRV, tendo defendido tese em 13 de março de 2001.

Em março de 2001 iniciou o Doutorado em Genética e Melhoramento. Tornou-se Pesquisador da Embrapa em julho de 2003 e defendeu tese de Doutorado em abril de 2004.

ÍNDICE

RESUMO	viii
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	3
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
3.1. Fatores que alteram as frequências gênicas.....	4
3.1.1. Migração.....	4
3.1.2. Mutação.....	6
3.1.3. Seleção	8
3.1.4. Deriva genética	9
3.2. Seleção em programas de melhoramento	12
3.3. Predição de ganhos em programas de melhoramento.....	12
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	16

VIÉS NA PREDIÇÃO DE GANHOS GENÉTICOS COM SELEÇÃO MASSAL EM PLANTAS ALÓGAMAS

RESUMO	18
1. INTRODUÇÃO	20
2. ASPECTOS TEÓRICOS E CARACTERIZAÇÃO DOS SISTEMAS GÊNICOS.....	24
2.1. Aspectos teóricos	24
2.2. Caracterização dos sistemas gênicos	27

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	31
3.1. Sistemas gênicos com um e 10 genes e mesmas frequências gênicas	31
3.2. Sistema gênico com 10 genes e diferentes frequências gênicas.....	53
3.2.1. Primeira condição: $c = \frac{1}{2}$, tamanho amostral = 1000, 10% selecionados e viés na estimativa de variância ambiental igual a zero.....	53
3.2.2. Segunda condição: seleção antes do florescimento	62
3.2.3. Terceira condição: 30% de selecionados.....	66
3.2.4. Quarta condição: tamanho amostral 500.....	70
3.2.5. Quinta condição: viés de 30% na estimativa de variância ambiental.....	73
4. RESUMOS E CONCLUSÕES.....	76
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	79

VIÉS NA PREDIÇÃO DE GANHOS GENÉTICOS COM SELEÇÃO ENTRE E DENTRO DE FAMÍLIAS DE MEIOS-IRMÃOS

RESUMO	81
1. INTRODUÇÃO	83
2. ASPECTOS TEÓRICOS E CARACTERIZAÇÃO DOS SISTEMAS GÊNICOS.....	86
2.1. Aspectos teóricos	86
2.2. Caracterização dos sistemas gênicos.....	91
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	93
3.1. Os 10 genes com as mesmas frequências gênicas	93
3.2. Genes com diferentes frequências gênicas.....	116
3.3. Genes com diferentes frequências gênicas e tamanho amostral 100.	132
4. RESUMOS E CONCLUSÕES.....	137
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	139

RESUMO

VILARINHO, Aloisio Alcantara, D.S., Universidade Federal de Viçosa, abril de 2004. **Viés nos ganhos genéticos preditos com seleção massal e de famílias de meios-irmãos.** Orientador: José Marcelo Soriano Viana. Conselheiros: Cosme Damião Cruz e Adair José Regazzi.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o viés nas expressões de predição de ganho genético com seleção de plantas (capítulo 1) e de famílias de meios-irmãos (capítulo 2) em programas de melhoramento intrapopulacional. O estudo foi feito por meio de simulação, no qual, para seleção massal, foram considerados sistemas gênicos com um e 10 genes com distribuição independente. Para seleção de famílias foi considerado apenas sistema gênico de 10 genes. Foram consideradas três classes de população (muito melhorada, pouco melhorada e com freqüências intermediárias dos genes favoráveis), três valores de herdabilidade (10, 50 e 90%) e sete graus de dominância (2 e -2, 1 e -1, 0,5 e -0,5 e 0), sendo que com grau de dominância positivo o gene favorável é dominante e com grau de dominância negativo é recessivo. Foram considerados os 10 genes com as mesmas freqüências gênicas e com freqüências diferentes. Foram avaliados o viés percentual entre ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção massal e a correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção, considerando as diferentes situações. Com seleção entre as famílias de meios-irmãos a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada foi a principal causa do viés, enquanto que com seleção

massal o foi apenas nos casos de viés percentual baixo (inferior a 100%). Nas situações de elevado viés percentual (acima de 100%) a principal fonte de viés foi o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Com sistema gênico de 10 genes as expressões foram mais precisas que com sistema gênico de apenas um gene. Verificou-se que assumir ganho predito com seleção em ambos os sexos o dobro do ganho predito com seleção em apenas um sexo é apenas uma aproximação. Comparativamente à seleção após o florescimento, a seleção antes do florescimento aumentou o viés devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada e diminuiu o viés devido ao uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, e aumentou a média das correlações entre os dois ganhos. O aumento na proporção de selecionados aumentou consideravelmente a média do viés percentual e diminuiu a média da correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, mas apenas com o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo (estimadas ou paramétricas). Com o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo estimadas, comportamento semelhante foi observado com a redução no tamanho amostral. Viés de 30% na estimativa de variância ambiental aumentou o viés percentual entre ganhos teórico e predito apenas quando utilizados valores estimados de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo. Com seleção dentro de famílias e mesmas frequências gênicas, o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo foi a principal fonte de viés, quando utilizados para predição do ganho genético valores paramétricos de variância ou de herdabilidade. Com frequências diferentes, a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é que foi a principal fonte de viés. Quando avaliadas as três fontes de viés juntas, tanto considerando mesmas frequências gênicas como frequências diferentes, a principal fonte de viés foi a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. Com seleção dentro a magnitude do viés foi mais elevada que com seleção entre.

ABSTRACT

VILARINHO, Aloisio Alcantara, D.S., Universidade Federal de Viçosa, April 2004. **Obliquity in predicted genetic gains with mass and half-sib families selection.** Adviser: José Marcelo Soriano Viana. Committee members: Cosme Damião Cruz and Adair José Regazzi.

Aim of this study was to evaluate obliquity in expressions for the prediction of genetic gains due mass (chapter 1) and half-sib families selection (chapter 2) through intrapopulational improvement programs. Genetic systems with one and 10 genes of independent distribution for mass selection were simulated. Only the 10 gene system was admitted for family selection. Three population classes (strongly improved, slightly improved, and with intermediate frequencies of favorable genes), three heritability values (10, 50, and 90%) and seven dominance degrees (2 and -2, 1 and -1, 0.5 and -0.5, and 0) were taken into consideration. With a positive dominance degree, the favorable gene is dominant, and with a negative dominance degree it is recessive. 10 genes with equal and different genetic frequencies were focused on. The percentile obliquity between theoretical and predicted genetic gains in the first cycle of mass selection and the correlation between them along the 10 selection cycles were evaluated for the different situations. In the case of selection between half-sib families, the assumption in relation to additive covariance between an individual in the selection unit and its relative in the improved population was the main cause of obliquity, while in the case of mass selection this was only true when the obliquity percentage was low (below 100%). When it was high

(above 100%), the main cause of obliquity was the use of genotypic variance or broad-sense heritability instead of additive variance or heritability in the restricted sense, respectively. Expressions were more precise in the genetic system of 10 genes than the one with only one gene. Assuming a predicted gain due selection in both sexes as twice the predicted gain with selection in only one sex is merely an approximation. Selection before compared to selection after flowering increased obliquity, owing to the supposition in relation to additive covariance between the individual in the selection unit and its relative in the improved population, and decreased obliquity because of the use of genotypic variance or broad-sense heritability instead of additive variance or restricted sense heritability, respectively, and increased the correlation means between both gains. An increased percentage of the selected plants increased the mean obliquity percentage considerably and diminished the correlation mean between the theoretical and predicted along 10 selection cycles though with the use of genotypic variance or broad-sense heritability (estimative or parametric) only. When genotypic variance or broad-sense heritability were used for estimates, a similar behavior was observed for a smaller sample size. A 30% obliquity in the environmental variance estimate increased the obliquity proportion between theoretical and predicted gains only when estimated values of genotypic variance or broad-sense heritability were used. In selection within families and with equal genetic frequencies, the use of the genotypic variance or broad-sense heritability was the main source of obliquity, when parametric values in variance or heritability was used for the prediction of the genetic gain. With different frequencies, the supposition expressing additive covariance between the plant in the selection unit and its relative in the improved population was main source of obliquity. Of the three obliquity sources evaluated together, both for equal and different genetic frequencies, main obliquity source was the assumption describing additive covariance between the plant in the selection unit and its relative in the improved population. Selection within increased the magnitude of obliquity in comparison to selection between.

1. INTRODUÇÃO

As expressões de predição de ganhos devidos à seleção são consideradas por geneticistas quantitativos como WRICKE e WEBER (1986) e HALLAUER e MIRANDA FILHO (1981), uma das maiores contribuições da Genética Quantitativa para o melhoramento vegetal e animal. Uma das suas aplicações diretas está relacionada com a verificação do quanto uma determinada população é apropriada para fins de melhoramento. Outra importante aplicação está relacionada com a comparação de diferentes métodos de seleção, permitindo, assim, a escolha daquele que proporcione os maiores ganhos por ano.

VENCOVSKY (1969, 1987) apresenta uma expressão para cálculo dos ganhos preditos que é função do diferencial de seleção, da covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, e da variância fenotípica entre as unidades de seleção.

EBERHART (1970) apresenta uma outra expressão, equivalente, que é função do controle parental, da herdabilidade das unidades de seleção, do diferencial de seleção e do número de anos gastos para completar um ciclo pelo método empregado. Por meio desta expressão, o autor discute os fatores que afetam a eficiência dos processos de seleção nos programas de melhoramento, permitindo ao melhorista maximizar os ganhos.

Embora as expressões desenvolvidas para cálculo dos ganhos preditos tenham contribuído muito para o melhoramento genético, elas são apenas aproximadas, existindo um viés nas estimativas obtidas. Nessas

expressões, o valor considerado para a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção (X) e seu parente na população melhorada (Y) é $2r_{XY}\sigma_A^2$, sendo r_{XY} o coeficiente de parentesco entre X e Y e σ_A^2 a variância genética aditiva na população base. Esse valor só é exato se não houver alteração nas freqüências gênicas devido à seleção, ou seja, se a seleção não for eficiente. Como se espera que a seleção altere as freqüências gênicas, o valor considerado é apenas aproximado, fazendo com que os ganhos preditos apresentem uma certa discrepância em relação aos ganhos realizados.

Segundo HALLAUER e MIRANDA FILHO (1981), outras importantes causas para essas discrepâncias são os efeitos da interação genótipo x ambiente e os erros de amostragem ou de estimativa dos parâmetros genéticos, tais como variância aditiva e herdabilidade. As expressões para cálculo dos ganhos preditos são baseadas no coeficiente de herdabilidade, que é uma função de componentes de variância. Uma vez que, geralmente, às estimativas dos componentes de variância estão associados erros, aos ganhos preditos também estarão. Outras causas de tais discrepâncias são deriva genética e endogamia em pequenas populações, desequilíbrio de ligação e epistasia.

No atual estágio de desenvolvimento da Genética Quantitativa é surpreendente a inexistência de estudos teóricos acerca de viés na predição de ganhos em relação a diferentes sistemas poligênicos. Qual a influência das freqüências gênicas, do grau de dominância, da magnitude da variância ambiental ou residual, comparativamente à magnitude da variância genotípica, do controle parental, o qual é função do método empregado, do tamanho amostral e da intensidade de seleção, uma função da proporção de unidades selecionadas, entre outros fatores, sobre os desvios entre os ganhos realizados e preditos? Na literatura encontram-se apenas resultados experimentais, em sua maioria indicadores de diferenças entre os dois.

2. OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho foi investigar a magnitude do viés na predição de ganhos genéticos com seleção de plantas e de famílias de meios-irmãos em programas de melhoramento intrapopulacional.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. Fatores que alteram as frequências gênicas

Segundo HARDY (1908) e WEINBERG (1908), uma grande população sob acasalamentos ao acaso é estável com respeito às frequências gênicas e genotípicas, na ausência de agentes que tendem a mudar suas propriedades genéticas. Existem duas classes de processos que tendem a mudar as propriedades genéticas de uma população: os sistemáticos, que tendem a mudar a frequência gênica de uma maneira que pode ser predita, tanto em direção, quanto em quantidade, e o dispersivo, que surge em pequenas populações pelos efeitos de amostragem e pode ser predito em quantidade, mas não em direção. Os processos sistemáticos são migração, mutação e seleção. O dispersivo é a oscilação ou deriva genética (CROW e KIMURA, 1970).

3.1.1. Migração

A migração é capaz de promover alterações de frequências gênicas, tanto na população da qual se originam os emigrantes, quanto naquela que os recebem. De fato, se de uma população emigrar um grupo que não é uma amostra representativa dessa população, no concernente a certas frequências gênicas, tal população poderá, dependendo do seu tamanho e da intensidade da corrente migratória, passar a acusar as perdas gênicas provocadas pela

emigração. Por outro lado, se o grupo que emigra de uma população se estabelecer no território ocupado por outra e diferir desta última quanto à frequência de certos genes, tal situação também provocará uma alteração da frequência desses genes na população que recebe os imigrantes (BEIGUELMAN, 1994).

Sendo uma grande população constituída por uma proporção m de novos imigrantes em cada geração e o restante, $1-m$, de nativos, a mudança na frequência gênica (Δq) trazida por uma geração de imigrantes é

$$\Delta q = m(q_m - q_0),$$

em que:

q_m é a frequência do gene entre os imigrantes; e

q_0 é a frequência do mesmo gene entre os nativos.

Assim, a taxa de mudança na frequência gênica em uma população sujeita à imigração depende da taxa de imigração (m) e da diferença na frequência gênica entre imigrantes e nativos ($q_m - q_0$), ou seja, depende de sua quantidade e da divergência genética das populações participantes. A quantidade de migração é muito maior em populações próximas do que naquelas distantes geograficamente. Por outro lado, as populações mais próximas são também mais semelhantes geneticamente e a migração não se constitui num instrumento importante de alteração das frequências alélicas. Assim, a migração é muito mais eficiente em populações isoladas, pois as frequências alélicas, via de regra, são mais contrastantes (FALCONER e MACKAY, 1996).

Se a migração continua, na segunda geração a frequência do gene em questão na população será

$$q_2 = (1 - m)q_1 + mq_m = (1 - m)^2 q_0 + [1 - (1 - m)^2] q_m,$$

em que q_1 e q_2 são as frequências do gene na população após uma e duas gerações de migração, respectivamente. Após t gerações de migração, tem-se

$$q_t = (1 - m)^t q_0 + [1 - (1 - m)^t] q_m.$$

À medida que o número de gerações aumenta, a frequência do gene na população se aproxima assintoticamente de q_m (HEDRICK, 1985).

Segundo VIANA et al. (2003), nos programas de melhoramento de espécies vegetais é necessário multiplicar periodicamente as populações obtidas, uma vez que as sementes ou o material de propagação vegetativa não

podem ser conservados indefinidamente. Cuidados devem ser tomados para evitar a contaminação do material melhorado por pólen de outras populações presentes em áreas próximas à área de multiplicação.

Supondo a multiplicação de duas populações (P_1 e P_2) em uma mesma área e que, por ocasião do florescimento das populações, não tenha sido possível realizar as polinizações, a alteração na frequência do gene A_1 na população P_1 (Δp), devido a ambas terem florescido simultaneamente, é dada por

$$\Delta p = \frac{1}{2} \cdot (p' - p) \cdot (1 + 2q)m,$$

em que p é a frequência do gene A_1 na população P_1 , p' é a frequência desse mesmo gene na população P_2 , q é a frequência do alelo A_2 na população P_1 , e m é a probabilidade de se amostrar um gameta produzido por migrante. Aqui foi considerado que o 'pool' de gametas femininos foi proveniente apenas da população P_1 , mas o 'pool' de gametas masculinos foi proveniente tanto da população P_1 , quanto da P_2 . Além disso, foi admitido que plantas da população P_2 (migrantes) produzem o mesmo número de gametas que plantas da população P_1 .

Evidentemente, se nenhuma planta da população P_2 contribuir com gametas masculinos, o que é esperado quando se faz isolamento no tempo ou no espaço, $m=0$ e, portanto, $\Delta p = 0$. Se $p' = 0,9$, $p = 0,5$ e $m = 0,0001$, então $\Delta p = 0,00004$ (0,08%). Caso a frequência do gene A_1 na população P_2 seja menor que na população P_1 , a alteração é negativa. Por exemplo, se $p' = 0,5$, $p = 0,9$ e $m = 0,0001$, então $\Delta p = -0,000024$ (-0,0027%). É interessante ressaltar que se a proporção de migrantes é reduzida, como nos exemplos anteriores, as alterações nas frequências gênicas são irrelevantes.

3.1.2. Mutação

O efeito de uma mutação nas propriedades genéticas de uma população difere, dependendo do tipo de mutação. Considerando um evento mutacional extremamente raro, de tal forma que possa ser considerado único, tal evento é de pouca importância como um agente causador de mudança na frequência gênica da população, porque o produto de uma mutação apenas tem uma possibilidade infinitamente pequena de sobreviver numa grande

população, a menos que tenha alguma vantagem seletiva (SPIESS, 1989). O mesmo não acontece com um evento mutacional que ocorre repetidamente, com frequência característica, uma vez que a frequência do gene mutante nunca é tão baixa que possa ocorrer a perda por amostragem. Neste caso, a mudança na frequência gênica (Δq) em uma geração é

$$\Delta q = up_0 - vq_0,$$

em que:

u é a frequência com que o gene A_1 muta para A_2 ;

p_0 é a frequência inicial do gene A_1 ;

v é a frequência com que ocorre a mutação no sentido inverso, ou seja, de A_2 para A_1 ; e

q_0 é a frequência inicial do gene A_2 .

Essa situação conduz a um equilíbrio na frequência gênica, após o que nenhuma mudança de frequência gênica ocorrerá. No equilíbrio tem-se que:

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

Como a taxa de mutação que ocorre naturalmente é muito baixa, da ordem de 10^{-6} a 10^{-5} por geração (FALCONER e MACKAY, 1996), a mutação em si pode produzir apenas mudanças muito lentas na frequência gênica, que só poderiam ser importantes numa escala evolutiva de tempo, mas que raramente poderiam ser detectadas por experimento, a menos que se trabalhe com uma população demasiadamente grande como ocorre em estudos com microrganismos.

Outro ponto importante é referente ao equilíbrio entre mutações nas duas direções. Estudos sobre mutação reversa indicam que ela é usualmente dez vezes menos frequente que a mutação do tipo selvagem para o mutante (MULLER e OSTER, 1957; SCHLAGER e DICKIE, 1971). No equilíbrio resultante apenas da mutação, as frequências gênicas para tais locos deveriam ser de aproximadamente 0,1 para o alelo selvagem e 0,9 para o mutante. Como essa não é a situação normalmente encontrada em populações naturais, as frequências de tais genes não são apenas o produto de mutações. A baixa frequência do alelo mutante em populações naturais é devida à seleção.

3.1.3. Seleção

Nem sempre os indivíduos de uma grande população contribuem igualmente para a geração seguinte. Os indivíduos diferem em viabilidade e fertilidade e, por isso, contribuem com número diferente de descendentes para a próxima geração. A contribuição de descendentes para a próxima geração é chamada de valor adaptativo ou valor seletivo do indivíduo. Se as diferenças em adaptação estiverem, de algum modo, associadas com a presença ou ausência de um gene particular, no genótipo do indivíduo, a seleção opera sobre este gene. Quando um gene está sujeito à seleção, sua frequência entre os descendentes não é igual à que existe entre os pais, uma vez que pais com diferentes genótipos legam seus genes desigualmente para a próxima geração. Desta maneira, a seleção causa mudança na frequência gênica e, conseqüentemente, na frequência genotípica (FALCONER e MACKAY, 1996).

Seja p e q as frequências iniciais dos alelos A_1 e A_2 , A_1 completamente dominante sobre A_2 , e sendo s o coeficiente de seleção contra A_2A_2 , a mudança na frequência gênica (Δq) resultante de uma geração de seleção é

$$\Delta q = -\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$$

No Quadro 1 são apresentadas as expressões para a mudança na frequência gênica (Δq) após uma geração de seleção, sob ausência de dominância, dominância completa e sobredominância. Percebe-se que o efeito da seleção na frequência gênica depende não só da intensidade de seleção, mas também da frequência gênica inicial.

Quadro 1 – Mudança na freqüência gênica (Δq) após uma geração de seleção, sob ausência de dominância, dominância parcial, dominância completa e sobredominância

Condições de dominância e seleção	Freqüência inicial e adaptação dos genótipos			Mudança na freqüência do gene A_2 (Δq)
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	
	p^2	$2pq$	q^2	
Ausência de dominância; seleção contra A_2	1	$1-(1/2)s$	$1-s$	$-\frac{1}{2} \frac{sq(1-q)}{1-sq}$
Dominância parcial de A_1 ; seleção contra A_2	1	$1-hs$	$1-s$	$-\frac{spq[q+h(q-p)]}{1-2hspq-sq^2}$
Dominância completa de A_1 ; seleção contra A_2	1	1	$1-s$	$-\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$
Dominância completa de A_1 ; seleção contra A_1	$1-s$	$1-s$	1	$\frac{sq^2(1-q)}{1-s(1-q^2)}$
Sobredominância; seleção contra A_1A_1 e A_2A_2	$1-s_1$	1	$1-s_2$	$\frac{pq(s_1p-s_2q)}{1-s_1p^2-s_2q^2}$

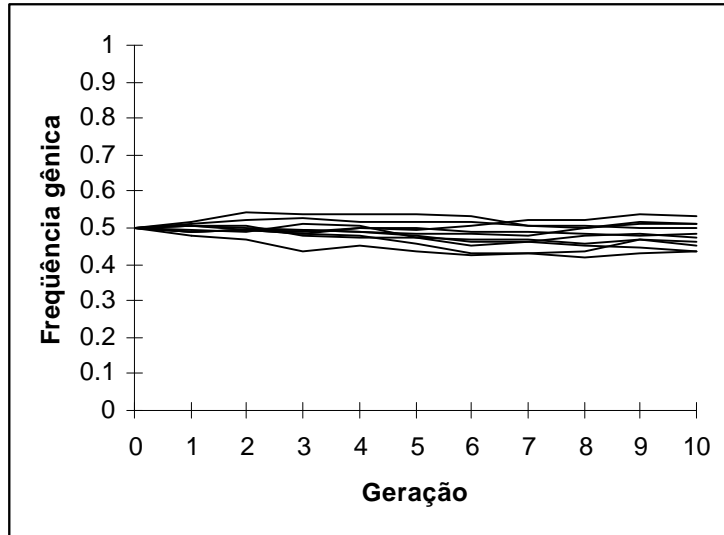
FONTE: FALCONER e MACKAY (1996).

3.1.4. Deriva Genética

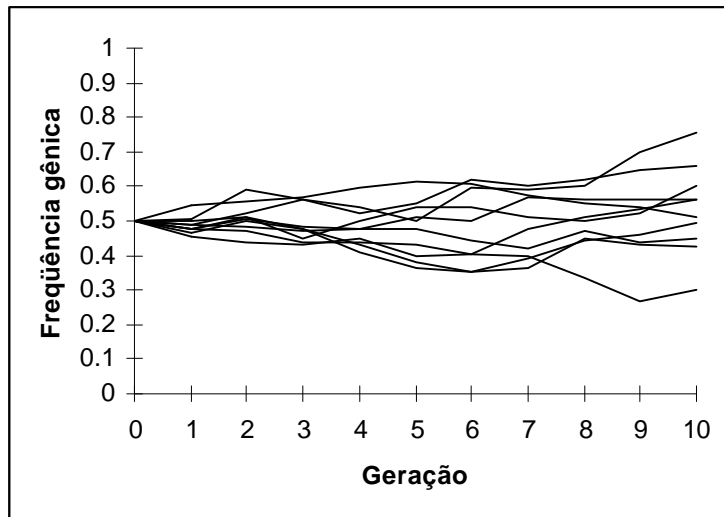
Este agente causador de mudanças nas freqüências gênicas e genotípicas de uma população difere dos anteriores por ser ao acaso em direção, só podendo ser predito em quantidade. Numa grande população sob acasalamentos ao acaso, na ausência de migração, mutação e seleção, as freqüências gênicas e genotípicas permanecem inalteradas de geração em geração. Essa propriedade de estabilidade não se mantém em uma pequena população e as freqüências gênicas estão sujeitas a flutuações ao acaso, originadas pela amostragem de gametas. Os gametas, que transmitem os genes para a geração seguinte, carregam uma amostra dos genes da geração parental e, se a amostra não for suficientemente grande, as freqüências gênicas estarão sujeitas a modificações entre uma geração e a seguinte, devidas ao acaso. Uma das conseqüências da deriva genética é o aumento na

freqüência de homozigotos às custas de um decréscimo na freqüência de heterozigotos. Isso, conjugado com o fato de alelos deletérios serem normalmente recessivos, é a base genética para a perda da fertilidade e viabilidade, quase sempre resultantes da endogamia (FALCONER e MACKAY, 1996).

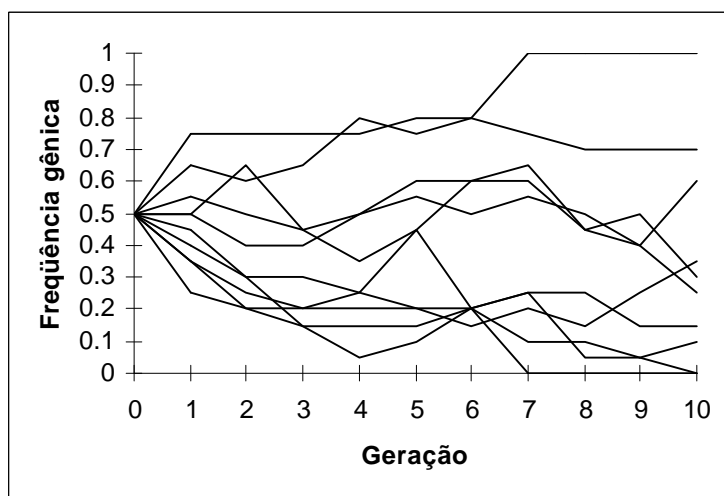
Na Figura 1 tem-se um exemplo de ocorrência de deriva genética. Foi obtido por processo de simulação por meio da planilha desenvolvida para este estudo, considerando sistema gênico com apenas um gene. De uma população de plantas de uma espécie alógama, com freqüência do gene A_1 igual a 0,5, foram retiradas 10 amostras de 1000 (Figura 1A), 10 amostras de 100 (Figura 1B) e 10 amostras de 10 (Figura 1C) sementes. Cada uma destas 30 amostras foi multiplicada por 10 gerações, utilizando, para tal, sempre o mesmo número de sementes utilizadas para gerar a amostra inicial. Verifica-se que, à medida que o tamanho da amostra foi reduzido, houve maior oscilação no valor de freqüência gênica de uma geração para outra e entre as populações oriundas das diferentes amostras, a tal ponto que, com amostras de 10 indivíduos, ocorreu fixação gênica em três das 10 populações. Em duas delas a fixação ocorreu na 7ª geração, sendo que em uma ocorreu a fixação do gene A_1 e na outra a fixação do gene A_2 , e na terceira ocorreu a fixação do gene A_2 na 10ª geração. Verifica-se também a tendência das freqüências gênicas se aproximarem dos extremos (0 ou 1). Resultados de simulação como este são facilmente obtidos por meio de aplicativos computacionais como o GBOL (www.ufv.br/dbg/gbol/gbol.htm).



(A)



(B)



(C)

Figura 1 – Oscilação ao acaso na frequência de um gene, devido à retirada de amostras de 1000 (A), 100 (B) e 10 (C) sementes de uma população de plantas de espécie alógama com frequência inicial do gene igual a 0,5, sendo cada amostra multiplicada durante 10 gerações, utilizando o mesmo número de sementes que gerou a amostra inicial.

3.2. Seleção em programas de melhoramento

Seleção em programa de melhoramento nada mais é do que a reprodução diferencial dos genótipos. O propósito e a característica principal da seleção artificial é escolher, numa determinada população, aqueles indivíduos que serão utilizados para produzir a próxima geração, tornando a seleção tão efetiva quanto possível para uma dada intensidade de seleção.

Segundo HALLAUER e MIRANDA FILHO (1981), a seleção é a essência do melhoramento animal e vegetal e tem representado um importante papel na história dos seres vivos. A evolução, via seleção natural, e a domesticação, via seleção artificial, criaram e melhoraram as espécies de plantas cultivadas e animais domesticados que são importantes para a sobrevivência do homem. Depois que o potencial de certas espécies de plantas como fonte de alimento foi reconhecido, a seleção foi praticada para tipos de plantas mais produtivas. Particularmente em milho, em adição aos grandes avanços alcançados pela domesticação e melhoramento empírico realizado no passado, melhoramentos significativos foram alcançados pela troca nos métodos de melhoramento, que ocorreu principalmente durante o século XX. Atualmente, os métodos desenvolvidos para o melhoramento genético do milho ainda são importantes no aumento da produção de alimentos.

3.3. Predição de ganhos em programas de melhoramento

MORAIS (1992) comenta que, geralmente, são necessárias três unidades para se estimar a resposta esperada à seleção: a de seleção (X), a de recombinação ou de cruzamentos para se obter a nova população (Z), e a unidade melhorada (Y), que constitui a população melhorada. A unidade Z só é necessária nos casos em que os indivíduos recombinados não são os que foram selecionados, mas seus parentes escolhidos com esta finalidade.

Segundo VENCOVSKY (1969, 1987), o ganho esperado em apenas um ciclo de seleção (ΔG) é dado por

$$\Delta G = DS \cdot \frac{C\hat{O}V_A(X, Y)}{\hat{\sigma}_P^2} = \frac{DS}{\sqrt{\hat{\sigma}_P^2}} \cdot \frac{C\hat{O}V_A(X, Y)}{\sqrt{\hat{\sigma}_P^2}} = i \cdot \frac{C\hat{O}V_A(X, Y)}{\sqrt{\hat{\sigma}_P^2}},$$

em que DS é o diferencial de seleção, dado pela média dos indivíduos selecionados menos a média da população original; $\hat{CÔV}_A(X, Y)$ é o estimador da covariância genética aditiva entre os indivíduos testados (unidade de seleção X) e seus parentes na população melhorada (Y); $\hat{\sigma}_p^2$ é o estimador da variância fenotípica das unidades testadas (X); e i é a intensidade de seleção, medida em unidades de desvio-padrão fenotípico da unidade de seleção (desvio padrão estandardizado, obtido em tabelas apropriadas). A intensidade de seleção só pode ser utilizada nas fórmulas de predição de ganhos genéticos quando as unidades de seleção apresentam uma distribuição aproximadamente normal. Caso contrário, deve-se utilizar a expressão com base no diferencial de seleção.

Uma expressão equivalente é aquela apresentada por EBERHART (1970), pela qual o ganho obtido por um ciclo de seleção (ΔG) é dado por

$$\Delta G = c \cdot h^2 \cdot DS = c \cdot \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_P^2} \cdot DS = c \cdot \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_P^2} \cdot \frac{DS}{\hat{\sigma}_P} = c \cdot i \cdot \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_P},$$

em que c é o controle parental; h^2 é o estimador da herdabilidade em sentido restrito, da unidade de seleção; $\hat{\sigma}_G^2$ é o estimador da variância genética aditiva entre as unidades de seleção; e $\hat{\sigma}_P$ é o estimador do desvio padrão fenotípico entre as unidades de seleção.

Geralmente, os diversos caracteres de importância econômica estão correlacionados entre si, em magnitude e sentido variados. Tal fato implica que a seleção em um caráter pode proporcionar alterações em outros, cujo sentido pode ser ou não de interesse do melhoramento. Assim, a quantificação dos efeitos indiretos da seleção de um caráter sobre outros é fundamental para que se possam orientar programas de melhoramento em que se objetive um material genético que reúna, simultaneamente, uma série de atributos favoráveis (CRUZ e REGAZZI, 1994).

A resposta esperada em um caráter J , quando a seleção é aplicada sobre o caráter I ($\Delta G_{J(I)}$), pode ser expressa como uma função do controle parental (c), da herdabilidade (h^2) e do diferencial de seleção indireto ($DS_{J(I)}$). É dada pela expressão

$$\Delta G_{J(I)} = c \cdot h_J^2 \cdot DS_{J(I)},$$

em que h_J^2 é o estimador da herdabilidade do caráter J e $DS_{J(I)}$ é o diferencial de seleção indireto, dado por

$$DS_{J(I)} = \bar{X}_{sJ} - \bar{X}_{oJ},$$

em que \bar{X}_{sJ} é a média dos indivíduos selecionados em relação ao caráter J, quando a seleção é praticada no caráter I; e \bar{X}_{oJ} é a média original do caráter J.

Quando se consideram dois caracteres, a alteração prevista para o caráter J, quando a seleção é praticada diretamente sobre o caráter I, é definida como sendo o produto entre a resposta direta em I (ΔG_I) e o coeficiente de regressão dos valores genéticos aditivos de J, em função dos valores genéticos aditivos de I ($\hat{\beta}$), conforme apresentado por CRUZ e REGAZZI (1994), dentre outros. Então,

$$\Delta G_{J(I)} = \hat{\beta} \cdot \Delta G_I \text{ ou } \Delta G_{J(I)} = \hat{\beta}^o \cdot DS_I.$$

Os estimadores dos coeficientes de regressão ($\hat{\beta}$), que mede a variação nos valores genéticos aditivos de J com a mudança de uma unidade nos valores genéticos aditivos de I, e ($\hat{\beta}^o$), que mede a variação nos valores genéticos aditivos de J com a mudança de uma unidade nos valores fenotípicos de I, são dados por

$$\hat{\beta} = \frac{C\hat{O}V_A(I, J)}{\hat{\sigma}_{AI}^2} = \frac{r_{AIJ} \cdot \hat{\sigma}_{AJ}}{\hat{\sigma}_{AI}},$$

$$\hat{\beta}^o = \frac{C\hat{O}V_A(I, J)}{\hat{\sigma}_{PI}^2}$$

em que $C\hat{O}V_A(I, J)$ é o estimador da covariância genética aditiva entre I e J; $\hat{\sigma}_{AI}^2$ é o estimador da variância genética aditiva do caráter I; r_{AIJ} é o estimador do coeficiente de correlação genética aditiva entre I e J; $\hat{\sigma}_{AJ}$ é o estimador do desvio padrão genético aditivo de J; e $\hat{\sigma}_{PI}^2$ é o estimador da variância fenotípica do caráter I.

Assim, tem-se para a resposta indireta em J, devido à seleção em I,

$$\Delta G_{J(I)} = i_I \cdot c \cdot \frac{\hat{\sigma}_{AJ}^2}{\hat{\sigma}_{PI}^2} \cdot \frac{\hat{\sigma}_{AJ} \cdot r_{AIJ}}{\hat{\sigma}_{AI}} = i_I \cdot c \cdot h_I \cdot \hat{\sigma}_{AJ} \cdot r_{AIJ}.$$

Estas expressões de predição de ganho genético, apesar da grande utilidade no melhoramento, são viesadas. Com exceção das comparações de

ganho realizado com ganho predito foi encontrado na literatura apenas um trabalho avaliando viés na predição de ganhos genéticos. LOPES et al. (2000) compararam, por meio de simulação e considerando uma característica binária de limiar, diversos métodos de predição de ganho genético devido à seleção massal, quanto à capacidade de predizer ganho genético próximo do ganho realizado. O ganho genético foi predito por quatro formas diferentes: usando herdabilidade obtida a partir dos componentes de variância estimados pela análise de variância dos dados (método da ANOVA); usando o método de DEMPSTER e LERNER (método DL); usando um método similar ao de DEMPSTER e LERNER, porém utilizando a verdadeira herdabilidade (método PT); e usando herdabilidade obtida por modelo linear misto generalizado, como descrito por WOLFINGER e O'CONNELL (método WO) e por SCHALL (método SCHALL). Verificaram que para características de baixa herdabilidade (menor que 30%) todos os métodos foram eficientes em predizer ganhos genéticos próximos do ganho realizado, independentemente do nível de incidência do fenótipo indesejável. A exceção foi o método WO, que superestimou os ganhos preditos quando a incidência do fenótipo indesejável foi superior a 75%. Para características de moderada a alta herdabilidade e com alta incidência do fenótipo indesejável, os métodos DL e WO superestimaram, enquanto a os métodos da ANOVA e SCHALL subestimaram os ganhos realizados.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEIGUELMAN, B. **Dinâmica dos genes nas famílias e nas populações**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1994. 472 p.
- CROW, J. F.; KIMURA, M. **An introduction to population genetics theory**. Harper & Row, Inc., New York. 1970. 591 p.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa: UFV, Imprensa Universitária, 1994. 390 p.
- EBERHART, S. A. Factors effecting efficiencies of breeding methods. **African Soils**, v.15, p.669-680. 1970.
- FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow, Longman Group Ltd., 1996. 464 p.
- HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. Ames, Iowa State University Press, 1981. 468 p.
- HARDY, G. H. Mendelian proportions in a mixed population. **Science**, v.28, p.49-50, 1908.
- HEDRICK, P. W. **Genetics of populations**. Jones and Bartlett Publishers, Inc. Boston, 1985. 629 p.
- LOPES, U. V.; HUBER, D. A.; WHITE, T. L. Comparison of methods for prediction of genetic gain from mass selection on binary threshold traits. **Silvae Genetica**, v.49, n.1, p.50-56, 2000.
- MORAIS, O. P. **Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriunda de inter cruzamentos, usando macho-**

- esterilidade.** Viçosa: UFV, 1992. 251 p. Dissertação (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa.
- MULLER, H. J.; OSTER, I.I. Principles of back mutation as observed in *Drosophila* and other organisms. p.407-415 in **Advances in Radiobiology**. Proc. 5ª Conf. Int. Radiobiol. (Stockh.), 1956. Oliver and Boyd, Edinburgh. 1957.
- SCHLAGER, G.; DICKIE, M. M. Natural mutation rates in the house mouse. Estimates for five specific loci and dominant mutation. **Mutation Res.**, v.11, p.89-96, 1971.
- SPIESS, E. B. **Genes in populations**. John Wiley & Sons, Inc., New York. 1989. 774 p.
- VENCOVSKY, R. Genética quantitativa. In: KEER, W. E. (Org.). **Melhoramento e genética**. São Paulo: Melhoramento, 1969. p.17-38.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (Eds). **Melhoramento e produção do milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.1. p.135-214.
- VIANA, J. M. S.; CRUZ, C. D.; BARROS, E. G. **Genética**. 2.ed. Viçosa: Editora UFV, 2003. v.1, 330 p.
- WEINBERG, W. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. **Fh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemb.**, v.64, p.369-382, 1908.
- WRICKE, G.; WEBER, W.F. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. New York: Walter de Gruyter, 1986. 406 p.

VIÉS NA PREDIÇÃO DE GANHOS GENÉTICOS COM SELEÇÃO MASSAL EM PLANTAS ALÓGAMAS

RESUMO

Por meio de simulação foi estudada a precisão das expressões de predição de ganho desenvolvidas em estudos de genética quantitativa e amplamente utilizadas em programas de melhoramento. Foram considerados sistemas gênicos com apenas um gene e com 10 genes com distribuição independente, nos quais houve variação quanto ao grau de dominância, quanto às frequências dos genes favoráveis na população original e quanto ao valor da herdabilidade em sentido amplo no primeiro ciclo de seleção. No sistema gênico com 10 genes foram considerados todos com as mesmas frequências gênicas e com frequências diferentes. Com 10 genes e diferentes frequências gênicas houve variação também quanto ao controle parental, proporção de indivíduos selecionados, tamanho amostral e viés na estimativa da variância ambiental. Foram avaliados o viés percentual entre ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção massal e a correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção, considerando os diferentes sistemas gênicos. Verificou-se que nos casos de viés percentual baixo (inferior a 100%), ocorridos principalmente com dominância parcial e ausência de dominância, a principal fonte de viés foi a pressuposição de igualdade da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção (X) e seu parente na população melhorada (Y) a $2r_{XY}\sigma_A^2$. Nas situações de elevado viés percentual (acima de 100%),

ocorridas principalmente com sobredominância e dominância completa, a principal fonte de viés foi o uso de variância genotípica no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito. Com sistema gênico de 10 genes as expressões foram bem mais precisas que com sistema gênico de apenas um gene, embora com sobredominância e dominância completa tenham ocorrido algumas situações com viés elevado, principalmente quando foram utilizadas variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo nas expressões de predição de ganho. Verificou-se que, com dominância, assumir ganho predito com seleção em ambos os sexos igual ao dobro do ganho predito com seleção em apenas um sexo é apenas uma aproximação e mais uma fonte de viés entre os ganhos teórico e predito. A seleção antes do florescimento aumentou o viés devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada e diminuiu o viés devido ao uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, em comparação com a seleção após o florescimento. Houve aumento na média das correlações entre os ganhos teórico e predito com o aumento do controle parental. O aumento na proporção de selecionados elevou consideravelmente a média do viés percentual entre os ganhos teórico e predito e diminuiu a média da correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção, mas apenas com o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo (estimadas ou paramétricas). As médias de viés não foram sensivelmente afetadas pela redução no tamanho amostral, a não ser com o uso de variância genotípica ou com herdabilidade em sentido amplo estimadas, onde foram observados aumentos de 19 a 72%. A média das correlações foi reduzida em 3%, com a diminuição do tamanho amostral, independentemente de como foi obtido o ganho predito. Viés de 30% na estimativa de variância ambiental aumentou o viés percentual entre ganhos teórico e predito apenas quando utilizados valores estimados de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo. Nestas situações houve uma sensível diminuição na média das correlações entre ambos ao longo de 10 ciclos de seleção massal.

Palavras-chave: Ganho predito, ganho realizado, seleção massal, simulação.

1. INTRODUÇÃO

Segundo ALLARD (1960) a seleção massal é, dentre os métodos de melhoramento conhecidos, o mais simples e antigo. Por este método, plantas são avaliadas e selecionadas fenotipicamente. Nenhuma outra informação além do fenótipo da planta é usada como critério de seleção. Foi praticada pelos primeiros colonizadores do México e América Central, quando o milho foi domesticado em torno de 7000 anos atrás (WILKES, 1972). É provável que as primeiras variedades melhoradas tenham sido desenvolvidas por esse método.

Em 1896, na Universidade de Illinois, foi iniciado um programa de seleção massal divergente para teor de óleo e proteína em milho. Após 90 gerações de seleção, o teor médio de óleo passou de 4,7%, na população original, para 16,6% no subgrupo de alto conteúdo, e 0,4% no subgrupo com baixo conteúdo de óleo. O ganho médio por ciclo foi de 2,8% e -1%, respectivamente. O teor de proteína passou de 10,9%, na população original, para 25% no subgrupo com alto teor, e para 4,0% no subgrupo com baixo teor. O ganho médio por ciclo foi de 1,44% e -0,7% (BORÉM, 1998). Embora o ganho por geração tenha sido pequeno, esses resultados comprovam a eficiência da seleção massal.

Resultados diferentes foram obtidos em outros trabalhos. PATERNIANI e CAMPOS (1999) relatam que em várias tentativas de melhorar variedades de milho por seleção massal, conduzidas no final do século XIX e nas primeiras décadas do século XX, por pesquisadores norte-americanos, não se conseguiram resultados satisfatórios. Apontam como fatores responsáveis por

esses insucessos a ausência de controle da heterogeneidade do solo; a falta de controle do efeito de competição e sua ausência, em razão das falhas entre plantas vizinhas; a falta de amostragem adequada das sementes escolhidas; e, em vários casos, a falta de isolamento entre campos de milho plantados com diferentes materiais.

Com o fim de contornar esses problemas, GARDNER (1961) sugeriu a seleção massal estratificada, que consiste essencialmente em dividir o campo em parcelas ou estratos, sendo a seleção praticada separadamente para cada estrato.

Na cultura do milho o método mostrou-se eficiente para a melhoria de diversas características. GARDNER (1961) obteve um ganho realizado médio em rendimento de grãos na variedade de milho "Hays Golden", em quatro gerações, de 3,93% por ano, em relação à população original. TORREGOZA e HARPSTEAD (1967), após 11 ciclos de seleção massal para prolificidade em milho, verificaram aumento de 48% e ainda obtiveram um ganho indireto em produção de 35%. ODHIAMBO e COMPTON (1987) obtiveram, após 20 ciclos de seleção massal divergente para peso de semente, uma diminuição média de 7,21 g por ciclo no peso de 1000 grãos, com seleção para reduzir o tamanho da semente, e um ganho médio de 4,68 g por ciclo, com seleção para aumento no tamanho da semente. LOPES-REYNOSO e HALLAUER (1998) obtiveram, em 27 ciclos de seleção, ganho médio de 1,4% por ciclo, com seleção para aumento do comprimento da espiga, e redução de 1,9% por ciclo, com seleção para redução do comprimento.

LEON e COORS (2002) citam que, após 24 ciclos de seleção para prolificidade na população "Golden Glow", o número de espigas por planta, sob cultivo com baixa densidade de plantas (15070 plantas/ha), passou de 1,61 no ciclo zero para 4,93 no ciclo 24, ou seja, um ganho de 206% ao longo de 24 ciclos de seleção.

Com a finalidade de melhorar o controle da heterogeneidade do solo, J. R. Zinsly, citado por PATERNIANI e MIRANDA FILHO, sugeriu o plantio sistemático de um genótipo constante, geralmente um híbrido simples, que serve de referência comparativa das produções de grãos das plantas vizinhas. PATERNIANI (1990) denominou esse esquema de seleção massal estratificada geneticamente.

O ganho a ser obtido pelo processo de seleção massal pode ser predito por meio das expressões de predição de ganho genético. Quando a recombinação é feita utilizando-se pólen tanto de indivíduos selecionados, quanto de não selecionados (seleção após o florescimento), o progresso esperado por seleção massal (ΔG), obtido pela expressão de VENCovsky (1987), é dado por

$$\Delta G = DS \cdot \frac{C\hat{O}V_A(X, Y)}{\hat{\sigma}_P^2} = DS \cdot \frac{(1/2)\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_P^2} = i \cdot \frac{(1/2)\hat{\sigma}_A^2}{\sqrt{\hat{\sigma}_P^2}} = c \cdot i \cdot \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\sqrt{\hat{\sigma}_P^2}},$$

que é a função desenvolvida por EBERHART (1970), em que DS é o diferencial de seleção, $C\hat{O}V_A(X, Y)$ é a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção (X) e seu parente na população melhorada (Y), $\hat{\sigma}_P^2$ e $\hat{\sigma}_A^2$ são os estimadores das variâncias fenotípica e genética aditiva entre as unidades de seleção, respectivamente, i é a intensidade de seleção e $c=1/2$ é o controle parental.

Quando a seleção é praticada em ambos os sexos (seleção antes do florescimento), o ganho é considerado o dobro, ou seja,

$$\Delta G = 2 \cdot \frac{(1/2)\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_P^2} \cdot DS = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_P^2} \cdot DS = i \cdot \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\sqrt{\hat{\sigma}_P^2}},$$

sendo o controle parental igual a 1.

Embora as expressões desenvolvidas para cálculo dos ganhos preditos tenham contribuído muito para o melhoramento genético, elas são apenas aproximadas, existindo um viés nas estimativas obtidas. Enquanto o ganho realizado médio obtido por GARDNER (1961) foi de 3,93%, o ganho predito foi de 4,5%. Houve um viés médio de 15% na estimativa do ganho predito. Resultados obtidos com outros esquemas de seleção também apontam diferenças entre ganhos teórico e predito. ARRIEL et al. (1993), trabalhando com as populações de milho representantes do ciclo original e dos ciclos I, II e III da população CMS-39, obtida pelo Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo (CNPMS/EMBRAPA) e submetida à seleção de famílias de meios-irmãos para produção de grãos, estimaram ganho realizado médio por ciclo de 3,6%, enquanto o ganho esperado médio tinha sido de 7,2%, sendo o viés entre os ganhos teórico e predito de 100%.

BONOMO (1997) praticou um ciclo de seleção entre famílias de meios-irmãos na variedade de milho Palha Roxa. Utilizou quatro intensidades de

seleção e, posteriormente, avaliou as populações melhoradas (P_I , P_{II} , P_{III} e P_{IV}) juntamente com a original. Verificou que os ganhos realizados para produção foram concordantes com os preditos apenas em sentido, mas não em magnitude. Os ganhos realizados foram inferiores aos preditos. Os ganhos percentuais preditos para produção nas populações P_I , P_{II} , P_{III} e P_{IV} são, respectivamente, 23,05%, 20,37%, 18,58% e 16,58%, enquanto que os ganhos realizados foram 12,24%, 8,86%, 8,45% e 10,80%.

MATTA (2000) praticou seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos na população de milho pipoca Beija-Flor. Os valores dos ganhos preditos, utilizando herdabilidade em sentido restrito, foram 6,3% para capacidade de expansão e 22% para produção. No entanto, a população Beija-Flor ciclo I foi 10% superior à população original em relação ao caráter capacidade de expansão e 13% superior em relação à produção. O ganho predito de 6,3% para capacidade de expansão foi obtido quando, no cálculo do ganho predito pela seleção dentro, foi utilizada a expressão com base no diferencial de seleção. Quando foi utilizada a expressão com base na intensidade de seleção, o ganho total predito para capacidade de expansão foi de 8% e, portanto, um pouco mais próximo do ganho realizado.

VILARINHO (2001), após realizar seleção de famílias S_1 para produção de linhagens da população de milho-pipoca Beija-Flor, encontrou boa concordância em relação ao sentido dos ganhos preditos, mas não em relação à magnitude. Com seleção direta para capacidade de expansão encontrou ganho predito de 2,17 mL/g (8,55%), enquanto o ganho realizado foi 1,03 mL/g (5,52%). O viés percentual foi de 55%. Quando a seleção foi praticada com base no índice de MULAMBA e MOCK (1978), com peso 1 para produção e 2 para CE, o ganho predito foi 2,04 mL/g e o realizado foi 1,56 mL/g, sendo o viés de 31%. Quando praticou seleção de famílias S_2 , não houve boa concordância nem em relação ao sentido, nem em relação à magnitude.

Sendo assim, o objetivo deste trabalho foi investigar a magnitude do viés na predição de ganhos genéticos com seleção massal em programas de melhoramento intrapopulacional.

2. ASPECTOS TEÓRICOS E CARACTERIZAÇÃO DOS SISTEMAS GÊNICOS

2.1. Aspectos teóricos

Considerando o caso de seleção massal em espécie alógama, numa população em equilíbrio de Hardy-Weinberg, não endogâmica, em relação a um gene com as formas alélicas A_1 e A_2 , que aumenta e diminui a expressão do caráter, respectivamente, as probabilidades dos genótipos são

$$p^2 A_1A_1 : 2pq A_1A_2 : q^2 A_2A_2$$

sendo p e q as freqüências dos genes A_1 e A_2 , respectivamente.

As probabilidades dos genótipos no grupo de plantas selecionadas são

$$\begin{aligned} & p^2 / [p^2 + 2pq(1 - s_H) + q^2(1 - s_R)] A_1A_1 \\ & 2pq(1 - s_H) / [p^2 + 2pq(1 - s_H) + q^2(1 - s_R)] A_1A_2 \\ & q^2(1 - s_R) / [p^2 + 2pq(1 - s_H) + q^2(1 - s_R)] A_2A_2 \end{aligned}$$

sendo s_H a intensidade de seleção contra os heterozigotos, portadores do alelo indesejável A_2 , e s_R a intensidade de seleção contra os homozigotos para o alelo desfavorável. A função

$$p^2 + 2pq(1 - s_H) + q^2(1 - s_R) = 1 - 2pqs_H - q^2s_R = P_S$$

é a proporção de selecionados, a qual é função das freqüências gênicas iniciais e dos valores s_H e s_R . Não havendo seleção (natural ou artificial), $s_H = s_R = 0$ e, portanto, $P_S = 1$.

Todos os resultados obtidos e apresentados foram desenvolvidos assumindo ausência de seleção natural, mutação, migração e deriva genética.

Na população melhorada, a alteração na frequência do gene favorável devido à seleção após o florescimento é

$$\Delta p_1 = \frac{pq [s_H(p - q) + qs_R]}{2P_s}$$

A média da população melhorada é

$$M_1 = m + \left[\frac{(p - q) \cdot (1 - pq s_H) + q^3 s_R}{P_s} \right] a + \left[\frac{pq [2 - qs_H(1 + 2p) - q^2 s_R] [2 - ps_H(1 + 2q) - qs_R(1 + q)]}{2P_s^2} \right] d = M + \Delta G_1,$$

sendo m a média dos valores genotípicos dos homozigotos, a o desvio entre o valor genotípico do homozigoto de maior expressão e m , d o desvio entre o valor genotípico do heterozigoto e m e

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

a média da população original.

O ganho genético devido à seleção (ΔG_1) é

$$\Delta G_1 = M_1 - M = 2(\Delta p_1)\alpha - 2(\Delta p_1)^2 d,$$

sendo α o efeito de substituição do gene A_2 pelo A_1 . Expressando esse ganho genético teórico de outra forma, para que possa ser comparado com a expressão de ganho predito e, sabendo que a intensidade de seleção é o quociente entre a altura da ordenada da distribuição normal padrão correspondente ao ponto de truncamento (a_t) e a proporção de selecionados (P_s), de tal forma que $i = a_t/P_s$, temos

$$\begin{aligned} \Delta G_1 &= \frac{2pq\alpha^2 [s_H(p - q) + qs_R]}{2\alpha P_s} - \left\{ \frac{pq [s_H(p - q) + qs_R]}{2P_s} \right\}^2 d \\ &= \frac{1}{2} \cdot i \cdot \sigma_A^2 \left\{ \frac{s_H(p - q) + qs_R}{a_t \alpha} - \frac{pqi [s_H(p - q) + qs_R]^2}{2a_t^2 \alpha^2} \cdot d \right\} \end{aligned}$$

O ganho genético esperado ou predito é, usando a fórmula de EBERHART (1970),

$$\Delta G_e = \frac{1}{2} \cdot i \cdot \frac{\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_P^2}},$$

sendo $\frac{1}{2}$ o controle parental, i a intensidade de seleção, $\sigma_A^2 = 2pq\alpha^2$ a variância genética aditiva na população base e σ_P^2 a variância fenotípica na população avaliada.

Portanto, há igualdade dos ganhos genéticos teórico (ΔG_1) e predito (ΔG_e) quando

$$\frac{s_H(p-q) + qs_R}{a_t \hat{a}} - \frac{pqi [s_H(p-q) + qs_R]^2}{2a_t^2 \hat{a}^2} \cdot d = \frac{1}{\sqrt{\sigma_P^2}}$$

ou ainda, quando

$$\sigma_P^2 = \frac{1}{\left\{ \frac{s_H(p-q) + qs_R}{a_t \hat{a}} - \frac{pqi [s_H(p-q) + qs_R]^2}{2a_t^2 \hat{a}^2} \cdot d \right\}^2}$$

O viés (V) na predição do ganho genético é

$$V = \sqrt{\sigma_P^2} - \frac{1}{\frac{s_H(p-q) + qs_R}{a_t \hat{a}} - \frac{pqi [s_H(p-q) + qs_R]^2}{2a_t^2 \hat{a}^2} \cdot d}$$

Em termos percentuais,

$$V(\%) = \frac{V}{\Delta G} \cdot 100$$

Então,

$$\Delta G_e = \Delta G_1 + V$$

Com seleção massal antes do florescimento a alteração na frequência do gene favorável devido à seleção é

$$\Delta p_2 = \frac{pq [s_H(p-q) + qs_R]^2}{P_S}$$

A média da população melhorada é

$$M'_1 = m + \frac{p-q + q^2 s_R}{P_S} \cdot a + \frac{2pq(1 - qs_H)(1 - ps_H - qs_R)}{P_S^2} \cdot d = M + \Delta G_2,$$

sendo ΔG_2 , o ganho genético devido à seleção massal antes do florescimento, dado por

$$\Delta G_2 = M'_1 - M = 2(\Delta p_2)\alpha - 2(\Delta p_2)^2 d,$$

que, sendo expresso de forma a ser comparado com o ganho predito, fica

$$\Delta G_2 = 1 \cdot i \cdot \sigma_A^2 \left\{ \frac{s_H(p-q) + qs_R}{a_t \alpha} - \frac{pqi [s_H(p-q) + qs_R]^2}{a_t^2 \alpha^2} \cdot d \right\}$$

O ganho predito pela fórmula de EBERHART (1970) é

$$\Delta G_e = 1 \cdot i \cdot \frac{\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_P^2}},$$

sendo 1 o controle parental.

Portanto, há igualdade entre os ganhos teórico e predito quando

$$\left\{ \frac{s_H(p-q) + qs_R}{a_t \alpha} - \frac{ipq [s_H(p-q) + qs_R]^2}{(a_t \alpha)^2} \cdot d \right\} = \frac{1}{\sqrt{\sigma_P^2}}$$

A razão

$$\frac{\Delta G_2}{\Delta G_1} = \frac{1 \cdot i \cdot \sigma_A^2 \left\{ \frac{s_H(p-q) + qs_R}{a_t \alpha} - \frac{pq [s_H(p-q) + qs_R]^2}{a_t^2 \alpha^2} \cdot d \right\}}{\frac{1}{2} \cdot i \cdot \sigma_A^2 \left\{ \frac{s_H(p-q) + qs_R}{a_t \alpha} - \frac{pq [s_H(p-q) + qs_R]^2}{2a_t^2 \alpha^2} \cdot d \right\}}$$

só é igual a dois se não houver dominância e, assim, somente nesta situação o ganho com seleção massal antes do florescimento será duas vezes o ganho com seleção massal após o florescimento. Portanto, havendo dominância, assumir que a seleção sobre os dois sexos implica em ganho predito duas vezes maior que no caso de seleção sobre apenas um dos sexos é uma aproximação e mais uma fonte de viés.

Como os valores s_H e s_R não podem ser atribuídos aleatoriamente, apesar de variarem de 0 a 1, pelo menos em teoria, pois certamente variam em função das freqüências gênicas (numa população com baixa freqüência do favorável, os valores s_H e s_R podem não assumir o valor 1, dependendo de P_s), do grau de dominância, da proporção de selecionados (intensidade de seleção), da magnitude da variação ambiental ou residual, comparativamente à variação genotípica, do controle parental, etc., a avaliação da magnitude do viés na predição de ganhos deve ser feita a partir de simulação, contrariando a expectativa inicial de que seria possível um estudo teórico sobre viés na predição de ganhos genéticos devidos à seleção.

2.2. Caracterização dos sistemas gênicos

Como as freqüências dos genes favoráveis numa população podem assumir infinitos valores, foram considerados três valores na tentativa de representar todas as possíveis populações. Tomou-se $p = 0,1$ para representar populações pouco melhoradas, $p = 0,5$ para representar populações com

freqüência intermediária do gene favorável e $p = 0,9$ para representar populações muito melhoradas, ficando assim definidas três classes de populações.

Em cada classe de população foram considerados sete graus de dominância: $d/a = 2$ e -2 (sobredominância), 1 e -1 (dominância completa), $\frac{1}{2}$ e $-\frac{1}{2}$ (dominância parcial) e 0 (ausência de dominância). Com grau de dominância positivo, o gene favorável (aquele que aumenta a expressão do caráter) é dominante, enquanto que com grau de dominância negativo é recessivo.

Houve ainda variação quanto ao valor paramétrico da herdabilidade em sentido amplo em nível de planta, por meio da magnitude dos efeitos ambientais introduzidos. Assim, foram consideradas situações de alta (90%), média (50%) e baixa (10%) herdabilidade. Devido à impossibilidade de se conseguir exatamente o valor desejado de herdabilidade, permitiu-se uma variação de 4 pontos percentuais em torno do valor desejado.

Foram considerados sistemas gênicos com apenas um e com 10 genes, sendo que, no segundo, foram considerados, inicialmente, os dez genes com as mesmas freqüências gênicas.

No sistema gênico com apenas um gene os efeitos ambientais foram introduzidos de duas maneiras distintas: considerando uma única distribuição de efeitos ambientais para todos os genótipos e considerando uma distribuição de efeitos ambientais para cada classe genotípica. No sistema gênico com 10 genes foram introduzidos apenas de uma maneira: considerando uma distribuição de efeitos ambientais para cada classe genotípica.

Desta forma, no sistema gênico com apenas um gene, ficaram definidos dois conjuntos de 63 situações cada (três classes de população x sete graus de dominância x três valores paramétricos de herdabilidade em sentido amplo). No sistema gênico com 10 genes ficou definido apenas um conjunto de 63 situações.

Em cada situação descrita foi considerada uma população inicial (tamanho amostral) de 1000 plantas, na qual foi praticada seleção massal após o florescimento (controle parental = $\frac{1}{2}$), com 10% das melhores plantas selecionadas (intensidade de seleção = $1,755$). O viés percentual entre os ganhos genéticos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção foi então obtido, considerando oito diferentes formas de cálculo do ganho predito: utilizando

valores paramétricos e valores estimados de variância aditiva ou variância genotípica, na expressão com base na intensidade de seleção, e utilizando valores paramétricos e valores estimados de herdabilidade em sentido restrito ou herdabilidade em sentido amplo, na expressão com base no diferencial de seleção. Ainda considerando estas oito diferentes formas de cálculo dos ganhos preditos, foi obtida, para cada situação, a correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, sendo que, apenas no primeiro ciclo houve controle do valor da herdabilidade. Nos demais ciclos foi mantida constante a magnitude dos efeitos ambientais, independentemente do valor de herdabilidade obtido. Foi considerada a realização de uma geração de recombinação após cada ciclo de seleção.

A variância aditiva estimada foi obtida nas planilhas desenvolvidas para o estudo da seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos e entre e dentro de famílias de irmãos-completos, por regressão pai-progênie e por regressão média dos pais-progênie, respectivamente, considerando cada situação e cada sistema gênico. Foram feitas 10 simulações para cada situação, obtendo-se 10 valores de variância aditiva estimada por regressão pai-progênie e 10 valores por regressão média dos pais-progênie. A média destes 20 valores foi tomada como a variância aditiva estimada no caso de seleção massal.

Posteriormente, no sistema gênico com 10 genes, tentou-se reproduzir uma situação em que 60% dos genes favoráveis estavam em baixa frequência, 30% estavam em frequência intermediária e 10% estavam em frequência elevada. Assim, foram considerados seis dos 10 genes com frequência do gene favorável igual a 0,1, três com frequência igual a 0,5 e um com frequência igual a 0,9. Nesta população houve variação quanto ao grau de dominância e quanto ao valor paramétrico da herdabilidade em sentido amplo em nível de planta, conforme já descrito, ficando caracterizadas 21 diferentes situações (uma classe de população x sete graus de dominância x três valores paramétricos de herdabilidade em sentido amplo).

Em cada uma das 21 situações diferentes foi praticada seleção massal, porém considerando cinco condições distintas:

1^a - Seleção após o florescimento ($c = \frac{1}{2}$), tamanho da população inicial igual a 1000 plantas, sendo 10% selecionadas ($i = 1,755$) e viés na estimativa da variância ambiental igual a zero. Esta situação corresponde à mesma dos itens

anteriores quanto ao controle parental, tamanho amostral, proporção de selecionados e viés na estimativa da variância ambiental;

2ª - Seleção antes do florescimento ($c = 1$) e o restante igual à primeira condição;

3ª - 30% de indivíduos selecionados ($i = 1,159$) e o restante igual à primeira condição;

4ª - Tamanho da população inicial (tamanho amostral) igual a 500 plantas, sendo o restante igual à primeira condição; e

5ª - Viés na estimativa da variância ambiental igual a 30% acima do valor real, mantendo o restante igual à primeira condição.

O viés percentual entre os ganhos genéticos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, em relação ao ganho teórico, e a correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção massal foram obtidos, conforme já descrito.

A partir desse viés foram verificadas as situações em que o ganho predito se aproxima ou se afasta do teórico e por meio da correlação ao longo dos 10 ciclos de seleção foram verificadas as situações em que houve e em que não houve boa associação linear entre ambos ao longo dos 10 ciclos de seleção.

Para a simulação das populações e dos caracteres foi empregado o programa Excel[®], da Microsoft[®]. Primeiramente foram simulados os 1000 indivíduos, considerando as freqüências gênicas desejadas. Em seguida, de acordo com o grau de dominância, foram calculados os valores genotípicos de cada indivíduo. Foram atribuídos os efeitos ambientais, cuja amplitude foi definida de forma que a herdabilidade obtida estivesse dentro do nível desejado. De posse dos valores genotípicos e dos desvios atribuídos ao ambiente foram obtidos os valores fenotípicos de cada indivíduo. Com base nos valores fenotípicos foi praticada a seleção, obtendo-se a freqüência gênica do grupo de plantas selecionadas e, considerando o controle parental, a freqüência gênica da população melhorada, cuja média foi obtida considerando que a população estava em equilíbrio de Hardy-Weinberg. De posse da média da população melhorada foi obtido o ganho teórico que foi comparado com os ganhos preditos. Considerando as freqüências gênicas da população melhorada o processo foi reiniciado e repetido até completar os 10 ciclos de seleção.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Sistemas gênicos com um e 10 genes e mesmas frequências gênicas

Quando o ganho predito foi calculado com base nos valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, considerando estimativa não viesada da variância ambiental e, ainda, que as unidades de seleção apresentam distribuição normal, a única fonte de viés entre os ganhos teórico e predito foi a pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção (X) e seu parente na população melhorada (Y) é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles (r_{XY}) vezes a variância aditiva na população original (σ_A^2), ou seja, $COV_A(X, Y) = 2r_{XY}\sigma_A^2$. Essa pressuposição só é verdadeira caso não ocorra alteração de frequência gênica na população melhorada, devida à seleção. Como se espera que a seleção seja eficiente, deve haver mudança de frequência gênica e, portanto, essa pressuposição é apenas uma aproximação.

Com o uso da expressão com base no diferencial de seleção, não é necessário que as unidades de seleção apresentem distribuição normal para que a expressão possa ser utilizada. Desta forma, as diferenças observadas entre as expressões com base na intensidade de seleção e no diferencial de seleção são devidas à falta de normalidade dos valores fenotípicos dos indivíduos.

Inicialmente foi avaliado o viés entre os ganhos teórico e predito devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre X e Y. Considerando sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas, os resultados de viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, com o uso de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, para as 63 situações avaliadas, são apresentados na Tabela 1.

Quando o ganho predito foi calculado com base no valor paramétrico da variância aditiva, o viés percentual variou de -60,5 a 1.024,87%. Entretanto, em 60 das 63 situações, o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 57%, enquanto que, considerando apenas as 60 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 25%. Em 13 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 10%, sendo que, destas 13, nove foram com ausência de dominância e dominância parcial. Viés percentual elevado ocorreu apenas em três situações: com dominância completa, gene favorável dominante, em populações muito melhoradas, com média e alta herdabilidade, e com sobredominância, gene favorável recessivo, em populações pouco melhoradas, com altos valores de herdabilidade.

Com média e alta herdabilidade houve tendência de superestimar os ganhos em populações muito melhoradas e subestimá-los em populações pouco melhoradas. Com baixa herdabilidade houve tendência de subestimá-los, independentemente das frequências gênicas.

Com o uso de valores paramétricos da herdabilidade em sentido restrito o viés variou de -59,52 a 813,36% e, em 60 das 63 situações, o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 46%, enquanto que, considerando apenas as 60 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 22%. O valor absoluto do viés ficou abaixo de 10% em 22 situações, sendo 16 com ausência de dominância e dominância parcial. Viés elevado ocorreu exatamente nas mesmas situações ocorridas com o uso de valores paramétricos da variância aditiva.

Tabela 1 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção quando, para cálculo dos ganhos preditos, foram utilizados valores paramétricos de variância, na expressão com base na intensidade de seleção, e de herdabilidade, na expressão com base no diferencial de seleção, para as 63 situações avaliadas

Ganho predito	$h_{a_{par}}^2$ (%)	ρ	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,1	-42,87	-45,42	-41,30	-22,10	-50,17	-25,62	-24,36
		0,5	57,12	-33,68	-47,55	-39,29	-35,85	-26,78	-59,69
		0,9	-48,73	-15,79	-19,39	-24,83	-11,79	-20,87	-49,08
	50	0,1	-6,72	-14,53	4,47	-12,00	-26,85	-60,50	61,25
		0,5	9,38	5,26	-1,87	-2,55	-2,02	-19,77	-30,74
		0,9	-31,12	1024,87	9,19	11,39	20,98	9,05	13,71
	90	0,1	13,48	-11,02	-5,89	-15,38	-19,77	-55,56	348,00
		0,5	90,53	22,89	4,49	2,75	-6,88	-16,29	-18,39
		0,9	-16,54	720,62	26,93	21,99	13,01	26,07	12,63
ΔG_2	10	0,1	-36,79	-42,38	-39,95	-22,10	-43,94	309,09	126,92
		0,5	371,36	-0,52	-41,00	-39,29	-27,83	9,83	20,93
		0,9	53,80	363,17	-9,31	-24,83	-9,77	-16,47	-43,66
	50	0,1	3,21	-9,78	6,86	-12,00	-17,71	117,26	383,76
		0,5	228,14	57,89	10,40	-2,55	10,22	20,34	107,78
		0,9	106,63	5186,79	22,84	11,39	23,76	15,11	25,83
	90	0,1	25,57	-6,07	-3,73	-15,38	-9,74	144,42	1244,01
		0,5	471,58	84,34	17,55	2,75	4,76	25,57	144,84
		0,9	150,38	3513,41	42,80	21,99	15,60	33,07	24,63
ΔG_3	10	0,1	-41,22	-47,76	-42,33	-30,47	-52,12	-30,03	-24,97
		0,5	58,01	-36,17	-48,60	-39,44	-36,90	-27,68	-59,52
		0,9	-50,54	-26,38	-23,72	-29,35	-18,87	-25,80	-50,36
	50	0,1	0,97	-9,39	3,96	-8,98	-21,53	-52,49	64,59
		0,5	10,62	4,65	-5,85	-1,42	1,67	-10,19	-26,75
		0,9	-28,67	813,36	1,03	9,32	21,45	3,52	10,18
	90	0,1	19,24	-1,01	3,20	-7,02	2,11	-28,27	353,79
		0,5	72,61	16,42	1,32	3,19	-4,38	-11,01	-14,99
		0,9	-16,54	398,52	-4,76	3,55	5,79	15,67	1,47
ΔG_4	10	0,1	-34,96	-44,86	-41,01	-30,47	-46,14	284,85	125,08
		0,5	374,02	-4,25	-42,18	-39,44	-29,01	8,48	21,44
		0,9	48,37	304,93	-14,18	-29,35	-17,01	-21,68	-45,07
	50	0,1	11,72	-4,35	6,35	-8,98	-11,72	161,30	393,78
		0,5	231,87	56,97	5,92	-1,42	14,38	34,71	119,76
		0,9	113,99	4023,51	13,66	9,32	24,24	9,27	21,92
	90	0,1	31,94	4,49	5,57	-7,02	14,87	294,53	1261,37
		0,5	417,82	74,64	13,99	3,19	7,58	33,49	155,04
		0,9	150,39	1741,87	7,14	3,55	8,22	22,10	12,28

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo.

Com dominância completa e gene favorável dominante, espera-se que em populações com alta frequência do gene dominante, tanto plantas homozigotas para o dominante (em maior proporção), como heterozigotas (em menor proporção) sejam selecionadas, de tal forma que a alteração (para mais ou para menos) na frequência do gene favorável, devida à seleção, seja pequena e, por conseguinte, o ganho teórico também. Devido à existência de efeitos ambientais e da seleção ser praticada com base no valor fenotípico, sempre haverá um diferencial de seleção entre o grupo de indivíduos selecionados e a população original, o que leva à obtenção de algum ganho predito e, conseqüentemente, ao viés entre os ganhos teórico e predito. Portanto, os altos valores de viés percentual obtidos nestas situações não implicaram em altos ganhos preditos, mas apenas em algum ganho predito quando o ganho teórico foi praticamente zero.

As correlações entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, com o emprego de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, considerando sistema gênico de 10 genes e mesmas frequências, encontram-se na Tabela 2.

Quando o ganho predito foi obtido com base na variância aditiva, em apenas três das 63 situações a correlação foi inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,9, considerando magnitude e direção, e 0,91, considerando apenas magnitude. Considerando apenas as situações cuja correlação foi superior a 0,5, a média foi 0,94. Em 49 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9. As três situações com baixa correlação coincidem exatamente com as três situações nas quais o viés percentual foi elevado.

Quando o ganho predito foi obtido com base na herdabilidade em sentido restrito, correlação inferior a 0,5 foi observada somente em três das 63 situações avaliadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,9, considerando magnitude e direção, e 0,91, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,95. Em 51 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9. Novamente, as situações de correlação muito baixa coincidiram com as situações de viés percentual elevado.

Tabela 2 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, nas 63 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e mesmas frequências gênicas, usando variâncias e herdabilidades paramétricas para cálculo dos ganhos preditos

Ganho predito	$h_{a\text{par}}^2$ (%)	ρ	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,1	0,98	0,85	0,74	0,76	0,98	0,98	0,95
		0,5	0,75	0,99	0,90	0,96	0,96	0,54	0,68
		0,9	0,98	0,80	0,99	0,99	0,97	0,97	0,96
	50	0,1	0,99	0,99	0,96	0,88	0,89	0,98	0,95
		0,5	0,98	1,00	0,99	0,99	0,98	0,98	0,98
		0,9	0,87	-0,26	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	90	0,1	1,00	0,99	0,99	0,97	0,96	0,98	-0,07
		0,5	0,98	1,00	0,99	1,00	0,99	0,98	0,96
		0,9	0,79	0,18	0,99	0,98	0,97	0,98	0,97
ΔG_2	10	0,1	0,93	0,81	0,72	0,76	0,98	0,99	0,82
		0,5	0,75	0,98	0,90	0,96	0,95	0,53	-0,02
		0,9	-0,98	0,75	0,99	0,99	0,97	0,97	0,97
	50	0,1	0,97	0,97	0,96	0,88	0,94	0,98	0,82
		0,5	0,97	0,99	0,99	0,99	0,98	0,98	0,80
		0,9	-0,92	-0,27	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	90	0,1	0,98	0,96	0,98	0,97	0,97	0,98	0,22
		0,5	0,97	0,98	0,98	1,00	1,00	0,99	0,88
		0,9	-0,91	0,13	1,00	0,98	0,97	0,99	0,98
ΔG_3	10	0,1	0,98	0,84	0,76	0,83	0,97	0,99	0,94
		0,5	0,73	0,99	0,92	0,96	0,96	0,60	0,70
		0,9	0,98	0,80	0,99	0,98	0,97	0,97	0,97
	50	0,1	0,99	0,99	0,98	0,92	0,94	0,99	0,94
		0,5	0,98	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
		0,9	0,88	-0,33	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00
	90	0,1	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99	-0,06
		0,5	0,98	1,00	0,99	1,00	1,00	0,99	0,98
		0,9	0,81	0,02	0,99	0,98	0,99	0,99	0,98
ΔG_4	10	0,1	0,94	0,79	0,74	0,83	0,97	0,98	0,80
		0,5	0,71	0,98	0,92	0,96	0,96	0,56	0,01
		0,9	-0,98	0,75	0,99	0,98	0,97	0,97	0,97
	50	0,1	0,97	0,97	0,98	0,92	0,98	0,95	0,81
		0,5	0,96	0,99	0,99	0,99	0,99	0,97	0,79
		0,9	-0,92	-0,38	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00
	90	0,1	0,99	0,99	0,99	0,99	0,95	0,92	0,25
		0,5	0,95	0,99	0,99	1,00	1,00	0,99	0,85
		0,9	-0,87	-0,12	0,99	0,98	0,99	0,99	0,99

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo.

Na maior parte das situações avaliadas o viés percentual entre os ganhos teórico e predito foi inferior a 100%, sendo a média do viés percentual, nesses casos, inferior a 26%. Da mesma forma, a correlação entre os ganhos teórico e predito foi superior a 0,9 na maioria das situações. Diante disso, embora existam situações isoladas em que o viés percentual entre os dois ganhos seja alto, conclui-se que a pressuposição considerada não representa uma fonte de viés que invalida o uso das expressões de predição de ganho.

No sistema gênico com apenas um gene o número de situações com viés acima de 100% foi maior, assim como a média dos valores absolutos do viés percentual nestas situações. Viés percentual maior que 100% foi observado em 18 situações com o uso de valores paramétricos da variância aditiva, e em nove situações com o uso de valores paramétricos de herdabilidade em sentido restrito, quando atribuída uma única distribuição de efeitos ambientais para todos os genótipos. Considerando uma distribuição de efeitos ambientais para cada classe genotípica, foram 21 e 17 situações, respectivamente. Neste caso, a média dos valores absolutos do viés percentual nas situações de alto viés aumentou ainda mais. Nas duas maneiras de se atribuir os efeitos ambientais, viés percentual acima de 100% ocorreu também com dominância parcial e com ausência de dominância. Considerando apenas aquelas situações de viés percentual inferior a 100%, as médias não diferiram muito daquelas observadas no sistema gênico com 10 genes. Quanto às correlações ao longo de 10 ciclos de seleção, as diferenças foram menos acentuadas, mas o número de correlações baixas (inferiores a 0,5) foi maior.

Quando foram utilizados valores paramétricos da variância genotípica, na expressão com base no diferencial de seleção, ou da herdabilidade em sentido amplo, na expressão com base na intensidade de seleção, além da causa de viés já apontada, tem-se também viés devido ao fato de que apenas a parte da variância genotípica devida aos efeitos médios do gene é herdável e, portanto, apenas esta é responsável pela semelhança entre parentes e apenas ela, a rigor, deveria ser utilizada nas expressões de predição de ganho ou para cálculo da herdabilidade. Assim, em segundo lugar foram avaliados o viés advindo da pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, mais aquele devido à utilização da variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo

no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente.

Considerando o sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas, em relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 63 situações estudadas, quando, para cálculo do ganho predito, foram utilizados valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo (Tabela 1), verificou-se que, com o uso da variância genotípica o viés variou de -43,94 a 5.186,79%, sendo que, em 47 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. Foram 13 situações a mais com viés percentual superior a 100%, em relação aos resultados obtidos com o uso da variância aditiva, sendo que esse aumento ocorreu apenas em condições de dominância completa e sobredominância. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 223%, enquanto que, considerando apenas as 47 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 23%. Valor absoluto de viés abaixo de 10% ocorreu em 13 situações, das quais 8 foram com ausência de dominância e dominância parcial. Com média e alta herdabilidade verificou-se tendência de superestimar os ganhos em populações muito melhoradas e com frequências intermediárias do favorável. Nas outras situações, tanto houve superestimação, como subestimação.

Com o uso da herdabilidade em sentido amplo na expressão com base no diferencial de seleção, o viés variou de -46,14 a 4.023,51%. Em 47 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 177%. Considerando apenas as 47 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 21%. Em 17 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 10%, sendo 12 com ausência de dominância e dominância parcial. Com alta herdabilidade houve tendência de superestimar os ganhos e com baixa herdabilidade houve tendência de subestimá-los.

Com o uso de valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, alto viés percentual (superior a 100%) ocorreu apenas em populações com elevada frequência do gene dominante (seja ele favorável ou não), em condições de dominância completa, e em populações com frequências intermediárias e altas do gene dominante, em condições de sobredominância.

Com alta frequência do gene dominante, foi explicado anteriormente o que levou aos altos valores de viés percentual, sendo que aqui, o uso da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo contribuíram para aumentar ainda mais o ganho predito e, conseqüentemente, o viés percentual entre os ganhos teórico e predito nestas situações.

Com sobredominância e gene favorável dominante, em populações com frequência intermediária do gene favorável, o ganho teórico também é zero ou muito próximo de zero, uma vez que as plantas de maior valor genotípico são as heterozigotas e, não fosse a influência dos efeitos ambientais, apenas estas seriam selecionadas. Ainda devido aos efeitos ambientais, considerando o fato de que as plantas são selecionadas com base no valor fenotípico e que a média do grupo de plantas selecionadas é estimada com base na média fenotípica do grupo, sempre haverá uma diferença entre a média da população inicial e a média do grupo de plantas selecionadas, fazendo com que seja estimado algum ganho predito. Como o ganho teórico é muito próximo de zero, o viés percentual tende a ser muito alto, mesmo que o ganho predito seja também pequeno (da ordem de 1%). Esse ganho predito estimado será tanto maior quanto maiores forem os desvios atribuídos aos efeitos ambientais, pois estes tendem a aumentar o diferencial de seleção e, para uma mesma situação de efeitos ambientais, aumenta com o aumento da herdabilidade do caráter.

Analisando as correlações ao longo de 10 ciclos de seleção massal, com o uso de valores paramétricos, observou-se que, quando o ganho predito foi obtido com base na variância genotípica ou na herdabilidade em sentido amplo (Tabela 2), sete das 63 situações apresentaram correlação inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,79, considerando magnitude e direção, e 0,89, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,94. Em 48 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Ao contrário do observado com o uso de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, nem sempre as situações de maior viés percentual corresponderam àquelas de menor correlação ao longo de 10 ciclos de seleção, embora tenha ocorrido uma certa coincidência.

Verificou-se que na maior parte das situações avaliadas o viés percentual entre os ganhos teórico e predito ficou abaixo de 100% e a correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção foi superior a 0,9. Desta forma, as pressuposições consideradas não inviabilizam o uso das expressões de predição de ganho, embora o uso da variância genotípica no lugar da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido amplo no lugar da herdabilidade em sentido restrito aumente o valor do viés percentual, principalmente nos casos de sobredominância e dominância completa.

Comparativamente ao uso de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, o uso de valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo aumentou muito a amplitude de variação do viés percentual nas 63 situações, assim como aumentou o número de situações com viés percentual acima de 100%, nos casos de sobredominância e dominância completa, e a média do viés percentual quando consideradas as 63 situações. Considerando apenas aquelas com viés percentual inferior a 100%, praticamente não houve alteração na média. Observou-se diminuição na média da correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, diminuindo também o número de situações com correlação maior que 0,9 e aumentando o número de situações com correlação inferior a 0,5, principalmente com sobredominância.

A diferença no valor do viés percentual quando se utilizou variância genotípica no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo em substituição à herdabilidade em sentido restrito, em geral, aumentou com o aumento do valor absoluto do grau de dominância. Com ausência de dominância não houve diferença no viés percentual, quando os ganhos preditos eram obtidos de uma ou de outra forma.

Analisando-se estas duas situações, uso de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito versus uso de valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, pode-se inferir que a principal causa de viés naquelas situações com viés percentual abaixo de 100%, que ocorreram principalmente com ausência de dominância e com dominância parcial, é a pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população original. Naquelas situações de maior

viés, ocorridas com sobredominância e dominância completa, a principal causa de viés entre os ganhos teórico e predito é a utilização de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente.

Resultados semelhantes foram obtidos quando considerado sistema gênico com apenas um gene. Porém, não só o número de situações com viés percentual acima de 100% foi maior, bem como a média dos valores absolutos dos vieses nestas situações também o foram. Considerando apenas as situações com viés percentual abaixo de 100%, a média dos valores absolutos dos vieses nestas situações ficaram em torno de 30%, pouco maiores que no sistema gênico com 10 genes.

Infelizmente, valores paramétricos de variância e herdabilidade não são conhecidos. Normalmente o que se usa são estimativas destes parâmetros. Com o uso da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito estimadas por regressão pai-progênie e média dos pais-progênie e considerando estimativa não viesada da variância ambiental, tem-se viés entre ganhos teórico e predito devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada e devido à deriva genética, uma vez que a covariância aditiva entre pai e progênie ou entre média dos pais e progênie só não é $(1/2)\sigma_A^2$ devido à deriva.

Assim, passou-se a considerar o viés entre os ganhos teórico e predito devido a essas duas causas. Considerando sistema gênico de 10 genes e mesmas freqüências gênicas, os valores de viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 63 situações avaliadas, quando, para cálculo do ganho predito, foram utilizados valores estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, são apresentados na Tabela 3.

Tabela 3 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 63 situações avaliadas, quando, para cálculo dos ganhos preditos, foram utilizados valores estimados de variância (na expressão com base na intensidade de seleção) e de herdabilidade (na expressão com base no diferencial de seleção)

Ganho predito	$h_{a,par}^2$	ρ	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_5	10	0,1	-43,85	-47,47	-39,05	-11,89	-51,89	-22,35	-17,14
		0,5	93,41	-37,93	-46,08	-38,23	-37,54	-31,46	-72,11
		0,9	-59,64	-14,59	-30,06	-35,27	-29,78	-33,52	-52,43
	50	0,1	-5,04	-7,40	13,35	-14,33	-32,76	-62,96	59,86
		0,5	19,91	4,70	-1,98	-10,48	-9,49	-21,86	-44,62
		0,9	-39,91	1178,46	1,65	-4,31	7,29	-2,08	7,37
	90	0,1	17,99	-13,36	-8,79	-18,11	-24,31	-61,27	334,20
		0,5	108,69	30,00	2,81	1,02	-11,53	-22,15	-33,12
		0,9	-22,82	625,88	19,81	12,00	-3,19	13,42	-2,80
ΔG_6	10	0,1	-24,20	-47,48	-35,32	-48,86	-45,54	214,21	165,79
		0,5	479,25	16,63	-41,18	-15,29	-42,54	-24,78	45,76
		0,9	81,43	135,25	-24,62	-32,91	-46,92	-22,41	-30,78
	50	0,1	6,99	-16,70	-10,58	-19,09	-18,31	123,26	413,85
		0,5	228,82	63,28	1,89	2,99	1,84	31,21	100,82
		0,9	117,03	5185,97	27,87	23,80	29,49	6,41	11,22
	90	0,1	19,33	-5,20	-2,79	-14,70	-3,86	152,78	1233,27
		0,5	458,83	88,89	20,46	2,86	0,32	24,37	139,94
		0,9	141,77	3870,61	33,93	14,80	19,45	32,58	27,59
ΔG_7	10	0,1	-42,81	-49,50	-40,40	-19,93	-53,71	-25,95	-18,60
		0,5	92,15	-40,84	-47,14	-39,64	-37,87	-31,11	-72,28
		0,9	-61,40	-23,19	-33,15	-38,79	-34,00	-37,44	-54,15
	50	0,1	1,59	0,71	19,17	-9,00	-27,70	-55,84	60,00
		0,5	21,19	2,93	-3,45	-11,13	-3,69	-15,14	-40,78
		0,9	-38,80	931,87	-7,26	-9,46	6,02	-4,71	8,18
	90	0,1	29,15	-4,35	-0,78	-10,60	-8,56	-39,19	342,63
		0,5	92,46	20,74	-2,29	1,36	-5,87	-16,60	-29,17
		0,9	-20,51	332,72	-5,29	-0,12	-11,78	4,38	-14,12
ΔG_8	10	0,1	-22,80	-49,51	-36,75	-53,53	-47,60	199,61	161,11
		0,5	475,48	11,16	-42,34	-17,24	-42,85	-24,40	44,88
		0,9	73,53	111,55	-27,96	-36,57	-50,11	-26,98	-33,29
	50	0,1	14,46	-9,40	-5,98	-14,06	-12,15	166,15	414,31
		0,5	232,33	60,52	0,36	2,23	8,36	42,49	114,73
		0,9	121,06	4023,09	16,67	17,13	27,95	3,54	12,06
	90	0,1	30,62	4,67	5,75	-6,87	16,13	296,88	1259,18
		0,5	415,36	75,43	14,48	3,20	6,74	33,23	154,12
		0,9	148,99	1768,64	5,86	2,37	8,86	22,01	12,73

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Com o uso da variância aditiva estimada o viés variou de -72,11 a 1.178,46%. No entanto, em 59 das 63 situações, o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. Em relação ao uso de valores paramétricos da variância aditiva, houve aumento de apenas uma situação com viés percentual superior a 100%, o que ocorreu com sobredominância. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 60%, enquanto que, considerando apenas as 59 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 26%. Valor absoluto do viés percentual abaixo de 10% ocorreu em 15 situações, sendo a maioria (nove) com dominância parcial ou ausência de dominância.

Com o uso da herdabilidade em sentido restrito estimada o viés variou de -72,28 a 931,87%. Em 60 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 50%, enquanto que, considerando apenas as 60 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 26%. Valor absoluto do viés abaixo de 10% ocorreu em 20 situações. Em termos de média, praticamente não houve alteração em relação aos resultados obtidos com o uso de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito.

Analisando as correlações entre ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, com o emprego de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito estimadas (Tabela 4), verificou-se comportamento semelhante ao observado com o emprego de variâncias ou herdabilidades paramétricas.

Com ganhos preditos obtidos com base na variância aditiva estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada apenas em três das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,9, considerando magnitude e direção ou considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,94. Em 49 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com ganhos preditos obtidos com base na herdabilidade em sentido restrito estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada somente em três das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,9, considerando magnitude e direção, e 0,91, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,94. Correlação igual ou superior a 0,9 ocorreu em 50 situações.

Tabela 4 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, nas 63 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e mesmas frequências gênicas, usando variâncias e herdabilidades estimadas

Ganho predito	h_{par}^2 (%)	p	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_5	10	0,1	0,97	0,86	0,74	0,70	0,97	0,98	0,96
		0,5	0,75	0,99	0,90	0,95	0,95	0,51	0,64
		0,9	0,98	0,80	0,99	0,99	0,97	0,97	0,96
	50	0,1	0,99	0,99	0,95	0,84	0,88	0,99	0,95
		0,5	0,98	1,00	0,99	0,99	0,98	0,96	0,98
		0,9	0,87	-0,17	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	90	0,1	1,00	0,99	0,99	0,96	0,95	0,98	-0,04
		0,5	0,98	1,00	0,98	1,00	0,99	0,97	0,97
		0,9	0,79	0,33	1,00	0,98	0,97	0,99	0,97
ΔG_6	10	0,1	0,86	0,42	0,52	0,89	0,96	0,99	0,76
		0,5	0,62	0,93	0,93	0,92	0,72	0,77	0,33
		0,9	-0,95	-0,36	0,97	0,98	0,89	0,97	0,98
	50	0,1	0,95	0,93	0,93	0,87	0,94	0,98	0,81
		0,5	0,93	0,98	0,98	0,98	0,99	0,97	0,79
		0,9	-0,91	-0,52	0,99	1,00	0,99	1,00	1,00
	90	0,1	0,98	0,96	0,98	0,98	0,98	0,97	0,16
		0,5	0,94	0,99	0,99	1,00	1,00	0,99	0,88
		0,9	-0,92	-0,16	0,99	0,97	0,97	0,98	0,98
ΔG_7	10	0,1	0,98	0,85	0,76	0,73	0,97	0,99	0,95
		0,5	0,73	0,99	0,92	0,96	0,96	0,54	0,64
		0,9	0,98	0,80	0,99	0,98	0,96	0,97	0,96
	50	0,1	0,99	0,99	0,95	0,86	0,93	0,99	0,95
		0,5	0,98	1,00	0,99	0,99	0,98	0,96	0,98
		0,9	0,88	-0,15	1,00	1,00	0,99	1,00	0,99
	90	0,1	1,00	1,00	1,00	0,97	0,93	0,99	0,00
		0,5	0,98	1,00	0,99	1,00	0,99	0,99	0,98
		0,9	0,82	0,36	1,00	0,99	0,98	0,99	0,97
ΔG_8	10	0,1	0,87	0,43	0,55	0,91	0,96	0,98	0,74
		0,5	0,62	0,93	0,94	0,93	0,74	0,79	0,33
		0,9	-0,95	-0,35	0,97	0,98	0,90	0,97	0,98
	50	0,1	0,95	0,95	0,95	0,91	0,98	0,95	0,80
		0,5	0,93	0,98	0,98	0,99	0,99	0,97	0,79
		0,9	-0,91	-0,55	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00
	90	0,1	0,98	0,98	0,99	0,99	0,96	0,92	0,24
		0,5	0,93	0,99	0,99	1,00	1,00	0,99	0,85
		0,9	-0,87	-0,17	0,99	0,98	0,99	0,99	0,99

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Levando-se em consideração o número de situações em que a magnitude do viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção foi inferior a 100%, a média do viés percentual nestas situações, a média das correlações entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção e o número de situações em que essa correlação foi superior a 0,9, pode-se considerar que essas fontes de viés não inviabilizam o uso das expressões de predição de ganho genético.

Em comparação ao uso de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, o uso de valores estimados desses parâmetros não levou a nenhuma alteração considerável na média dos vieses percentuais, assim como na média das correlações ao longo de 10 ciclos de seleção. Dessa forma, o viés devido à deriva genética é desprezível em relação àquele devido à pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população original.

Finalmente, com o uso de valores estimados da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo espera-se que ocorram os maiores vieses, uma vez que é onde se tem o maior número de fontes de viés atuando juntas. Neste caso, o viés entre os ganhos teórico e predito é devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, ao uso de variância genotípica no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito, e à deriva genética na amostragem da população.

Considerando sistema gênico de 10 genes e mesmas freqüências gênicas, os valores de viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 63 situações estudadas, quando, para cálculo dos ganhos preditos, foram utilizados valores estimados de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo, estão apresentados na Tabela 3.

Observou-se que, com o uso de variância genotípica estimada, o viés variou de -48,86 a 5.185,97%, sendo que em 47 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 228%, enquanto que, considerando

apenas as 47 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 26%. Em 10 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 10%.

Com o uso da herdabilidade em sentido amplo o viés variou de -53,53 a 4.023,09%. Entretanto, em 47 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 178%, enquanto que, considerando apenas as 47 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 24%. O valor absoluto do viés ficou abaixo de 10% em 14 situações.

Quanto às correlações ao longo de 10 ciclos de seleção massal, utilizando valores estimados da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo para cálculo do ganho predito (Tabela 4), observou-se que, com ganhos preditos obtidos com base na variância genotípica, correlação inferior a 0,5 foi observada em 9 das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,75, considerando magnitude e direção, e 0,87, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,93. Em 45 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com ganhos preditos obtidos com base na herdabilidade em sentido amplo estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em 9 das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,76, considerando magnitude e direção, e 0,88, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,93. Correlação igual ou superior a 0,9 foi obtida em 47 situações.

Pelo número de situações nas quais o valor absoluto do viés percentual entre os ganhos teórico e predito ficou abaixo de 100% e pelo número de situações nas quais a correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção foi igual ou superior a 0,9, conclui-se que estas três fontes de viés juntas não tornam impróprio o uso das expressões de predição de ganho genético. Valores um pouco mais altos de viés percentual e um pouco mais baixos de correlação ao longo de 10 ciclos de seleção ocorrem somente em algumas situações com sobredominância e dominância completa. Com dominância parcial e com ausência de dominância, todos os vieses obtidos foram relativamente baixos e todas as correlações foram relativamente altas.

Comparativamente ao uso de valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, as alterações ocorridas com o uso de valores estimados destes parâmetros foram praticamente irrelevantes. Desta forma, pode-se concluir que, naquelas situações de viés inferior a 100%, a principal causa de viés é a pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população base. Em seguida vem a utilização da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo no lugar da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, e, por último, a deriva genética ocorrida por amostragem na população. Já com relação àquelas situações de maior viés percentual, a principal causa de viés é o uso da variância genotípica no lugar da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido amplo no lugar da herdabilidade em sentido restrito.

Tanto com o uso de valores paramétricos, como de valores estimados, nos casos de maior viés, este sempre foi maior quando o ganho predito foi calculado utilizando variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Já nas outras situações nem sempre isso foi observado.

Com sobredominância e alelo favorável dominante houve uma clara tendência de aumento no valor da correlação, com o aumento da frequência do gene favorável. Nesta situação, o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo levou a correlações negativas de alta magnitude entre os ganhos teórico e predito, em populações muito melhoradas. Nestas, a variância aditiva diminuiu com os ciclos de seleção, assim como os ganhos teóricos, enquanto que a variância genotípica aumentou com os ciclos de seleção, aumentando também os ganhos preditos calculados com base na variância genotípica ou na herdabilidade em sentido amplo. Isso explica porque as correlações entre os ganhos teórico e predito foram positivas e de alta magnitude, quando utilizada a variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito para cálculo do ganho predito, e negativa e de alta magnitude quando empregada a variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo. Com dominância completa e alelo favorável dominante as correlações foram sempre mais altas em populações com frequências intermediárias dos genes favoráveis.

Analisando-se os ganhos teóricos percentuais obtidos no primeiro ciclo de seleção em cada uma das 63 situações (Tabela 5), verificou-se que os casos de maior viés percentual, em geral, correspondem aos casos de menor ganho teórico.

Considerando sistema gênico com apenas um gene, com o uso de valores estimados de variância ou de herdabilidade, são válidas as mesmas observações feitas para o sistema gênico de 10 genes. Porém, houve aumento do número de situações com viés superior a 100% e aumento na média dos valores absolutos dos vieses nestas situações.

Com relação ao viés na estimativa da variância aditiva obtida por regressão pai-progênie e por regressão média dos pais-progênie (Tabela 6), considerando sistema gênico de 10 genes e mesmas freqüências gênicas, verificou-se que ambas foram, em geral, bastante próximas do valor real da variância aditiva. Viés maior que 15% foi encontrado com mais freqüência do que quando considerado sistema gênico com apenas um gene. Em populações pouco melhoradas ($p = 0,1$) só foi encontrado com ausência de dominância, dominância completa e sobredominância, sendo, nos dois últimos, o gene favorável recessivo. Em populações com freqüências intermediárias dos genes favoráveis só foi encontrado com sobredominância. Já em populações muito melhoradas ($p = 0,9$) só não foi obtido com sobredominância, quando o gene favorável foi considerado recessivo. Observou-se que em populações muito melhoradas a variância aditiva foi sistematicamente subestimada, enquanto que em populações com freqüências intermediárias dos genes favoráveis houve subestimação, quando o gene favorável foi considerado recessivo, e superestimação, quando o mesmo foi considerado dominante. O valor do viés variou de -54,2 a 39%, mas 83,6% dos valores obtidos estavam entre -15 e 15%. A amplitude de variação do viés foi menor que no sistema gênico com apenas um gene, porém a proporção de casos com viés menor que 15% também foi ligeiramente menor.

Tabela 5 – Ganhos percentuais teóricos obtidos no primeiro ciclo de seleção, considerando sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas

$h_{a\text{par}}^2$	ρ	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
10	0,1	6,20	4,98	4,03	2,16	2,01	0,22	0,95
	0,5	0,57	2,26	3,40	3,41	3,37	2,83	4,34
	0,9	0,58	0,10	0,71	1,34	1,57	2,25	5,12
50	0,1	8,49	7,16	4,82	4,28	3,05	0,88	0,95
	0,5	1,82	3,06	4,13	4,74	4,83	5,67	5,73
	0,9	1,00	-0,02	1,12	1,96	2,59	3,67	5,27
90	0,1	9,48	9,24	7,19	5,96	3,73	1,06	0,47
	0,5	1,40	3,52	5,17	6,08	6,87	7,21	6,59
	0,9	1,12	-0,04	1,28	2,41	3,68	4,28	7,14

Considerando a média de todos os valores de viés obtidos com a frequência 0,1, a média de todos os valores com 0,5 e a média de todos os valores com 0,9, observou-se aumento no valor absoluto do viés com o aumento da frequência gênica. Com relação à herdabilidade, observou-se uma diminuição no valor absoluto do viés com o seu aumento.

Em relação às alterações nas frequências dos genes favoráveis ao longo dos ciclos de seleção, no sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas, verificou-se que a seleção foi eficiente em aumentar as frequências dos genes favoráveis em todas as situações, independentemente da frequência gênica inicial e da herdabilidade, com exceção de algumas situações com sobredominância, nas quais, com gene favorável dominante, a seleção não foi eficiente em populações muito melhoradas. Já com o gene favorável recessivo houve perda do gene favorável em populações pouco melhoradas. Os gráficos com as alterações das frequências gênicas ao longo dos ciclos de seleção em algumas das situações estudadas são apresentados na Figura 2.

Tabela 6 – Viés percentual na estimativa da variância aditiva obtida por regressão pai progênie e regressão média dos pais progênie e média das 2 estimativas em cada uma das 63 populações consideradas, quando a distribuição dos efeitos ambientais foi uma para cada classe genotípica

d/a	$h_{a,esp}^2$ (%)	p=0,1			p=0,5			p=0,9		
		FMI	FIC	Média	FMI	FIC	Média	FMI	FIC	Média
2	10	0,1	-1,6	-0,7	32,9	16,2	24,6	-27,9	-13,3	-20,6
	50	4,2	1,8	3,0	18,9	0,5	9,7	-7,5	-15,1	-11,3
	90	1,6	-2,0	-0,2	3,4	11,8	7,6	-10,3	-10,2	-10,2
1	10	-0,2	-8,2	-4,2	1,4	-12,4	-5,5	25,5	-28,2	-1,4
	50	8,3	2,9	5,6	-4,8	6,1	0,6	14,1	19,1	16,6
	90	-4,1	0,4	-1,9	7,4	8,3	7,9	-10,5	-5,2	-7,9
0,5	10	9,3	-0,7	4,3	0,0	5,5	2,8	-4,5	-23,8	-14,1
	50	12,4	-7,0	2,7	-6,0	0,5	-2,7	-3,3	-7,9	-5,6
	90	0,7	-5,3	-2,3	0,3	0,5	0,4	-9,4	-11,4	-10,4
0	10	6,7	15,4	11,1	-4,0	11,8	3,9	-9,9	-18,9	-14,4
	50	-3,5	-7,0	-5,2	-9,0	-3,8	-6,4	-12,7	-9,2	-10,9
	90	-2,0	-3,2	-2,6	-4,5	1,3	-1,6	-17,1	-8,1	-12,6
-0,5	10	-10,4	3,3	-3,6	-13,6	6,1	-3,7	-21,5	-22,7	-22,1
	50	-4,2	-12,3	-8,3	-14,5	-5,3	-9,9	-10,4	-9,3	-9,9
	90	-0,7	-0,5	-0,6	-8,3	-8,3	-8,3	-11,4	-12,6	-12,0
-1	10	9,9	-3,9	3,0	-5,2	-10,8	-8,0	-25,0	-7,6	-16,3
	50	-19,8	8,9	-5,4	-0,8	1,6	0,4	-14,4	-10,3	-12,4
	90	-11,4	-9,4	-10,4	-7,9	-7,5	-7,7	-8,4	-12,2	-10,3
-2	10	-17,8	39,0	10,6	-54,2	-6,1	-30,1	-9,6	-1,4	-5,5
	50	7,9	-5,6	1,1	-20,3	-21,5	-20,9	-9,9	-8,4	-9,2
	90	-1,7	-5,6	-3,7	-17,0	-21,8	-19,4	-12,9	-11,1	-12,0
Média ^A		-0,70	-0,03	-0,37	-5,04	-1,30	-3,16	-9,38	-10,85	-10,12
Média ^B		6,52	6,86	4,31	11,16	7,99	8,67	13,15	12,67	11,70

^A Média da coluna;

^B Média dos valores absolutos da coluna.

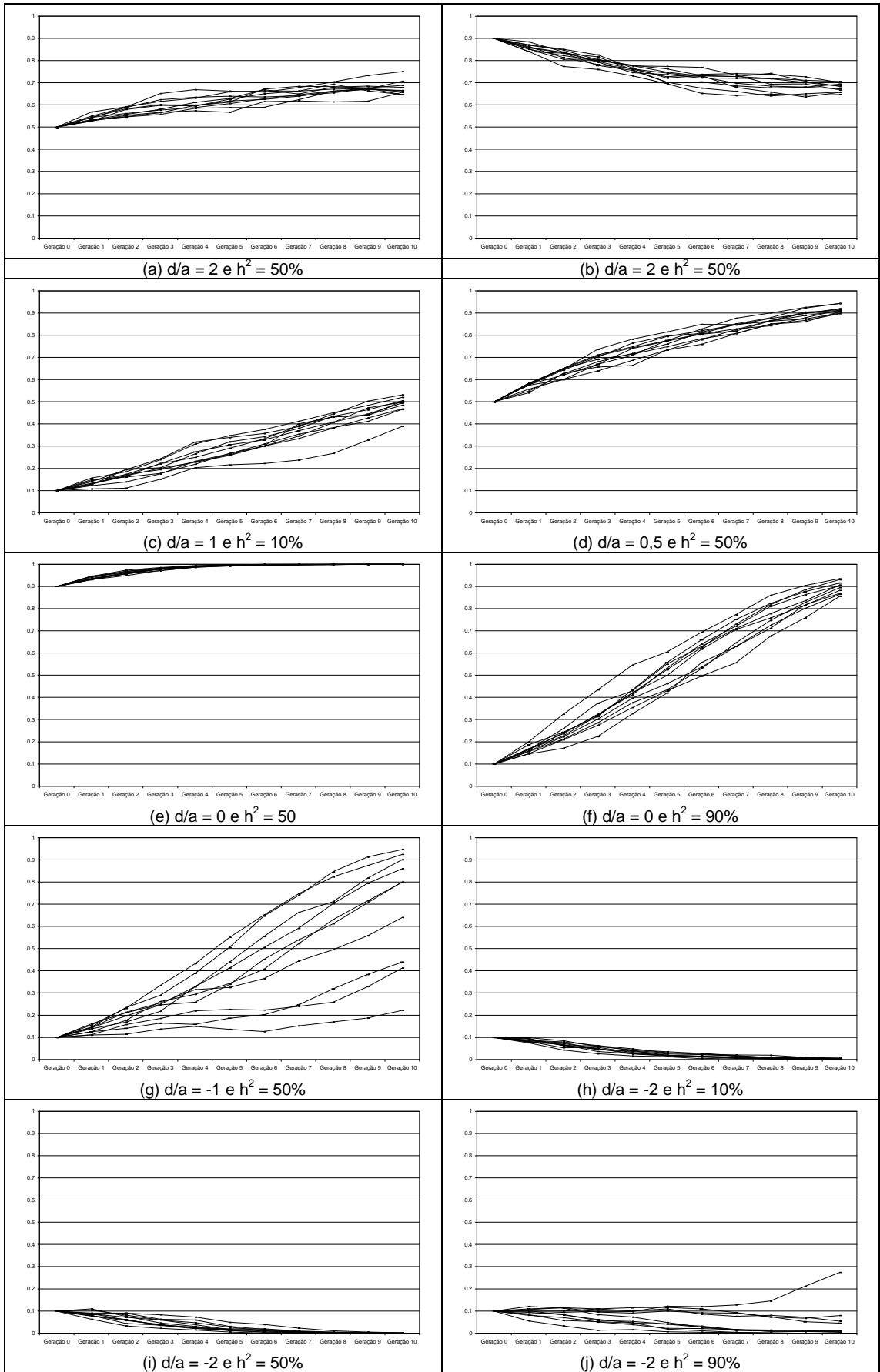


Figura 2 – Gráficos com as alterações nas freqüências dos genes favoráveis, ao longo de 10 ciclos de seleção em algumas das situações estudadas, considerando sistema gênico de 10 genes e mesmas freqüências gênicas.

Considerando sistema gênico com apenas um gene, a seleção foi eficiente em aumentar a frequência do gene favorável em todas as situações, independentemente da frequência gênica inicial e da herdabilidade, com exceção das situações com sobredominância. Nestas, com gene favorável dominante a seleção tendeu a levar as frequências gênicas para 0,5 e, assim, a seleção só foi eficiente em populações pouco melhoradas nos primeiros ciclos de seleção, até a frequência gênica chegar a 0,5. Já com gene favorável recessivo e herdabilidade baixa, houve perda do favorável em populações pouco melhoradas, sendo a seleção ineficiente. Com herdabilidades média e alta, em algumas simulações a seleção foi eficiente, enquanto que em outras não. Os gráficos com as alterações das frequências gênicas ao longo das gerações de seleção, em algumas das situações estudadas, são apresentados na Figura 3.

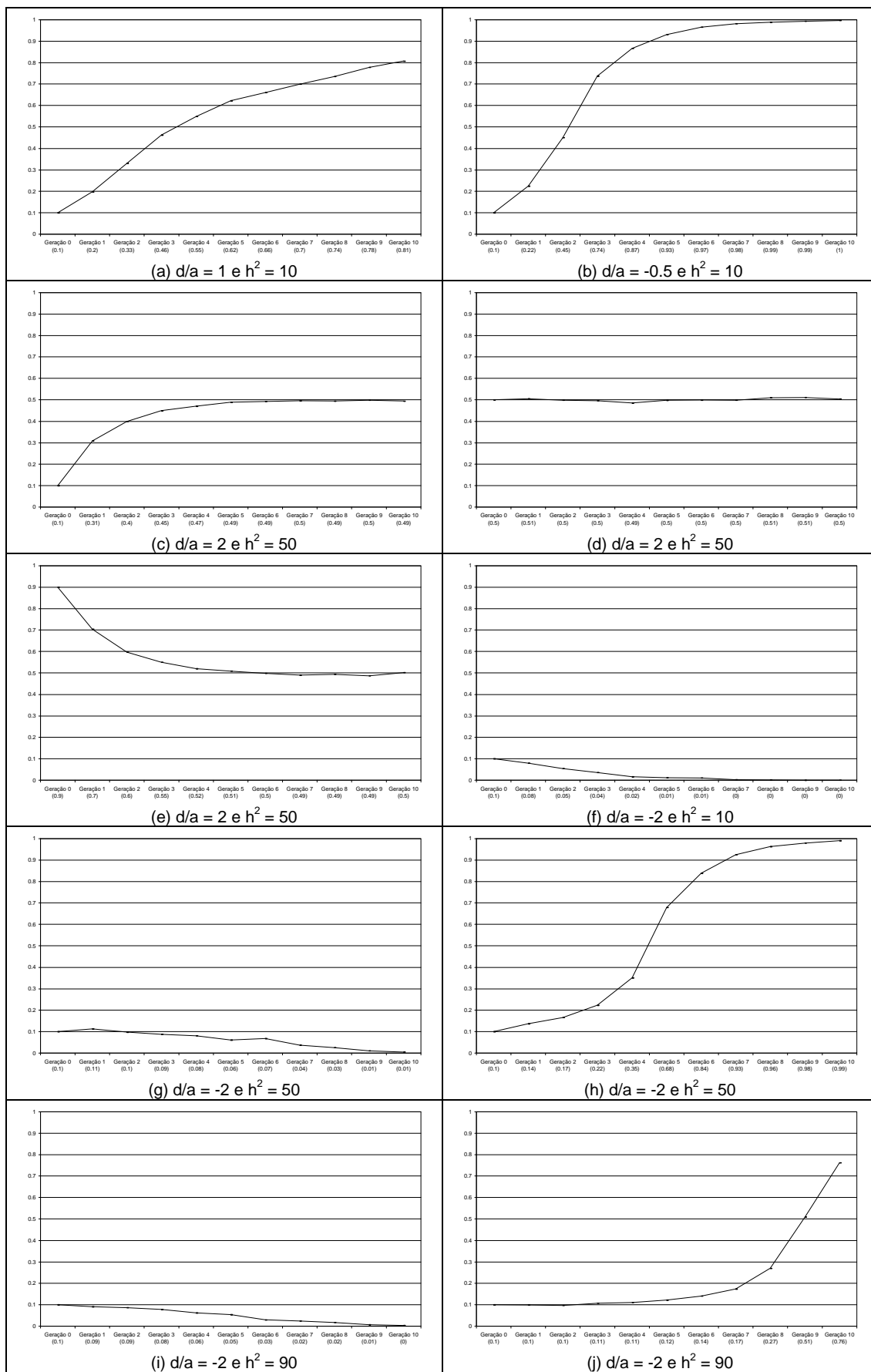


Figura 3 – Gráficos com as alterações na frequência do gene favorável em algumas situações nas quais a seleção foi eficiente (a, b, c, h e j) e em algumas nas quais foi ineficiente (d, e, f, g, e i), considerando sistema gênico com apenas um gene.

3.2. Sistema gênico com 10 genes e diferentes frequências gênicas

3.2.1. Primeira condição: $c = \frac{1}{2}$, tamanho amostral = 1000, 10% selecionados e viés na estimativa de variância ambiental igual a zero

Inicialmente foi avaliado o viés entre os ganhos teórico e predito devido à pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população original. Tem-se esse viés quando são empregados valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito nas expressões de predição de ganho, considerando estimativa não viesada da variância ambiental, e ainda considerando, quando utilizada a expressão com base na intensidade de seleção, que as unidades de seleção apresentam distribuição normal.

Com relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 21 situações, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva (Tabela 7), verificou-se que o viés variou de -47,46 a 3,87%. A média dos valores absolutos do viés foi de 18%. Nenhuma situação com viés percentual superior a 100% foi observada e em 10 das 21 situações o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%. Destas, seis foram com alta herdabilidade e quatro foram com média herdabilidade.

Com o uso de valores paramétricos de herdabilidade em sentido restrito (Tabela 7), o viés variou de -49,09 a 8,13%. A média dos valores absolutos do viés foi de 17%. Novamente não foi obtido viés percentual acima de 100%. Em 13 situações, todas ocorridas com média e alta herdabilidade, o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%.

Tabela 7 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, nas 21 situações consideradas com sistema gênico de 10 genes e diferentes freqüências gênicas, considerando tamanho amostral igual a 1000, com 10% de selecionados, seleção após o florescimento e ausência de viés na estimativa de variância ambiental

Ganho predito	$h_{a_{par}}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-41,16	-46,18	-34,72	-46,67	-47,46	-25,08	-41,94
	50	0,20	-15,24	1,51	-10,74	-17,63	0,40	-6,42
	90	0,89	-7,06	-0,27	-7,54	3,87	-13,59	-3,98
ΔG_2	10	-15,22	-35,67	-30,39	-46,67	-41,73	9,34	31,11
	50	44,36	1,29	8,25	-10,74	-8,65	46,52	111,31
	90	45,36	11,08	6,35	-7,54	15,19	26,10	116,82
ΔG_3	10	-41,57	-47,97	-39,12	-48,23	-49,09	-26,07	-44,07
	50	4,93	-9,26	2,00	-6,34	-13,15	-2,49	-1,16
	90	1,82	-1,29	-0,49	-4,79	8,13	-8,88	-2,47
ΔG_4	10	-15,82	-37,81	-35,09	-48,23	-43,54	7,89	26,30
	50	51,17	8,44	8,77	-6,34	-3,68	42,31	123,19
	90	46,69	17,97	6,12	-4,79	19,91	32,98	120,24
ΔG_5	10	-53,99	-44,04	-42,67	-48,89	-46,89	-26,59	-35,84
	50	0,32	-17,05	4,30	-14,74	-24,70	-3,57	-3,15
	90	4,68	-9,28	2,33	-11,02	3,45	-16,43	3,97
ΔG_6	10	0,36	-35,62	-33,87	-25,26	-31,99	-27,67	10,08
	50	42,14	5,66	2,71	-9,34	-3,96	36,71	109,48
	90	38,25	14,65	2,37	-4,85	14,23	25,89	111,20
ΔG_7	10	-54,73	-45,90	-46,41	-51,46	-48,99	-26,23	-37,64
	50	5,60	-12,53	6,62	-11,00	-21,97	-4,27	2,60
	90	9,98	-6,10	5,29	-10,46	8,43	-11,75	7,97
ΔG_8	10	-1,24	-37,76	-38,19	-29,01	-34,69	-27,32	7,00
	50	49,62	11,41	5,00	-5,36	-0,47	35,72	121,92
	90	45,25	18,66	5,33	-4,26	19,74	32,94	119,31

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

A amplitude de variação do viés percentual nas 21 situações, com o uso de valores paramétricos tanto de variância aditiva como de herdabilidade em sentido restrito, foi drasticamente reduzida em relação à amplitude obtida nas 63 situações, quando considerado sistema gênico de 10 genes e mesmas frequências gênicas. Interessante é que essa redução ocorreu apenas em um sentido. O valor mínimo de viés percentual continuou girando em torno de -50%. O valor máximo é que foi drasticamente reduzido. Passou de 1.024,87 para 3,87%, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva, e de 1.910,52 para 8,13% com o uso de herdabilidade em sentido restrito.

Os valores da correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção foram muito semelhantes, independentemente da forma como foram calculados os ganhos preditos e, por isso, serão todos analisados juntos no final deste item. As correlações foram altas em todas as situações.

Com base nestes resultados conclui-se que a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada não inviabilizou o uso das expressões de predição de ganho genético, conforme já havia sido concluído pelos resultados obtidos no sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas. Entretanto, neste caso os ganhos preditos se aproximaram mais dos ganhos teóricos com média e alta herdabilidade, o que não havia sido observado anteriormente.

Em segundo lugar será avaliado o viés advindo da pressuposição anterior, mais aquele devido à utilização da variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Estas fontes de viés estão presentes quando são utilizados os valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, nas expressões de predição de ganho.

Quando utilizados valores paramétricos da variância genotípica (Tabela 7) o viés variou de -46,67 a 116,82%. Entretanto, em 19 das 21 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 32%, enquanto que, considerando apenas as 19 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 23%. Viés percentual acima de 100% ocorreu apenas com média e alta herdabilidade, em condições de sobredominância e gene favorável recessivo.

Com o uso de valores paramétricos da herdabilidade em sentido amplo (Tabela 7), o viés variou de -48,23 a 123,19%, mas em 19 das 21 situações o

valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 34%, enquanto que, considerando apenas as 19 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 24%. As situações com viés percentual acima de 100% foram exatamente as mesmas observadas com o uso de valores paramétricos da variância genotípica.

Esses resultados são indicativos de que as fontes de viés em questão não inviabilizam o uso das expressões de predição de ganho genético.

Comparando as médias dos vieses percentuais obtidos com o uso de valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, com as médias obtidas com o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo, conclui-se que nas 19 situações com viés percentual inferior a 100%, a principal causa de viés é a pressuposição acerca da covariância aditiva, enquanto nas duas situações com viés superior a 100%, a principal causa de viés é o uso de variância genotípica no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito.

Em seguida será considerado o viés devido à pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população base, e devido à deriva genética. Essas duas fontes de viés estão presentes com o uso de valores estimados da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, nas expressões de predição de ganho.

Com relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 21 situações, com o uso de valores estimados de variância aditiva nas expressões de predição de ganho (Tabela 7), verificou-se que o viés variou de -53,99 a 4,68% e nenhum viés percentual acima de 100% foi observado. A média dos valores absolutos do viés foi de 20%.

Com o uso de valores estimados de herdabilidade em sentido restrito (Tabela 7), o viés variou de -54,73 a 9,98%. A média dos valores absolutos do viés foi de 21%. Novamente, nenhum viés percentual acima de 100% foi obtido.

Devido à pequena diferença observada em relação ao uso de valores paramétricos destes parâmetros, conclui-se que estas fontes de viés não

inviabilizam o uso das expressões de predição de ganho genético e que a deriva não representa uma fonte de viés relevante.

Finalmente, foram consideradas as três fontes de viés juntas, ou seja, viés devido à pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população, à deriva e à utilização de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Estas fontes de viés estão presentes quando são utilizados valores estimados da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, nas expressões de predição de ganho.

Quando utilizados valores estimados da variância genotípica (Tabela 7), o viés variou de -35,62 a 111,2%. Entretanto, em 19 das 21 situações, o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 28%, enquanto que, considerando apenas as 19 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 19%. As situações com viés percentual acima de 100% são as mesmas observadas com o uso de valores paramétricos de variância aditiva.

Com o uso de valores estimados de herdabilidade em sentido amplo (Tabela 7), o viés variou de -38,19 a 121,92%. Entretanto, em 19 das 21 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 31%, enquanto que, considerando apenas as 19 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 22%.

Como pôde ser observado, foram pequenas as diferenças em relação ao uso de valores paramétricos de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo, o que nos leva às mesmas conclusões tiradas naquela situação, ou seja, as fontes de viés em questão não inviabilizam as expressões de predição de ganho e a deriva é, das três fontes de viés entre ganhos teórico e predito, a de menor importância.

Analisando, nas 21 situações, os resultados de correlação entre ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, com o emprego de valores estimados e paramétricos de variâncias e herdabilidades (Tabela 8), nenhuma correlação inferior a 0,5 foi observada.

Tabela 8 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção nas 21 situações consideradas com sistema gênico de 10 genes e diferentes frequências gênicas, considerando tamanho amostral igual a 1000 com 10% de selecionados, seleção após o florescimento e ausência de viés na estimativa de variância ambiental

Ganho predito	$h_{a_{par}}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,86	0,90	0,85	0,78	0,61	0,91	0,93
	50	1,00	0,99	0,98	0,95	0,92	0,84	0,98
	90	0,99	0,98	0,99	0,99	0,95	0,60	0,93
ΔG_2	10	0,85	0,88	0,85	0,78	0,62	0,87	0,71
	50	0,98	0,97	0,98	0,95	0,92	0,86	0,89
	90	0,98	0,95	0,98	0,99	0,96	0,73	0,97
ΔG_3	10	0,88	0,90	0,87	0,80	0,64	0,91	0,93
	50	1,00	0,99	0,99	0,97	0,95	0,87	0,99
	90	1,00	0,99	1,00	1,00	0,97	0,76	0,97
ΔG_4	10	0,88	0,88	0,87	0,80	0,64	0,87	0,72
	50	0,99	0,98	0,99	0,97	0,94	0,91	0,89
	90	0,98	0,98	0,99	1,00	0,96	0,81	0,96
ΔG_5	10	0,86	0,90	0,84	0,73	0,57	0,90	0,92
	50	1,00	0,98	0,98	0,93	0,86	0,82	0,97
	90	1,00	0,98	0,99	0,99	0,92	0,59	0,93
ΔG_6	10	0,80	0,72	0,68	0,80	0,68	0,90	0,89
	50	0,96	0,96	0,98	0,97	0,81	0,93	0,89
	90	0,94	0,96	0,99	0,99	0,97	0,77	0,97
ΔG_7	10	0,87	0,90	0,85	0,71	0,57	0,89	0,91
	50	0,99	0,99	0,98	0,94	0,87	0,84	0,98
	90	1,00	0,98	0,99	0,99	0,94	0,73	0,97
ΔG_8	10	0,83	0,72	0,70	0,81	0,70	0,91	0,89
	50	0,97	0,98	0,98	0,98	0,85	0,95	0,89
	90	0,97	0,98	0,99	1,00	0,96	0,81	0,96

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Com o uso de valores paramétricos a média das 21 correlações foi 0,9, quando utilizada a variância aditiva para cálculo do ganho predito, 0,89, quando utilizada a variância genotípica, 0,92, quando utilizada a herdabilidade em sentido restrito, e 0,91, quando utilizada a herdabilidade em sentido amplo.

Com o uso de valores estimados a média das 21 correlações foi 0,89, quando utilizada a variância aditiva para cálculo do ganho predito, 0,88, quando utilizada a variância genotípica e 0,9, quando utilizada a herdabilidade em sentido restrito ou a herdabilidade em sentido amplo.

Diante do exposto, as mesmas conclusões tiradas para o sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas são válidas aqui, ou seja, o viés devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é a principal causa de viés naquelas situações de viés percentual inferior a 100%. Nas situações com viés percentual superior a 100%, a principal causa de viés é o uso da variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Em qualquer situação, a menor fonte de viés é a deriva.

Como, num caráter de herança quantitativa, espera-se que existam diferenças quanto às frequências dos genes favoráveis em relação aos genes que o controlam, esta parece ser a situação mais próxima da realidade.

Com relação ao viés percentual na estimativa da variância aditiva (Tabela 9) verificou-se que ambas, a estimativa obtida por regressão pai-progênie e a estimativa obtida por regressão média dos pais-progênie, foram, em geral, bastante próximas do valor real da variância aditiva. Viés maior que 15% só foi encontrado com sobredominância e dominância parcial, com baixos valores de herdabilidade. O valor do viés variou de -36,97 a 9,64%, mas 95,2% dos valores obtidos estavam entre -15 e 15%. Não só a amplitude de variação do viés percentual nas situações consideradas foi menor, como em maior proporção das situações ele foi inferior a 15%, comparado com os outros sistemas gênicos estudados.

Tabela 9 – Viés percentual na estimativa da variância aditiva obtida por regressão pai progênie e regressão média dos pais progênie e média das duas estimativas em cada uma das 21 situações consideradas

d/a	h_{par}^2 (%)								
	10			50			90		
	FMI	FIC	Média	FMI	FIC	Média	FMI	FIC	Média
2	-5,25	-36,97	-21,11	-0,99	0,18	-0,41	-4,87	4,19	-0,34
1	5,16	2,81	3,98	-1,81	0,53	-0,64	1,43	-1,11	0,16
0,5	-15,90	-8,88	-12,39	0,89	1,10	0,99	-0,22	-0,77	-0,50
0	-10,43	6,33	-2,05	-4,04	-3,91	-3,98	0,08	-3,13	-1,52
-0,5	0,16	3,81	1,99	-9,78	-4,21	-7,00	-0,94	-1,24	-1,09
-1	-2,86	-4,69	-3,77	-8,20	-3,88	-6,04	-7,53	0,72	-3,41
-2	9,64	9,39	9,51	3,28	3,09	3,19	5,74	6,10	5,92

Analisando as alterações nas frequências gênicas ao longo dos 10 ciclos de seleção, verificou-se que, em algumas situações, ocorria aumento de frequência para alguns dos 10 genes e diminuição para outros, na mesma população. Para cada um dos 10 genes as alterações de frequência ocorreram de forma semelhante à ocorrida no sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas, considerando a situação equivalente. Na Figura 4 são mostrados os gráficos de alteração de frequência gênica ao longo dos 10 ciclos de seleção, para algumas das situações avaliadas.

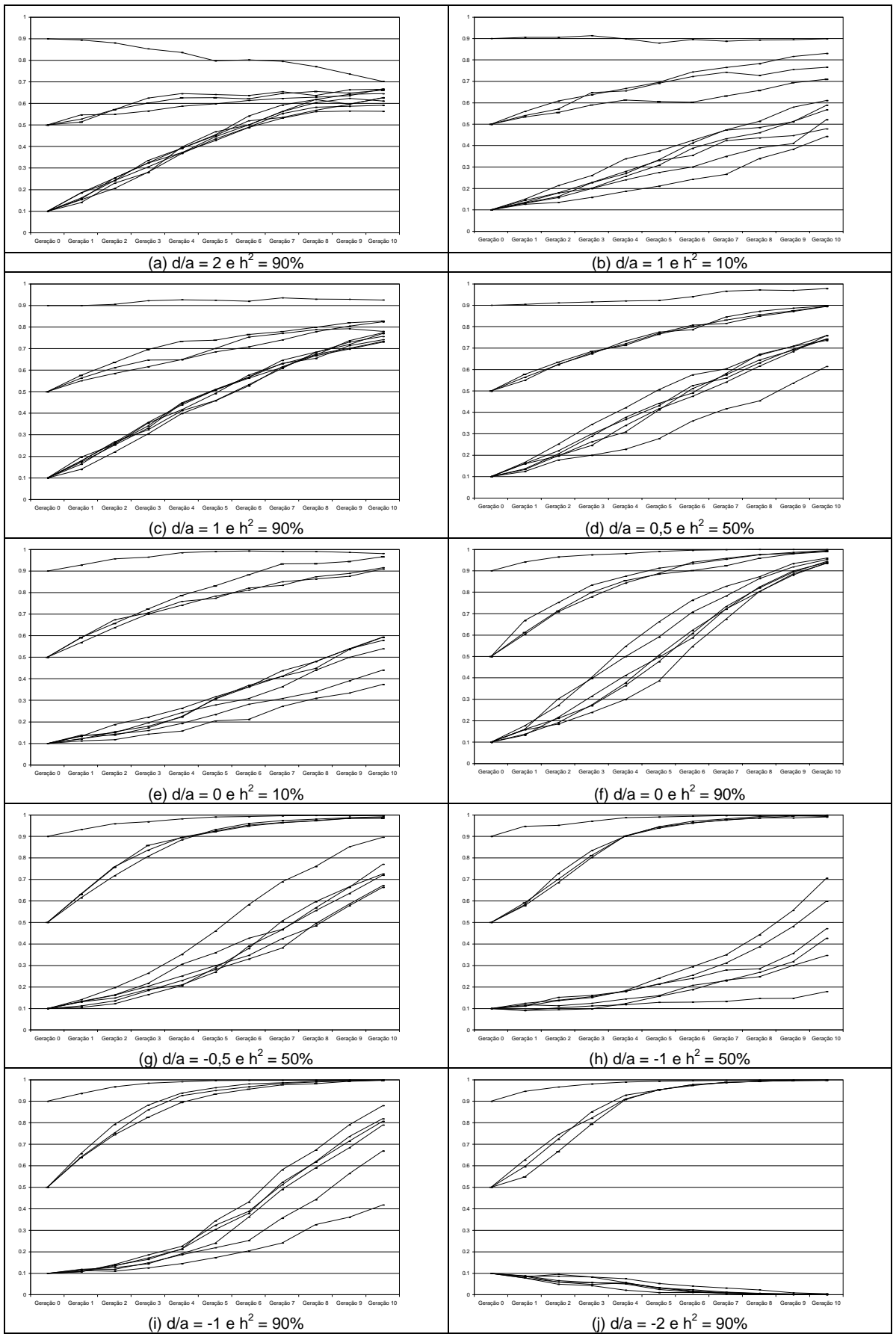


Figura 4 – Gráficos com as alterações nas frequências do gene favorável em algumas situações, considerando sistema genético com 10 genes e diferentes frequências gênicas.

3.2.2. Segunda condição: seleção antes do florescimento

O viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 21 situações, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade nas expressões de predição de ganho estão apresentados na Tabela 10. Apenas com sobredominância, em condições de herdabilidade média e com gene favorável recessivo foi obtido viés percentual superior a 100% e apenas quando, para cálculo do ganho predito, foram utilizados valores paramétricos ou estimados de herdabilidade em sentido amplo ou valores paramétricos de variância genotípica.

Comparativamente à seleção após o florescimento, a média dos valores absolutos do viés percentual entre os ganhos teórico e predito, considerando todas as situações avaliadas, passou de 18 para 20%, com o uso de variância aditiva paramétrica, e de 20 para 22%, quando utilizada a variância aditiva estimada. Com o uso de variância genotípica a média passou de 32 para 25% e de 28 para 24%, quando utilizados valores paramétricos e estimados, respectivamente. Com o uso de herdabilidade em sentido restrito paramétrica a média passou de 17 para 19% e, quando utilizados valores estimados, não houve alteração na média. Finalmente, com o uso de herdabilidade em sentido amplo a média passou de 34 para 28% e de 31 para 26%, quando utilizados valores paramétricos e estimados, respectivamente. Resumindo, com o uso de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito a média aumentou ou permaneceu a mesma. Já com o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo, houve sempre diminuição na média. Portanto, em média, houve aumento na média do viés percentual devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada e diminuição devido ao uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, em comparação com a seleção após o florescimento.

Tabela 10 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes frequências gênicas, considerando controle parental igual a um

Ganho predito	$h_{a_{par}}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-50,33	-26,02	-23,08	-38,68	-39,53	-55,07	-44,56
	50	-12,38	-1,45	-3,45	-3,64	-23,47	-15,83	-11,25
	90	-1,54	1,27	2,59	-3,25	-10,70	-20,41	-33,64
ΔG_2	10	-28,44	-11,59	-17,98	-38,68	-32,95	-34,42	25,20
	50	26,24	17,78	2,95	-3,64	-15,13	22,83	100,41
	90	41,85	21,03	9,40	-3,25	-0,97	16,15	49,86
ΔG_3	10	-51,61	-27,64	-25,87	-38,92	-40,86	-56,09	-44,01
	50	-2,45	-0,31	0,08	-0,85	-14,67	-16,30	-7,14
	90	5,33	11,63	5,36	1,33	-4,53	-15,28	-29,66
ΔG_4	10	-30,28	-13,52	-20,95	-38,92	-34,41	-35,92	26,44
	50	40,54	19,15	6,72	-0,85	-5,37	22,14	109,70
	90	51,75	33,41	12,34	1,33	5,88	23,64	58,83
ΔG_5	10	-61,82	-29,90	-31,76	-39,49	-39,09	-57,11	-39,16
	50	-13,87	-0,77	-3,77	-9,38	-30,52	-19,81	-8,06
	90	-4,04	-1,38	3,66	-3,89	-10,37	-22,71	-31,41
ΔG_6	10	8,03	10,91	-39,68	-47,15	-17,62	-24,44	20,74
	50	31,04	13,41	6,99	2,22	-9,09	17,46	98,03
	90	45,78	25,26	7,34	-4,29	-2,71	15,38	54,29
ΔG_7	10	-63,75	-32,33	-33,39	-39,28	-41,15	-58,42	-38,44
	50	-5,35	1,72	-1,55	-8,66	-24,37	-19,14	-3,41
	90	0,40	5,69	8,09	1,54	-2,76	-17,28	-29,06
ΔG_8	10	2,56	7,06	-41,12	-46,96	-20,41	-26,76	22,18
	50	44,00	16,26	9,46	3,03	-1,05	18,44	108,04
	90	52,51	34,25	11,93	1,12	5,55	23,48	59,58

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;
 ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;
 ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;
 ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

A correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, nas 21 situações, com o emprego de valores paramétricos e estimados de variâncias e herdabilidades, são apresentadas na Tabela 11. Verificou-se um aumento no valor das médias das correlações em relação ao caso de seleção em apenas um sexo. Considerando valores paramétricos e estimados a média passou, respectivamente, de 0,90 e de 0,89 para 0,98, com o uso de variância aditiva; de 0,89 para 0,97 e de 0,88 para 0,96, com o uso de variância genotípica; de 0,92 e de 0,90 para 0,98, com o uso de herdabilidade em sentido restrito; e, finalmente, de 0,91 para 0,98 e de 0,90 para 0,96, com o uso de herdabilidade em sentido amplo.

Os ganhos teóricos considerando seleção antes e depois do florescimento e a razão entre os dois, nas 21 situações se encontram na Tabela 12. Observando a razão entre os dois ganhos, verifica-se que houve situações onde a relação foi superior a dois e situações onde ela foi inferior a dois. Portanto, assumir que o ganho predito com seleção em ambos os sexos é o dobro daquele obtido com seleção em um único sexo é apenas uma aproximação.

Tabela 11 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes freqüências gênicas, considerando controle parental igual a um

Ganho predito	h_{par}^2 (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,98	0,98	0,96	0,98	0,88	0,93	1,00
	50	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,94	0,98
	90	0,99	0,99	1,00	1,00	0,99	0,95	0,96
ΔG_2	10	0,96	0,98	0,97	0,98	0,90	0,95	0,94
	50	0,95	0,99	1,00	1,00	0,99	0,97	0,95
	90	0,96	0,96	0,99	1,00	1,00	0,99	0,99
ΔG_3	10	0,98	0,99	0,96	0,98	0,89	0,94	0,99
	50	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,95	0,99
	90	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,97	0,97
ΔG_4	10	0,96	0,99	0,97	0,98	0,90	0,95	0,93
	50	0,98	0,99	1,00	1,00	1,00	0,97	0,95
	90	0,98	0,98	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99
ΔG_5	10	0,98	0,98	0,96	0,98	0,88	0,93	1,00
	50	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,95	0,98
	90	0,99	0,99	1,00	1,00	0,99	0,95	0,96
ΔG_6	10	0,95	0,92	0,93	0,96	0,87	0,90	0,83
	50	0,97	0,98	1,00	1,00	0,99	0,95	0,96
	90	0,96	0,96	0,99	0,99	0,99	0,98	0,98
ΔG_7	10	0,98	0,98	0,96	0,98	0,88	0,93	0,99
	50	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,95	0,98
	90	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00	0,97	0,97
ΔG_8	10	0,95	0,93	0,93	0,97	0,87	0,90	0,82
	50	0,99	0,98	1,00	0,99	0,99	0,96	0,96
	90	0,98	0,98	1,00	1,00	1,00	0,99	0,98

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Tabela 12 – Ganho teórico utilizando controle parental $\frac{1}{2}$ e 1 e razão entre os dois ganhos

Grau de dominância	Controle parental	Herdabilidade (%)		
		10	50	90
2	1	8,65	11,28	13,28
	1/2	3,58	4,91	6,48
	Razão	2,41	2,30	2,05
1	1	5,30	9,19	11,68
	1/2	3,55	5,32	6,36
	Razão	1,49	1,73	1,84
0,5	1	4,68	8,75	10,98
	1/2	2,74	4,16	5,65
	Razão	1,71	2,10	1,94
0	1	5,85	8,31	10,96
	1/2	3,38	4,43	5,72
	Razão	1,73	1,87	1,92
-0,5	1	5,37	9,43	10,80
	1/2	3,06	4,37	4,65
	Razão	1,75	2,16	2,32
-1	1	6,44	7,52	10,83
	1/2	1,94	3,18	4,97
	Razão	3,32	2,36	2,18
-2	1	5,91	8,00	14,45
	1/2	2,82	3,85	5,00
	Razão	2,10	2,08	2,89

3.2.3. Terceira condição: 30% de selecionados

O viés percentual entre os ganhos genéticos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 21 situações, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade nas expressões de predição de ganho, se encontram na Tabela 13.

Em relação à condição de 10% de selecionados, verificou-se um aumento na amplitude de variação do viés percentual. Apenas como exemplo, com o uso de variância aditiva paramétrica a amplitude de variação do viés percentual passou de -47,46 a 3,87 para -13,24 a 159,25%. A média dos valores absolutos de viés percentual aumentou. Entretanto, o aumento foi desprezível com o uso de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito para cálculo do ganho predito, mas foi considerável com o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo. Neste caso, a média passou de 32 para 61% e de 28 para 51% ou de 34 para 65% e de 31 para 56%, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância genotípica ou de

herdabilidade em sentido amplo, respectivamente. Considerando a média dos valores absolutos do viés apenas nos casos em que ele foi inferior a 100%, verificou-se uma redução de 47 a 50%, quando o ganho predito foi calculado com base na variância aditiva ou na herdabilidade em sentido restrito. Quando calculado com base na variância genotípica ou na herdabilidade em sentido amplo, a alteração foi desprezível.

A correlação entre ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, com o emprego de valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade, nas 21 situações avaliadas, se encontram na Tabela 14.

Em relação à situação de 10% de selecionados, verificou-se um sensível aumento no número de situações com correlação inferior a 0,5, o que refletiu na média das correlações nas 21 situações, que sofreu uma redução considerável (de até 44%, dependendo de como foi obtido o ganho predito). Quando consideradas apenas aquelas situações com correlação superior a 0,5, as alterações foram desprezíveis.

Portanto, apenas com o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo o aumento na proporção de selecionados aumentou consideravelmente a média do viés percentual entre os ganhos teórico e predito e diminuiu a média da correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção.

Tabela 13 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes freqüências gênicas, considerando 30% de selecionados

Ganho predito	$h_{a,par}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	159,25	7,32	12,72	-2,36	32,55	7,58	102,75
	50	6,59	13,35	13,38	8,32	-3,13	-13,24	-9,58
	90	-5,57	-5,94	-2,37	-3,62	14,53	-12,82	1,91
ΔG_2	10	273,51	28,26	20,20	-2,36	46,99	57,01	357,83
	50	53,56	35,46	20,90	8,32	7,42	26,61	104,17
	90	36,05	12,42	4,11	-3,62	27,01	27,23	130,13
ΔG_3	10	171,68	11,00	15,80	2,63	36,36	14,14	111,78
	50	9,61	14,57	17,53	9,20	-3,94	-10,06	-5,48
	90	-1,79	-10,14	-2,64	-1,87	11,60	-10,61	5,13
ΔG_4	10	291,41	32,66	23,48	2,63	51,22	66,57	378,22
	50	57,92	36,92	25,32	9,20	6,53	31,25	113,43
	90	41,50	7,39	3,81	-1,87	23,76	30,45	137,39
ΔG_5	10	107,04	12,06	0,03	-4,15	36,92	2,30	124,17
	50	7,03	15,04	12,57	6,39	-7,70	-18,62	-7,74
	90	-8,50	0,99	-2,08	-5,79	18,09	-14,66	7,26
ΔG_6	10	183,25	17,19	-13,04	-6,19	11,82	93,58	280,06
	50	50,02	27,25	27,01	1,04	-0,31	27,26	110,90
	90	40,80	2,94	3,10	-2,74	20,77	25,12	131,86
ΔG_7	10	119,64	16,39	4,08	0,97	42,65	7,23	136,41
	50	10,98	18,77	14,73	9,71	-6,22	-15,78	-4,62
	90	-7,47	3,41	-1,59	-4,77	19,96	-11,33	9,94
ΔG_8	10	200,48	21,72	-9,51	-1,18	16,50	102,93	300,82
	50	55,56	31,38	29,44	4,19	1,29	31,70	118,02
	90	42,38	5,41	3,62	-1,69	22,69	30,02	137,66

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;
 ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;
 ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;
 ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Tabela 14 – Correlação entre ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes frequências gênicas, considerando 30% de selecionados

Ganho predito	$h_{a_{par}}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-0,26	-0,44	0,50	0,24	0,10	-0,30	0,28
	50	0,93	0,95	0,94	0,40	0,63	0,86	0,83
	90	0,99	0,98	0,96	0,93	0,47	0,95	0,98
ΔG_2	10	-0,35	-0,49	0,48	0,24	0,12	0,17	-0,40
	50	0,94	0,95	0,95	0,40	0,65	0,89	0,79
	90	0,97	0,97	0,95	0,93	0,46	0,99	0,91
ΔG_3	10	-0,25	-0,31	0,67	0,42	0,27	-0,16	0,40
	50	0,93	0,96	0,94	0,59	0,70	0,87	0,83
	90	0,99	0,98	0,96	0,91	0,66	0,97	0,99
ΔG_4	10	-0,31	-0,29	0,67	0,42	0,27	0,34	-0,32
	50	0,91	0,96	0,95	0,59	0,73	0,90	0,79
	90	0,98	0,96	0,95	0,91	0,70	0,98	0,90
ΔG_5	10	-0,31	-0,47	0,26	0,07	0,00	-0,42	0,12
	50	0,94	0,93	0,92	0,16	0,52	0,85	0,82
	90	0,98	0,97	0,96	0,92	0,33	0,95	0,97
ΔG_6	10	0,37	0,32	0,77	0,77	0,78	0,65	0,61
	50	0,78	0,94	0,90	0,76	0,83	0,89	0,80
	90	0,98	0,94	0,95	0,91	0,68	0,99	0,91
ΔG_7	10	-0,35	-0,40	0,36	0,08	0,04	-0,45	0,07
	50	0,94	0,92	0,91	0,15	0,51	0,86	0,82
	90	0,98	0,97	0,96	0,92	0,30	0,97	0,99
ΔG_8	10	0,35	0,34	0,78	0,75	0,79	0,64	0,60
	50	0,77	0,93	0,91	0,76	0,81	0,89	0,80
	90	0,98	0,95	0,95	0,90	0,76	0,98	0,90

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;
 ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;
 ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;
 ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

3.3.2.4. Quarta condição: tamanho amostral 500

O viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 21 situações, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade nas expressões de predição de ganho, são apresentados na Tabela 15.

As médias do viés nas 21 situações ou naquelas em que o mesmo foi superior a 100% não foram sensivelmente afetadas pela redução no tamanho amostral, a não ser com o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo estimadas, onde foram observados aumentos de 19 a 72%.

A correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, nas 21 situações, com o emprego de valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade, se encontram na Tabela 16.

A média das correlações foi reduzida em 3% com a diminuição do tamanho amostral, independentemente de como foi obtido o ganho predito.

Tabela 15 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes frequências gênicas, considerando tamanho amostral igual a 500

Ganho predito	$h_{a,par}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-45,20	-51,80	-26,57	-32,34	-46,37	-48,04	-53,20
	50	-9,78	-2,39	-5,20	0,66	-14,96	-11,31	-9,60
	90	10,00	6,02	-1,37	-7,38	0,34	3,14	-10,23
ΔG_2	10	-21,05	-42,40	-21,70	-32,34	-40,53	-24,17	5,69
	50	29,97	16,65	1,09	0,66	-5,70	29,43	104,13
	90	58,48	26,71	5,18	-7,38	11,27	50,52	102,71
ΔG_3	10	-47,15	-52,60	-28,93	-32,48	-46,54	-50,62	-52,63
	50	-6,77	-1,42	3,77	1,88	-16,12	-1,26	-3,58
	90	7,40	16,64	4,57	-0,84	11,76	8,44	-5,19
ΔG_4	10	-23,86	-43,35	-24,22	-32,48	-40,72	-27,94	6,96
	50	34,31	17,82	10,66	1,88	-6,98	44,10	117,72
	90	54,73	39,40	11,50	-0,84	23,94	58,25	114,10
ΔG_5	10	-55,94	-50,01	-34,96	-46,44	-46,11	-49,49	-48,14
	50	-8,15	0,13	-11,70	-2,41	-20,77	-20,51	-6,05
	90	15,40	4,73	-4,99	-9,33	-0,93	3,44	-3,55
ΔG_6	10	-50,80	-39,52	-39,78	-27,11	-23,75	-38,43	-17,47
	50	21,86	6,44	26,04	-2,36	-6,24	47,23	99,76
	90	48,76	28,90	9,42	-6,69	11,50	43,64	99,29
ΔG_7	10	-56,68	-50,96	-36,36	-46,78	-47,08	-51,51	-46,89
	50	-2,97	4,40	-10,87	-0,27	-21,70	-15,58	0,92
	90	18,62	13,62	-2,48	-3,51	10,15	12,92	3,33
ΔG_8	10	-51,63	-40,67	-41,08	-27,58	-25,12	-40,89	-15,48
	50	28,73	10,99	27,23	-0,22	-7,34	56,36	114,58
	90	52,91	39,85	12,30	-0,70	23,98	56,80	113,50

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;
 ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;
 ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;
 ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Tabela 16 – Correlação entre ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes frequências gênicas, considerando tamanho amostral igual a 500

Ganho predito	h_{par}^2 (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,90	0,87	0,65	0,64	0,57	0,92	0,90
	50	0,98	0,99	0,97	0,97	0,66	0,85	0,95
	90	0,98	0,98	0,99	0,98	0,93	0,72	0,93
ΔG_2	10	0,85	0,85	0,65	0,64	0,60	0,94	0,84
	50	0,97	0,97	0,97	0,97	0,67	0,90	0,89
	90	0,97	0,96	0,99	0,98	0,93	0,81	0,97
ΔG_3	10	0,90	0,88	0,70	0,57	0,61	0,93	0,90
	50	0,98	0,99	0,98	0,96	0,77	0,89	0,94
	90	0,99	0,99	0,99	0,99	0,94	0,76	0,95
ΔG_4	10	0,85	0,87	0,70	0,57	0,64	0,95	0,84
	50	0,96	0,98	0,98	0,96	0,78	0,92	0,87
	90	0,99	0,98	0,99	0,99	0,94	0,79	0,96
ΔG_5	10	0,90	0,86	0,63	0,59	0,53	0,91	0,89
	50	0,98	0,98	0,96	0,96	0,56	0,82	0,94
	90	0,98	0,98	0,99	0,97	0,92	0,76	0,93
ΔG_6	10	0,38	0,79	0,83	0,59	0,82	0,89	0,87
	50	0,91	0,97	0,91	0,93	0,58	0,91	0,89
	90	0,98	0,96	0,99	0,99	0,93	0,74	0,97
ΔG_7	10	0,90	0,87	0,66	0,48	0,54	0,91	0,90
	50	0,98	0,99	0,97	0,96	0,64	0,85	0,94
	90	0,98	0,99	0,99	0,97	0,94	0,82	0,96
ΔG_8	10	0,40	0,81	0,86	0,60	0,81	0,89	0,87
	50	0,92	0,97	0,93	0,93	0,67	0,92	0,87
	90	0,99	0,98	0,99	0,99	0,94	0,78	0,96

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;
 ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;
 ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;
 ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

3.2.5. Quinta condição: viés de 30% na estimativa de variância ambiental

O viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, para as 21 situações, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade nas expressões de predição de ganho, se encontram na Tabela 17.

Em comparação à condição de estimativa não viesada, um viés de 30% na estimativa de variância ambiental resultou em um aumento de 86% na média dos valores absolutos dos vieses, quando empregado valores estimados de variância genotípica para cálculo do ganho predito, e de 71% quando empregado valores estimados de herdabilidade em sentido amplo. Nestas situações, com baixos valores de herdabilidade, a variância ambiental foi maior que a variância fenotípica. Devido a isso, foi estimada uma variância genotípica igual a zero e, conseqüentemente, ganhos preditos iguais a zero. Isso levou à obtenção de viés percentual entre ganhos teórico e predito igual a 100% nestas condições. Nas outras situações, em termos de média, não houve alterações relevantes.

A correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção massal, com o emprego de valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade nas 21 situações, se encontram na Tabela 18.

Comparativamente à condição de viés nulo na estimativa da variância ambiental, a média das correlações só foi sensivelmente reduzida quando se utilizou valores estimados de variância genotípica (redução de 17,5%, passando de 0,88 para 0,74) ou de herdabilidade em sentido amplo (redução de 15,6%, passando de 0,9 para 0,76), para cálculo do ganho predito.

Portanto, apenas com o uso valores estimados de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo o viés na estimativa de variância ambiental aumentou o viés percentual entre os ganhos teórico e predito e diminuiu a média das correlações entre ambos ao longo de 10 ciclos de seleção.

Tabela 17 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes frequências gênicas, considerando 30% de viés na estimativa de variância ambiental

Ganho predito	$h_{a_{par}}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-18,24	-19,73	-39,41	-13,97	-33,43	-47,47	-50,18
	50	20,61	-6,81	-1,65	-15,23	-12,59	-5,71	-15,33
	90	0,04	5,64	3,81	-4,38	-7,95	-9,99	-14,70
ΔG_2	10	17,79	-4,07	-35,39	-13,97	-26,18	-23,35	12,51
	50	73,77	11,38	4,88	-15,23	-3,07	37,61	91,21
	90	44,13	26,25	10,69	-4,38	2,08	31,35	92,61
ΔG_3	10	-19,93	-20,97	-40,80	-20,21	-38,49	-49,66	-52,85
	50	21,58	-4,01	-2,54	-13,72	-9,45	-2,87	-11,35
	90	3,17	9,67	6,31	0,13	0,83	-5,00	-9,21
ΔG_4	10	15,36	-5,55	-36,87	-20,21	-31,79	-26,53	6,48
	50	75,16	14,71	3,92	-13,72	0,42	41,75	100,18
	90	48,64	31,07	13,37	0,13	11,82	38,64	105,01
ΔG_5	10	-35,33	-16,77	-46,74	-13,25	-31,33	-49,21	-44,21
	50	25,62	-5,38	0,75	-17,90	-17,93	-7,78	-12,19
	90	-1,31	2,00	2,31	-7,49	-10,71	-12,81	-11,34
ΔG_6	10	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00
	50	-0,14	-26,47	-31,54	-42,56	-34,60	-22,53	30,35
	90	41,10	27,92	8,25	-5,79	1,46	26,13	91,42
ΔG_7	10	-36,49	-18,28	-47,79	-17,16	-35,83	-51,08	-46,02
	50	32,43	-0,42	1,26	-15,72	-14,17	-1,12	-7,60
	90	0,74	2,09	3,79	-4,83	-4,10	-7,70	-7,39
ΔG_8	10	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00	-100,00
	50	5,27	-22,61	-31,19	-41,04	-31,60	-16,93	37,16
	90	44,04	28,04	9,82	-3,09	8,99	33,52	99,94

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;
 ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;
 ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;
 ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Tabela 18 – Correlação entre ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, nas 21 situações consideradas, com sistema gênico de 10 genes e diferentes frequências gênicas, considerando 30% de viés na estimativa de variância ambiental

Ganho predito	$h_{a_{par}}^2$ (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,90	0,78	0,83	0,31	0,87	0,96	0,99
	50	0,98	0,98	0,99	0,96	0,64	0,89	0,99
	90	1,00	0,99	0,99	0,99	0,98	0,77	0,94
ΔG_2	10	0,88	0,76	0,83	0,31	0,86	0,96	0,86
	50	0,98	0,96	0,99	0,96	0,72	0,93	0,96
	90	0,97	0,99	0,99	0,99	0,98	0,89	0,99
ΔG_3	10	0,91	0,78	0,87	0,42	0,87	0,95	0,99
	50	0,99	0,98	0,99	0,96	0,67	0,90	0,99
	90	1,00	0,99	1,00	1,00	0,99	0,90	0,97
ΔG_4	10	0,90	0,76	0,88	0,42	0,87	0,95	0,87
	50	0,99	0,97	0,99	0,96	0,73	0,93	0,95
	90	0,99	0,99	0,99	1,00	0,98	0,92	0,98
ΔG_5	10	0,89	0,77	0,81	0,22	0,86	0,96	0,99
	50	0,97	0,97	0,99	0,96	0,54	0,89	0,99
	90	0,99	0,99	0,99	0,99	0,97	0,76	0,93
ΔG_6	10	0,27	0,50	0,54	0,60	0,44	0,51	0,63
	50	0,74	0,82	0,92	0,64	0,29	0,84	0,98
	90	0,98	0,99	0,99	0,99	0,98	0,92	0,99
ΔG_7	10	0,89	0,77	0,85	0,23	0,86	0,96	0,99
	50	0,98	0,98	0,98	0,97	0,51	0,90	1,00
	90	0,99	0,99	0,99	0,99	0,98	0,88	0,97
ΔG_8	10	0,31	0,51	0,57	0,61	0,47	0,52	0,64
	50	0,79	0,85	0,92	0,68	0,31	0,87	0,97
	90	0,98	0,99	0,99	1,00	0,98	0,94	0,98

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;
 ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;
 ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;
 ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;
 ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;
 ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;
 ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

4. RESUMO E CONCLUSÕES

Este trabalho teve como objetivo estudar o viés na predição de ganhos genéticos com seleção massal em plantas alógamas. Foi feito a partir de simulação, considerando sistema gênico de um e de 10 genes com distribuição independente. Foram consideradas três classes de populações: muito melhorada ($p=0,9$), pouco melhorada ($p=0,1$) e com frequência intermediária do gene favorável ($p=0,5$). Foram ainda considerados três valores de herdabilidade (10, 50 e 90%) e sete graus de dominância (2, 1, 0,5, 0, -0,5, -1 e -2), sendo que com grau de dominância positivo o gene favorável era dominante e com grau de dominância negativo era recessivo. No sistema gênico de 10 genes foram considerados os 10 com as mesmas frequências gênicas e com diferentes frequências gênicas. Em todas as situações foram realizados 10 ciclos de seleção massal. As variáveis avaliadas foram o viés percentual no primeiro ciclo de seleção e a correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo dos 10 ciclos de seleção.

Três fontes de viés foram avaliadas: a pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população original, o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, e a deriva genética.

Verificou-se que nos casos de viés percentual baixo (inferior a 100%), ocorridos principalmente com dominância parcial e ausência de dominância, a

principal fonte de viés foi a pressuposição da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. Nas situações de elevado viés percentual (acima de 100%), ocorridas principalmente com sobredominância e dominância completa, a principal fonte de viés foi o uso de variância genotípica no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito.

Com sistema gênico com 10 genes as expressões foram bem mais precisas que com sistema gênico de apenas um gene, embora com sobredominância e dominância completa tenham ocorrido algumas situações com viés elevado, principalmente quando foram utilizadas variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo nas expressões de predição de ganho.

Verificou-se que assumir ganho predito com seleção em ambos os sexos igual ao dobro do ganho predito com seleção em apenas um sexo é apenas uma aproximação e mais uma fonte de viés entre os ganhos teórico e predito.

Com seleção antes do florescimento houve aumento do viés devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, e diminuição do viés devido ao uso de variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância genotípica ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, em comparação com a seleção após o florescimento. Houve um aumento na média das correlações entre os ganhos teórico e predito com o aumento do controle parental.

O aumento na proporção de selecionados elevou consideravelmente a média do viés percentual entre os ganhos teórico e predito e diminuiu a média da correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção, mas apenas com o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo (estimadas ou paramétricas).

As médias de viés não foram sensivelmente afetadas pela redução no tamanho amostral, a não ser com o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo estimadas, onde foram observados aumentos de 19 a 72%. A média das correlações foi reduzida em 3%, com a diminuição do tamanho amostral, independentemente de como foi obtido o ganho predito.

Viés de 30% na estimativa de variância ambiental aumentou o viés percentual entre ganhos teórico e predito apenas quando utilizados valores

estimados de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo. Nestas situações houve uma sensível diminuição na média das correlações entre ambos ao longo de 10 ciclos de seleção massal.

Diferenças foram observadas quando utilizada a expressão com base no diferencial de seleção ou na intensidade de seleção, mas foram irrelevantes.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLARD, R. W. **Principles of plant breeding**. John Wiley and Sons, Inc., New York. 1960.
- ARRIEL, E. F.; RAMALHO, M. A. P.; PACHECO, C. A. P. Expected and realized gains in the CMS-39 maize population after three cycles of half-sib family selection. **Brazilian Journal of Genetics**, v.16, n.4, p.1013-1018. 1993.
- BONOMO, P. **Ganho genético na população de milho (*Zea mays* L.) Palha Roxa, sob quatro intensidades de seleção**. Viçosa: UFV, 1997. 60 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa.
- BORÉM, A. **Melhoramento de Plantas**. Viçosa: Editora UFV, 1998. 453 p.
- GARDNER, C. O. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. **Crop Science**, v.1, p.241-245, 1961.
- LEON, N.; COORS, J. G. Twenty-four cycles of mass selection for prolificacy in the Golden Glow maize population. **Crop Science**, v.42, p.325-333, 2002.
- LOPES-REYNOSO, J. J.; HALLAUER, A. R. Twenty-seven cycles of divergent mass selection for ear length in maize. **Crop Science**, v.38, p.1099-1107, 1998.
- MATTA, F. P. **Seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos**. Viçosa: UFV, 2000. 83 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa.
- MULAMBA, N. N.; MOCK, J. J. Improvement of yield potential of the Eto Blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. **Egypt J. Gen. Cytol.**, Alexandria, v. 7, p.40-51, 1978.

- PATERNIANI, E.; CAMPOS, M. S. Melhoramento do milho. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Editora UFV, 1999. p.429-485.
- PATERNIANI, E. Maize breeding in the tropics. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.9, p.125-154, 1990.
- PATERNIANI, E.; MIRANDA FILHO, J. B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E. (Ed.). **Melhoramento e produção de milho no Brasil**. Piracicaba, ESALQ, 1978. p.202-246.
- EBERHART, S. A. Factors effecting efficiencies of breeding methods. **African Soils**, v.15, p.669-680. 1970.
- ODHIAMBO, M. O.; COMPTON, W. Twenty cycles of divergent mass selection for seed size in corn. **Crop Science**, v.27, p.1113-1116, 1987.
- TORREGOZA, M.; HARPSTEAD, D. D. Effects of mass selection for ears per plant in maize. p.20. In **Agronomy abstracts**. ASA, Madson, WI. 1967.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (Eds). **Melhoramento e produção do milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.1. p.135-214.
- VILARINHO, A. A. **Seleção de progênies endogâmicas S₁ e S₂ em programas de melhoramento intrapopulaconal e de produção de híbridos de milho pipoca (*Zea mays* L.)**. Viçosa: UFV, 2001. 79 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa.
- WILKES, H. G. Maize and its wild relatives. **Science**, v.177, p.1071-1077, 1972.

VIÉS NA PREDIÇÃO DE GANHOS GENÉTICOS COM SELEÇÃO ENTRE E DENTRO DE FAMÍLIAS DE MEIOS-IRMÃOS

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi investigar o viés na predição de ganhos genéticos com seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos, em programas de melhoramento intrapopulacional em espécies alógamas. Três fontes de viés foram avaliadas quanto à contribuição relativa de cada uma no viés percentual entre os ganhos teórico e predito: a pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população original, o uso de variância genotípica no lugar de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito, e deriva. Foram consideradas três classes de populações (com frequência do favorável igual a 0,1, 0,5 e 0,9), três valores de herdabilidade (10, 50 e 90%) e sete graus de dominância (2, 1, 0,5, 0, -0,5, -1 e -2), sendo que com grau de dominância positivo o gene favorável é dominante e com grau de dominância negativo é recessivo. Foi considerado sistema gênico com 10 genes com distribuição independente em duas condições distintas: todos com as mesmas frequências gênicas e com frequências diferentes. Com seleção entre, tanto considerando os 10 genes com as mesmas frequências gênicas, como com frequências diferentes, a maior fonte de viés foi a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na

unidade de seleção e seu parente na população melhorada. A deriva ficou em segundo lugar. Com seleção dentro, diferenças foram observadas em relação aos resultados obtidos considerando os 10 genes com as mesmas frequências gênicas e considerando frequências diferentes. Com mesmas frequências gênicas o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo foi a principal fonte de viés, quando utilizados para predição do ganho genético valores paramétricos de variância ou de herdabilidade. Com frequências diferentes, a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é que foi a principal fonte de viés, nas mesmas circunstâncias. Quando avaliadas as três fontes de viés juntas, ou seja, com o uso de valores estimados de variância ou herdabilidade, tanto considerando mesmas frequências gênicas, como frequências diferentes, a principal fonte de viés foi a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. O uso de variância genotípica no lugar de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito ficou em segundo lugar, e o viés adicionado foi em sentido contrário ao das outras duas fontes de viés, tanto que o viés percentual foi reduzido com o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo estimadas, em relação ao uso de valores estimados de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito. A deriva foi a menos importante das fontes de viés.

Palavras-chave: Ganho predito, ganho realizado, seleção, meios-irmãos, simulação.

INTRODUÇÃO

A principal diferença entre seleção massal e seleção de famílias é que a segunda é baseada em algum tipo de teste de progênies, ou seja, o genótipo das plantas é avaliado com base no comportamento médio de sua progênie.

Famílias de meios irmãos podem ser usadas no melhoramento intrapopulacional de várias formas. Uma geralmente utilizada é aquela sugerida por LONNQUIST (1964) e conhecida como seleção espiga por fileira modificada. Este método envolve seleção entre e dentro de famílias. A seleção entre é feita com base nas médias das famílias, que são comparadas com a média da população, estimada pela média de todas as famílias. A seleção dentro é conduzida no bloco de recombinação, no qual todas as famílias são plantadas, sendo cada família em uma fileira, como fêmea, e polinizadas por fileiras de macho intercaladas, constituídas por uma mistura de sementes de todas as famílias. A seleção dentro é feita somente nas melhores famílias, mas as plantas selecionadas são polinizadas por pólen de toda a população. Desta forma, tanto a seleção entre como a seleção dentro são apenas do lado feminino.

Um procedimento alternativo à seleção espiga por fileira é a recombinação apenas das melhores famílias, após a avaliação em experimentos com repetição (COMPTON e COMSTOCK, 1976). Neste caso, sementes remanescentes precisam ser guardadas em boas condições, para serem plantadas no ano seguinte. No bloco de recombinação, tanto os gametas masculinos, quanto os femininos, provêm de famílias selecionadas e,

assim, a seleção entre famílias é para ambos os sexos. Porém, a seleção dentro de famílias continua sendo somente para um sexo. Um ano adicional não será necessário se a recombinação for feita fora da estação de plantio. Porém, a seleção dentro de famílias não é recomendada.

PATERNIANI (1967), após três ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos na população de milho Dente Paulista, obteve, para o caráter produção de grãos, ganho médio de 13,6% por ciclo. Na população Hays Golden, WEBEL & LONNQUIST (1967) obtiveram ganho realizado em produção de 9,44%. LIMA (1977) obteve ganho predito em produção de 8,15%, sendo de aproximadamente 30% a parte devida à seleção dentro. Nesse mesmo trabalho o autor verificou, após três ciclos, ganho realizado médio de 10,8%. Ganho médio em produção de magnitude equivalente, 10,6%, foi predito por CARVALHO et al. (1994), também após três ciclos com a população BR 5028. O ganho dentro correspondeu, em média, a 31,2% do ganho total. Em três ciclos com a população EEL 4, FERRÃO et al. (1995) obtiveram ganho predito médio em peso de espigas de 4,5%.

PELUZIO (1999), trabalhando com milho, após dois ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos, obteve ganho predito em produção de 10,7% no primeiro ciclo, e de 16,24% no segundo ciclo. CARVALHO et al. (2000a) obtiveram ganho realizado de 3%, em média, após três ciclos, na produção de espigas da população CMS-453. Em relação à população CMS-52, o ganho predito em peso de espigas por CARVALHO et al. (2000b) foi de 12,3%, em média, também após três ciclos. A parte devida à seleção dentro foi 33,6%.

Resultados indicadores da eficiência do método também foram obtidos com milho-pipoca. PACHECO et al. (1998) estimaram, em relação à produção e CE, ganhos de 3,06% e 16,8% na população CMS-42, e ganhos de 3,15% e 19,2% na população CMS-43, apenas com seleção entre. Utilizando vários índices de seleção, GRANATE et al. (2002) estimaram ganhos preditos com seleção entre na população CMS-43. Os valores para CE e produção variaram de 4% e 10,27% a 7,10% e 0,88%, respectivamente, dependendo do índice e das variáveis incluídas. MATTA e VIANA (2003) obtiveram na população de milho-pipoca Beija-Flor, ganho total realizado, devido à seleção entre e dentro, de 10% para CE e de 13% para produção.

O ganho predito pela seleção das melhores famílias (ΔG_1), quando a recombinação envolve apenas famílias selecionadas, pode ser obtido pela expressão:

$$\Delta G_1 = \frac{(1/4)\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{PeFMI}^2} \cdot DS_1,$$

sendo 1 o controle parental, $\hat{\sigma}_A^2$ o estimador da variância aditiva, $\hat{\sigma}_{PeFMI}^2$ o estimador da variância fenotípica entre as famílias e DS_1 o diferencial de seleção entre, dado pela diferença entre a média das famílias selecionadas e a média de todas as famílias.

O ganho predito pela seleção dentro das melhores famílias (ΔG_2), considerando seleção apenas do lado feminino, é dado por

$$\Delta G_2 = \frac{1}{2} \cdot \frac{(3/4)\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{PdFMI}^2} \cdot DS_2,$$

sendo $\frac{1}{2}$ o controle parental, $\hat{\sigma}_{PdFMI}^2$ o estimador da variância fenotípica dentro das famílias e DS_2 o diferencial de seleção dentro, dado pela diferença entre a média das plantas selecionadas e a média de todas as plantas das famílias selecionadas.

O ganho total (ΔG) é obtido por

$$\Delta G = \Delta G_1 + \Delta G_2.$$

No entanto, estas expressões são viesadas. O ganho realizado em produção, obtido por WEBEL & LONNQUIST (1967) na população Hays Golden, 9,44%, foi superior ao predito, de 8,39%, o que equivale a um viés percentual entre os ganhos teórico e predito de -11,1%. PELUZIO (1999), com o plantio de uma testemunha comum nos dois ciclos de seleção, avaliou a precisão das estimativas de ganho genético no primeiro ciclo de seleção. Verificou que nas características envolvidas com a arquitetura e a produção houve grande concordância entre os ganhos preditos e os realizados, sendo que na característica produtividade ocorreu desvio um pouco maior. Nas características envolvidas com rusticidade (n° de plantas acamadas e quebradas) a predição superestimou as alterações.

O ganho predito obtido por CARVALHO et al. (2000a) foi 11,62%, o que corresponde a um viés de 287% em relação ao ganho realizado, de 3%. MATTA e VIANA (2003), utilizando índice para a seleção entre famílias de meios-irmãos na população de milho pipoca Beija-Flor, obtiveram ganhos

preditos de 1,01 ml/g (4,1%) para capacidade de expansão (CE) e de 271 kg/ha (9,4%) para produção. O ganho realizado foi de 1% e -18%, respectivamente. O viés percentual entre os ganhos teórico e predito, devido à seleção entre, foi de 310% com relação a CE e de -152% em relação à produção.

Como pôde ser observado nas comparações entre ganhos teórico e predito, sempre existe uma diferença entre ambos. Desta forma, o objetivo deste trabalho foi investigar a magnitude do viés na predição de ganhos genéticos devido à seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos, em programa de melhoramento intrapopulacional em espécies alógamas.

2. ASPECTOS TEÓRICOS E CARACTERIZAÇÃO DOS SISTEMAS GÊNICOS

2.1. Aspectos teóricos

Consideremos o caso de seleção entre famílias de meios-irmãos em espécie alógama, numa população em equilíbrio de Hardy-Weinberg, não endogâmica, e em equilíbrio de ligação gênica. Em relação a um gene com as formas alélicas A_1 e A_2 , que aumenta e diminui a expressão do caráter, respectivamente, as proporções de famílias com pai comum A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 são p^2 , $2pq$ e q^2 , respectivamente, sendo p e q as frequências dos genes A_1 e A_2 .

As probabilidades dos genótipos em famílias de meios-irmãos são

$$p^3 A_1A_1 \text{ e } p^2q A_1A_2,$$

em famílias com pai comum A_1A_1 ;

$$p^2q A_1A_1, pq A_1A_2 \text{ e } pq^2 A_2A_2,$$

em famílias com pai comum A_1A_2 ; e

$$pq^2 A_1A_2 \text{ e } q^3 A_2A_2,$$

em famílias com pai comum A_2A_2 .

Após a seleção entre as proporções de famílias de pai comum A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 são

$$\frac{p^2(1-s_D)}{1-p^2s_D-2pqs_H-q^2s_R}, \frac{2pq(1-s_H)}{1-p^2s_D-2pqs_H-q^2s_R} \text{ e } \frac{q^2(1-s_R)}{1-p^2s_D-2pqs_H-q^2s_R},$$

respectivamente, sendo s_D a intensidade de seleção contra as famílias de pai comum A_1A_1 , s_H a intensidade de seleção contra as famílias de pai comum A_1A_2 e s_R a intensidade de seleção contra as famílias de pai comum A_2A_2 . A função

$$1 - p^2s_D - 2pqs_H - q^2s_R = P_{Se}$$

é a proporção de famílias selecionadas, a qual é função dos valores s_D , s_H e s_R . Não havendo seleção (natural ou artificial), $s_D = s_H = s_R = 0$ e, portanto, $P_{Se} = 1$.

As probabilidades dos genótipos no grupo de famílias selecionadas são

$$p^3(1-s_D)/P_{Se} \text{ } A_1A_1 \text{ e } p^2q(1-s_D)/P_{Se} \text{ } A_1A_2,$$

nas famílias selecionadas de pai comum A_1A_1 ;

$$p^2q(1-s_H)/P_{Se} \text{ } A_1A_1, \text{ } pq(1-s_H)/P_{Se} \text{ } A_1A_2 \text{ e } pq^2(1-s_H)/P_{Se} \text{ } A_2A_2,$$

nas famílias selecionadas de pai comum A_1A_2 ; e

$$pq^2(1-s_R)/P_{Se} \text{ } A_1A_2 \text{ e } q^3(1-s_R)/P_{Se} \text{ } A_2A_2,$$

nas famílias selecionadas de pai comum A_2A_2 .

Isto corresponde a uma proporção total de

$$\frac{p^2 - p^3s_D - p^2qs_H}{P_{Se}} ; \frac{2pq - p^2qs_D - pqs_H - pq^2s_R}{P_{Se}} ; \frac{q^2 - pq^2s_H - q^3s_R}{P_{Se}}$$

em relação aos genótipos A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 , respectivamente.

Todos os resultados obtidos e a serem apresentados foram desenvolvidos assumindo ausência de seleção natural, mutação, migração e deriva genética.

Na população melhorada, considerando recombinação apenas de famílias selecionadas, a alteração na frequência do gene favorável devido à seleção entre é

$$\Delta p_1 = \frac{pq[-(1/2)ps_D + (p-1/2)s_H + (1/2)qs_R]}{P_{Se}}.$$

A média da população melhorada obtida pela seleção entre, considerando uma geração de recombinação após o ciclo de seleção, é

$$M_1 = m + [p - q - p^3s_D - pq(p-q)s_H + q^3s_R] \frac{a}{P_{Se}}$$

$$\begin{aligned}
& + 2\{pq - pq(2pq + \frac{1}{2}s_H - \frac{1}{2}p^2q(2p+1)s_D - pq(1 - \frac{1}{2}q^2)s_R + \frac{1}{2}[p^2q^2(p^2+p) + p^3]s_Ds_R \\
& + p^2q^2(pq + \frac{1}{2})s_Ds_R + pq[pq(q^2+q) + \frac{1}{2}q^3]s_Hs_R + \frac{1}{2}pq(p^4 + \frac{1}{2}p^3q)s_D^2 + p^2q^2(pq + \frac{3}{4})s_H^2 \\
& + \frac{1}{2}pq(q^4 + \frac{1}{2}pq^3)s_R^2\} \frac{d}{P_{Se}} = M + \Delta G_1,
\end{aligned}$$

sendo

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

a média da população original.

O ganho genético devido à seleção entre (ΔG_1) é

$$\Delta G_1 = M_1 - M = 2(\Delta p_1)\alpha - 2(\Delta p_1)^2 d,$$

sendo α o efeito de substituição do gene A_2 pelo A_1 . Expressando esse ganho genético teórico de forma que possa ser comparado com a expressão de ganho predito e, sabendo que a intensidade de seleção (i) é o quociente entre a altura da ordenada da distribuição normal padrão correspondente ao ponto de truncamento (a_t) e a proporção de selecionados (P_s), de tal forma que $i = a_t/P_s$, temos

$$\begin{aligned}
\Delta G_1 &= 2pq\alpha^2 \left\{ \frac{-(1/2)ps_D + [p - (1/2)]s_H + (1/2)qs_R}{\alpha P_{Se}} \right. \\
&\quad \left. - \frac{pq\{-(1/2)ps_D + [p - (1/2)]s_H + (1/2)qs_R\}^2}{\alpha^2 P_{Se}^2} \right\} d \\
&= i \cdot \sigma_A^2 \left\{ \frac{-(1/2)ps_D + [p - (1/2)]s_H + (1/2)qs_R}{\alpha a_t} \right. \\
&\quad \left. - \frac{pq\{-(1/2)ps_D + [p - (1/2)]s_H + (1/2)qs_R\}^2}{\alpha^2 a_t^2} \right\} d
\end{aligned}$$

O ganho genético esperado pela seleção das melhores famílias (ΔG_1), quando a recombinação envolve apenas famílias selecionadas é, usando a fórmula de EBERHART (1970),

$$\Delta G_1 = 1 \cdot i \cdot \frac{(1/4)\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{PeFMI}^2}} = \frac{1}{4} \cdot i \cdot \frac{\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{PeFMI}^2}},$$

sendo 1 o controle parental, i a intensidade de seleção, $\sigma_A^2 = 2pq\alpha^2$ a variância genética aditiva na população base e σ_{PeFMI}^2 a variância fenotípica na população avaliada, em nível de média de família.

Portanto, há igualdade dos ganhos genéticos teórico e predito quando

$$\frac{1}{4\sqrt{\sigma_{\text{PeFMI}}^2}} = \left\{ \frac{-(1/2)ps_D + [p - (1/2)]s_H + (1/2)qs_R}{\alpha a_t} - \frac{pq\{-(1/2)ps_D + [p - (1/2)]s_H + (1/2)qs_R\}^2}{\alpha^2 a_t^2} \right\} d$$

Consideremos agora seleção dentro do lote de recombinação, composto apenas de famílias selecionadas.

No lote de recombinação as probabilidades dos genótipos em cada grupo de famílias são

$$p A_1A_1 : q A_1A_2,$$

no grupo de famílias de pai comum A_1A_1 ;

$$(p/2) A_1A_1 : (1/2) A_1A_2 : (q/2) A_2A_2,$$

no grupo de famílias de pai comum A_1A_2 ; e

$$p A_1A_2 : q A_2A_2,$$

no grupo de famílias de pai comum A_2A_2 .

Dentro das famílias de pai comum A_1A_1 , teremos, após a seleção, a seguinte proporção genotípica

$$\frac{p}{P_{\text{Sd1}}} A_1A_1 : \frac{q(1-s_{\text{Hd}})}{P_{\text{Sd1}}} A_1A_2,$$

sendo s_{Hd} a intensidade de seleção contra os heterozigotos portadores do gene indesejável A_2 e $P_{\text{Sd1}} = 1 - qs_{\text{Hd}}$ a proporção de selecionados dentro das famílias de pai comum A_1A_1 .

Dentro das famílias de pai comum A_1A_2 , teremos

$$\frac{p}{2P_{\text{Sd2}}} A_1A_1 : \frac{(1-s_{\text{Hd}})}{2P_{\text{Sd2}}} A_1A_2 : \frac{q(1-s_{\text{Rd}})}{2P_{\text{Sd2}}} A_2A_2,$$

sendo s_{Rd} a intensidade de seleção contra os homozigotos para o gene indesejável A_2 e $P_{\text{Sd2}} = 1 - (1/2)s_{\text{Hd}} - (q/2)s_{\text{Rd}}$ a proporção de selecionados dentro das famílias de pai comum A_1A_2 .

Finalmente, dentro das famílias de pai comum A_2A_2 , teremos

$$\frac{p(1-s_{\text{Hd}})}{P_{\text{Sd3}}} A_1A_2 : \frac{q(1-s_{\text{Rd}})}{P_{\text{Sd3}}} A_2A_2,$$

sendo $P_{\text{Sd3}} = 1 - ps_{\text{Hd}} - qs_{\text{Rd}}$ a proporção de selecionados dentro das famílias de pai comum A_2A_2 .

Considerando o mesmo número de plantas selecionadas dentro de cada família, $P_{Sd1} = P_{Sd2} = P_{Sd3} = P_{Sd}$. As proporções de famílias de pai comum A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 , no lote de recombinação, são

$$\frac{p^2(1-s_D)}{P_{Se}}, \frac{2pq(1-s_H)}{P_{Se}} \text{ e } \frac{q^2(1-s_R)}{P_{Se}},$$

respectivamente.

Desta forma, no grupo total de plantas selecionadas dentro do lote de recombinação, teremos

$$\frac{p^2 - p^3s_D - p^2qs_H}{P_{Se} \cdot P_{Sd}}$$

plantas com genótipo A_1A_1 ;

$$\frac{2pq - p^2qs_D - pqs_H - pq^2s_R - 2pqs_{Hd} + p^2qs_Ds_{Hd} + pqs_Hs_{Hd} + pq^2s_Rs_{Hd}}{P_{Se} \cdot P_{Sd}}$$

com genótipo A_1A_2 ; e

$$\frac{q^2 - pq^2s_H - q^3s_R - q^2s_{Rd} + pq^2s_Hs_{Rd} + q^3s_Rs_{Rd}}{P_{Se} \cdot P_{Sd}}$$

com genótipo A_2A_2 .

A partir dessa proporção genotípica poderiam ser calculadas a frequência gênica, a média da população melhorada, a alteração de frequência gênica devido à seleção e o ganho genético teórico devido à seleção dentro. Este, então, poderia ser comparado com o ganho esperado, a exemplo do que foi feito com seleção entre. Porém, os cálculos envolvidos se tornam muito complexos. Além disso, foi assumido que a intensidade de seleção contra o heterozigoto portador do gene desfavorável A_2 é a mesma, qualquer que seja a família, assim como a intensidade de seleção contra o homozigoto em relação ao gene desfavorável. Isso pode não ser verdadeiro, o que tornaria os cálculos pouco precisos. Para completar, ter-se-ia que atribuir valores aleatoriamente para s_D , s_H , s_R , s_{Hd} e s_{Rd} . Como esses valores não podem ser atribuídos de forma aleatória, apesar de variarem de 0 a 1, pelo menos em teoria, pois certamente variam em função das frequências gênicas, do grau de dominância, da proporção de selecionados (intensidade de seleção), da magnitude da variação ambiental ou residual, comparativamente à variação genotípica, do controle parental, etc., a avaliação da magnitude do viés na predição de ganhos deve ser feita a partir de simulação, contrariando a expectativa inicial

de que seria possível um estudo teórico sobre viés na predição de ganhos genéticos devidos à seleção.

2.2. Caracterização dos sistemas gênicos

Foram considerados três valores de frequência do gene favorável, na tentativa de representar todas as possíveis populações. Tomou-se $p = 0,1$ para representar populações pouco melhoradas, $p = 0,5$ para representar populações com frequência intermediária do gene favorável e $p = 0,9$ para representar populações muito melhoradas, ficando assim definidas três classes de populações.

Em cada classe de população foram considerados sete graus de dominância: $d/a = 2$ e -2 (sobredominância), 1 e -1 (dominância completa), $\frac{1}{2}$ e $-\frac{1}{2}$ (dominância parcial) e 0 (ausência de dominância). Com grau de dominância positivo, o gene favorável (aquele que aumenta a expressão do caráter) é dominante, enquanto que com grau de dominância negativo é recessivo.

Houve ainda variação quanto ao valor paramétrico da herdabilidade em sentido restrito em nível de média de família, por meio da magnitude dos efeitos ambientais introduzidos. Assim, foram consideradas situações de alta (90%), média (50%) e baixa (10%) herdabilidade. Devido à impossibilidade de se conseguir exatamente o valor desejado de herdabilidade, permitiu-se uma variação de 4 pontos percentuais em torno do valor desejado. Na seleção dentro de famílias foram consideradas as mesmas condições ambientais em que foi realizada a seleção entre. Os efeitos ambientais foram atribuídos considerando uma distribuição de efeitos ambientais para cada classe genotípica.

Foi considerado sistema gênico com 10 genes em duas condições distintas, todos com as mesmas frequências gênicas e com frequências diferentes, sendo, neste último caso, seis com frequência do favorável igual a $0,1$, três com frequência igual a $0,5$ e um com frequência igual a $0,9$.

Assim, considerando os 10 genes com as mesmas frequências gênicas foram 63 situações (três classes de população x três valores de herdabilidade x sete graus de dominância), e considerando frequências

diferentes foram 21 situações distintas (uma classe de população x três valores de herdabilidade x sete graus de dominância).

Em cada situação foram consideradas 196 famílias de meios-irmãos, avaliadas segundo o delineamento em blocos casualizados completos, com 25 plantas por parcela e duas repetições. Foram selecionadas as melhores 20 famílias para compor o lote de recombinação.

No lote de recombinação, composto apenas de famílias selecionadas, foram consideradas 100 plantas de cada família, sendo que, em cada uma, as 10 plantas superiores foram selecionadas.

Com 10 genes e diferentes frequências gênicas foi considerado também um tamanho amostral de 100 famílias de meios-irmãos, sendo as 10 melhores selecionadas para compor o lote de recombinação.

Na seleção entre, o ganho predito foi obtido com o uso tanto de valores paramétricos, como estimados de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, na expressão com base na intensidade de seleção ou no diferencial de seleção, respectivamente. Na seleção dentro, além de ganho predito conforme obtido para seleção entre, foram utilizados também valores estimados e paramétricos de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo. O viés percentual entre os ganhos genéticos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção foi, então, obtido, considerando oito diferentes formas de cálculo do ganho predito, para seleção dentro, e quatro diferentes formas, para seleção entre. Ainda considerando as diferentes formas de cálculo dos ganhos preditos, foi obtida, para cada situação, a correlação entre os ganhos genéticos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, sendo que apenas no primeiro ciclo houve controle do valor da herdabilidade. Nos demais ciclos, a magnitude dos efeitos ambientais foi mantida constante, independentemente do valor de herdabilidade obtido. Foi considerada a realização de uma geração de recombinação após cada ciclo de seleção.

A partir desse viés foram verificadas as situações em que o ganho predito se aproxima ou se afasta do teórico, e através da correlação ao longo dos 10 ciclos de seleção foram verificadas as situações em que houve e em que não houve boa associação linear entre ambos ao longo dos 10 ciclos de seleção.

Para a simulação das populações e dos caracteres foi empregado o programa Excel[®], da Microsoft[®].

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Sistema gênico com 10 genes e mesmas frequências gênicas

Quando o ganho predito foi calculado com base nos valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, considerando estimativa não viesada da variância ambiental, e ainda assumindo que as unidades de seleção apresentam distribuição normal, a única fonte de viés entre os ganhos teórico e predito foi a pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção (X) e seu parente na população melhorada (Y) é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles (r_{XY}) vezes a variância aditiva na população original (σ_A^2), ou seja, $COV_A(X, Y) = 2r_{XY}\sigma_A^2$. Essa pressuposição só é verdadeira caso não ocorra alteração de frequência gênica na população melhorada, devida à seleção. Como se espera que a seleção seja eficiente, deve haver mudança de frequência gênica e, portanto, essa pressuposição é apenas uma aproximação.

Quando utilizada a expressão com base no diferencial de seleção, distribuição aproximadamente normal das unidades de seleção não é necessário para que a expressão possa ser utilizada, sendo a diferença observada nos resultados obtidos pela expressão da intensidade de seleção e do diferencial de seleção devidas à falta de normalidade dos valores fenotípicos das plantas.

Inicialmente vamos avaliar o viés entre os ganhos teórico e predito devido à pressuposição da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada ser igual a $2r_{XY}\sigma_A^2$.

Os resultados de viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, com o uso de valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, para as 63 situações avaliadas, são apresentados na Tabela 1.

Quando o ganho predito foi calculado com base no valor paramétrico da variância aditiva, o viés percentual variou de -98,29 a 424,82%. Entretanto, em 57 das 63 situações, o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 55%, enquanto que considerando apenas as 57 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 35%. Em 12 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 10%. Viés percentual elevado ocorreu apenas em seis situações: três com sobredominância, gene favorável dominante, em populações muito melhoradas; uma com sobredominância, gene favorável recessivo, herdabilidade baixa, em populações pouco melhoradas; e duas com dominância parcial, gene favorável dominante, baixos valores de herdabilidade, em populações pouco e muito melhoradas.

Tabela 1 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas, utilizando valores estimados e paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, para cálculo do ganho predito

Ganho predito	h ² (%)	p	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,1	-34,68	-88,84	297,88	-47,98	-42,96	-36,25	102,70
		0,5	-72,38	-78,65	-8,17	-20,77	1,11	-3,28	-45,85
		0,9	153,75	-52,73	424,82	-3,32	-32,75	-3,32	27,64
	50	0,1	-79,75	-81,87	-8,16	3,62	-32,60	-27,40	12,87
		0,5	-38,58	-55,55	10,01	-70,50	-73,00	-22,56	-34,59
		0,9	210,16	20,29	65,18	40,00	16,79	39,10	27,46
	90	0,1	-79,38	-2,50	-6,58	-16,73	-92,51	-98,29	-4,52
		0,5	-15,55	7,71	23,62	4,29	-65,80	-76,99	-16,25
		0,9	285,69	30,07	16,35	22,65	-19,28	-16,73	-20,59
ΔG_3	10	0,1	-31,80	-89,49	299,74	-49,70	-41,44	-36,42	98,69
		0,5	-72,88	-78,68	-7,42	-21,15	-2,14	-2,18	-49,60
		0,9	152,76	-55,70	422,04	-2,29	-35,79	-3,77	37,86
	50	0,1	-78,35	-83,63	0,24	5,47	-31,75	-24,39	-1,91
		0,5	-38,68	-55,34	8,64	-69,96	-75,35	-22,47	-34,07
		0,9	224,41	12,98	54,51	36,68	16,07	24,23	25,37
	90	0,1	-80,35	6,48	-1,27	-7,70	-92,20	-98,27	-19,65
		0,5	-7,02	12,51	23,07	5,81	-70,37	-78,90	-19,58
		0,9	285,39	-9,33	2,48	-0,80	-20,07	-20,74	-19,84
ΔG_5	10	0,1	-12,51	-88,84	1221,70	-55,09	-100,00	-100,00	-79,75
		0,5	-70,77	-100,00	-100,00	-9,32	38,90	70,16	-33,06
		0,9	125,41	-97,30	183,03	124,49	-100,00	-100,00	67,97
	50	0,1	-79,36	-68,90	-0,68	5,41	-16,26	-37,07	-7,73
		0,5	-70,61	-85,06	22,95	-69,99	-76,59	-20,80	-27,14
		0,9	178,00	-35,13	65,55	38,24	12,96	42,57	44,01
	90	0,1	-69,86	-0,42	-5,12	-11,22	-67,25	-65,98	11,34
		0,5	-100,00	-13,88	7,24	3,43	-66,28	-65,43	-20,80
		0,9	193,16	49,12	20,22	24,28	-81,76	-69,47	-86,73
ΔG_7	10	0,1	-8,66	-89,49	1227,86	-56,58	-100,00	-100,00	-80,15
		0,5	-71,30	-100,00	-100,00	-9,76	34,43	72,10	-37,70
		0,9	124,94	-97,47	181,53	126,88	-100,00	-100,00	81,41
	50	0,1	-77,92	-71,91	8,40	7,29	-15,20	-34,46	-19,82
		0,5	-70,66	-84,99	21,42	-69,43	-78,63	-20,70	-26,56
		0,9	188,10	-39,08	54,86	34,96	12,27	27,33	41,65
	90	0,1	-71,28	8,75	0,28	-1,59	-65,92	-65,66	-6,31
		0,5	-100,00	-10,04	6,76	4,94	-70,79	-68,29	-23,95
		0,9	193,01	3,95	5,89	0,52	-81,94	-70,94	-86,60

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito.

Com o uso de valores paramétricos da herdabilidade em sentido restrito o viés variou de -98,27 a 422,04%, e em 58 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 54%, enquanto que, considerando apenas as 58 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 35%. O valor absoluto do viés ficou abaixo de 10% em 17 situações, sendo 11 com ausência de dominância e dominância parcial. Viés elevado ocorreu exatamente nas mesmas situações ocorridas com o uso de valores paramétricos da variância aditiva, quando considerado o gene favorável dominante. Com gene favorável recessivo não houve ocorrência de viés percentual (em módulo) acima de 100%.

Com herdabilidade média e baixa, em populações com frequências intermediárias dos favoráveis, houve uma tendência de subestimar os ganhos. Com herdabilidade média, em populações muito melhoradas, os ganhos foram sistematicamente superestimados.

As situações de maior viés percentual correspondem àquelas de menor ganho teórico, no grau de dominância em que ocorreram, conforme pode ser observado na Tabela 2.

As correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas, com o emprego de valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, encontram-se na Tabela 3.

Quando o ganho predito foi obtido com base na variância aditiva, 11 das 63 situações apresentaram correlação inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,71, considerando magnitude e direção, e 0,78, considerando apenas magnitude. Considerando apenas as situações cuja correlação foi superior a 0,5, a média foi 0,89. Em 35 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9. Das 11 situações com baixa correlação, apenas quatro tiveram elevado viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção.

Tabela 2 – Ganho teórico devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, para as 63 situações avaliadas

h2 (%)	p	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
10	0,1	5,65	28,48	0,52	3,33	1,91	0,65	0,59
	0,5	5,79	9,37	2,49	2,47	2,19	2,69	5,64
	0,9	-1,06	0,41	0,11	0,93	1,90	2,18	2,22
50	0,1	41,03	34,00	5,73	3,58	3,51	1,16	2,32
	0,5	5,75	9,24	3,96	15,84	18,91	7,01	10,54
	0,9	-1,09	0,35	0,79	1,58	2,81	2,97	4,97
90	0,1	46,02	8,72	7,41	6,06	20,67	14,14	3,45
	0,5	5,63	5,00	4,68	5,99	19,87	26,56	10,84
	0,9	-0,86	0,36	1,45	2,44	5,33	6,73	10,74

Quando o ganho predito foi obtido com base na herdabilidade em sentido restrito, correlação inferior a 0,5 foi observada em 12 das 63 situações avaliadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,73, considerando magnitude e direção, e 0,79, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,9. Em 36 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9. Novamente, apenas quatro das 12 situações com baixa correlação tiveram elevado viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção.

Ao contrário do observado com seleção massal, viés percentual elevado entre os ganhos teórico e predito, e baixa correlação entre os mesmos, ocorreram também com outros graus de dominância, além de sobredominância e dominância completa. A pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é $2r_{XY}\sigma_A^2$ foi responsável por viés percentual médio, devido à seleção entre, de 55%, quando o ganho predito foi calculado pela expressão da intensidade de seleção, e de 54%, quando o ganho predito foi calculado com base na expressão do diferencial de seleção. Na maioria das situações a correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção foi superior a 0,9.

Tabela 3 – Correlação entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, utilizando valores estimados e paramétricos de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, para cálculo do ganho predito

Ganho predito	h ² (%)	p	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,1	0,01	0,96	-0,21	-0,19	0,51	0,90	0,92
		0,5	0,90	1,00	0,43	-0,08	-0,09	-0,01	0,45
		0,9	-0,94	0,99	0,62	0,53	0,85	0,84	0,82
	50	0,1	0,95	0,88	0,63	0,55	0,85	0,92	0,99
		0,5	0,96	1,00	0,83	0,97	0,95	0,98	0,94
		0,9	-0,30	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99
	90	0,1	0,72	0,97	0,99	0,98	0,53	0,53	0,83
		0,5	0,96	0,99	0,99	0,99	0,86	0,69	0,96
		0,9	-0,45	0,99	0,98	0,96	1,00	1,00	1,00
ΔG_3	10	0,1	0,06	0,95	0,02	-0,20	0,52	0,92	0,93
		0,5	0,90	0,99	0,48	0,07	0,18	0,00	0,38
		0,9	-0,95	0,99	0,62	0,49	0,82	0,84	0,79
	50	0,1	0,96	0,86	0,59	0,55	0,83	0,97	0,98
		0,5	0,96	1,00	0,83	0,98	0,93	0,99	0,95
		0,9	-0,24	1,00	0,99	1,00	1,00	0,99	0,99
	90	0,1	0,74	0,98	0,99	0,99	0,67	0,66	0,95
		0,5	0,96	0,99	0,99	1,00	0,85	0,76	0,99
		0,9	-0,47	1,00	0,98	0,99	1,00	1,00	1,00
ΔG_5	10	0,1	0,07	0,27	0,31	-0,06	0,67	0,88	0,57
		0,5	0,55	-0,29	0,10	0,24	0,13	-0,17	-0,44
		0,9	-0,01	-0,28	0,34	-0,06	0,02	-0,07	0,34
	50	0,1	0,95	1,00	0,75	0,52	0,93	0,93	0,94
		0,5	0,73	0,32	0,60	0,95	0,75	0,97	0,94
		0,9	0,46	0,73	0,89	0,94	0,97	0,86	0,96
	90	0,1	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99	0,95
		0,5	-0,17	0,96	0,99	0,99	1,00	0,99	0,96
		0,9	-0,20	0,98	0,99	0,96	0,49	0,76	0,37
ΔG_7	10	0,1	0,06	0,24	0,33	-0,06	0,68	0,87	0,58
		0,5	0,58	-0,30	0,13	0,23	0,16	-0,17	-0,46
		0,9	-0,02	-0,29	0,34	-0,06	0,02	-0,06	0,36
	50	0,1	0,96	0,99	0,72	0,54	0,91	0,98	0,93
		0,5	0,73	0,30	0,60	0,95	0,72	0,97	0,95
		0,9	0,46	0,70	0,90	0,94	0,97	0,82	0,95
	90	0,1	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00
		0,5	-0,20	0,97	0,99	0,99	1,00	1,00	0,99
		0,9	-0,19	1,00	1,00	1,00	0,49	0,73	0,39

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito.

Os resultados de viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, para as 63 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, são apresentados na Tabela 4.

Quando o ganho predito foi calculado com base no valor paramétrico da variância aditiva, o viés percentual variou de -95,74 a 16.650,14%. Apenas em 19 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 463%, enquanto que, considerando apenas as 19 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 53%. Somente em duas situações o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%. Viés percentual elevado ocorreu em todos os graus de dominância. As situações com valor absoluto do viés percentual abaixo de 100% foram mais freqüentes quando o gene favorável foi recessivo.

Com o uso de valores paramétricos da herdabilidade em sentido restrito o viés variou de -95,44 a 2.839,20%, e em 20 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 239%, enquanto que considerando apenas as 20 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 54%. O valor absoluto do viés ficou abaixo de 10% em apenas uma situação. Viés percentual elevado ocorreu praticamente nas mesmas situações ocorridas com o uso de valores paramétricos da variância aditiva.

Analisando-se os ganhos teóricos devidos à seleção dentro (Tabela 5), percebe-se que as situações de maior viés corresponderam, em geral, àquelas com ganho teórico reduzido ou negativo. Em decorrência disso, em todas as situações de alto viés percentual o ganho predito foi superior ao ganho teórico, ou seja, houve superestimação do ganho predito. Nas situações de viés percentual abaixo de 100%, tanto houve superestimação, quanto subestimação do ganho predito.

As correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas, com o emprego de valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, encontram-se na Tabela 6.

Tabela 4 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, nas 63 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos de variância ou de herdabilidade para cálculo do ganho predito

Ganho predito	h ² (%)	p	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,1	140,12	116,34	128,75	130,92	130,19	142,95	-84,86
		0,5	142,91	133,32	122,20	120,85	120,40	129,03	137,68
		0,9	-85,38	224,56	127,77	230,31	217,04	310,70	229,95
	50	0,1	176,12	241,43	265,94	369,74	573,33	-56,06	-66,92
		0,5	198,78	191,23	187,03	1187,22	334,06	943,87	88,06
		0,9	-75,57	240,29	146,14	43,07	16,31	-13,27	-6,84
	90	0,1	659,35	782,80	241,31	151,71	-67,51	-95,74	3,53
		0,5	188,85	312,93	479,37	166,28	18,74	-45,83	-26,90
		0,9	-65,66	16650,14	122,47	122,42	70,53	210,53	68,54
ΔG_2	10	0,1	145,81	117,56	129,63	130,92	135,22	400,63	-44,48
		0,5	257,35	155,53	125,90	120,85	123,80	148,38	238,18
		0,9	-46,38	971,93	132,39	230,31	220,63	341,12	276,80
	50	0,1	186,93	251,91	271,02	369,74	685,55	207,61	21,30
		0,5	462,19	252,04	201,53	1187,22	373,07	1639,79	589,57
		0,9	-10,42	1082,03	187,16	43,07	19,87	-6,84	6,39
	90	0,1	738,78	848,19	251,76	151,71	-62,10	-70,16	279,62
		0,5	425,77	454,89	542,59	166,28	38,53	-9,72	168,04
		0,9	25,91	117150,97	159,55	122,42	75,75	233,53	92,47
ΔG_3	10	0,1	136,49	116,63	125,92	126,87	127,34	139,59	-86,29
		0,5	143,28	134,01	119,85	118,80	118,45	126,51	136,27
		0,9	-84,78	223,41	124,72	216,51	204,46	270,09	206,03
	50	0,1	180,79	245,31	255,49	349,00	536,07	-48,58	-69,06
		0,5	200,78	192,19	179,92	1213,94	342,56	916,15	96,87
		0,9	-75,06	234,04	119,69	30,52	7,09	-19,78	-13,56
	90	0,1	635,43	795,89	243,10	152,37	-65,03	-95,44	-32,96
		0,5	190,71	304,69	468,87	169,11	19,32	-47,04	-25,70
		0,9	-65,66	2839,19	105,97	39,82	75,72	219,02	72,08
ΔG_4	10	0,1	141,68	117,86	126,71	126,87	131,90	377,10	-49,71
		0,5	258,68	156,68	123,16	118,80	121,53	144,19	232,99
		0,9	-44,20	963,85	128,84	216,51	207,66	297,51	249,49
	50	0,1	192,26	256,07	260,25	349,00	642,08	259,92	13,45
		0,5	469,51	253,66	193,24	1213,94	382,98	1593,59	621,84
		0,9	-8,56	1038,28	156,31	30,52	10,36	-13,84	-1,28
	90	0,1	711,47	862,25	253,61	152,37	-59,21	-68,08	145,81
		0,5	432,59	441,15	530,35	169,11	39,21	-11,73	172,43
		0,9	25,92	20474,36	140,30	39,82	81,10	242,65	96,52

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo.

Tabela 5 – Ganho teórico devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas

h ² (%)	p	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
10	0,1	-2,05	-4,36	-1,55	-1,20	-0,76	-0,18	1,75
	0,5	-0,83	-1,28	-1,97	-2,13	-2,39	-2,03	-1,74
	0,9	0,85	-0,03	-0,44	-0,16	-0,25	0,11	0,19
50	0,1	-3,40	-2,10	-0,92	-0,39	0,11	0,47	2,02
	0,5	-0,80	-1,06	-1,44	-0,12	-0,56	0,14	1,15
	0,9	1,22	-0,10	0,16	0,48	0,80	1,36	2,09
90	0,1	-1,47	0,76	1,64	1,58	3,41	2,67	2,27
	0,5	-1,08	-1,16	-0,73	1,55	3,52	7,93	5,51
	0,9	1,31	0,005	0,59	1,41	0,62	0,45	1,19

Quando o ganho predito foi obtido com base na variância aditiva, em 31 das 63 situações a correlação foi inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,15, considerando magnitude e direção, e 0,74, considerando apenas magnitude. Considerando apenas as situações cuja correlação foi superior a 0,5, a média foi 0,84. Em 12 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9. Todas as situações com baixa correlação apresentaram também alto viés percentual no primeiro ciclo de seleção. As situações com alta correlação foram mais freqüentes com gene favorável recessivo, a exemplo do ocorrido com o viés percentual, cujos menores valores também se concentraram nestas situações.

Quando o ganho predito foi obtido com base na herdabilidade em sentido restrito, correlação inferior a 0,5 foi observada em 31 das 63 situações avaliadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,17, considerando magnitude e direção, e 0,76, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,87. Em 19 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9. Novamente, em todas as situações de correlação muito baixa o viés percentual foi elevado.

Tabela 6 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, devido à seleção dentro de famílias, nas 63 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos de variância ou de herdabilidade para cálculo do ganho

Ganho predito	h ² (%)	p	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,1	0,34	-0,98	0,05	-0,75	0,64	0,95	0,99
		0,5	-0,74	-0,97	-0,52	0,13	-0,65	-0,76	-0,50
		0,9	0,87	-1,00	-0,63	-0,24	0,01	0,46	0,57
	50	0,1	-0,98	-0,96	-0,04	-0,67	0,73	0,86	0,96
		0,5	-0,88	-0,98	-0,96	-0,64	-0,53	0,57	0,86
		0,9	0,94	-0,89	0,93	0,97	0,99	0,99	1,00
	90	0,1	-0,83	0,28	0,62	0,96	0,70	0,56	0,71
		0,5	-0,94	-0,95	-0,63	0,95	0,94	0,61	0,62
		0,9	0,93	0,59	1,00	0,95	1,00	1,00	1,00
ΔG_2	10	0,1	-0,61	-0,93	-0,09	-0,75	0,61	0,93	0,98
		0,5	-0,50	-0,99	-0,53	0,13	-0,64	-0,75	-0,87
		0,9	0,95	-1,00	-0,62	-0,24	0,02	0,46	0,58
	50	0,1	-0,88	-0,91	-0,14	-0,67	0,71	0,93	0,99
		0,5	-0,71	-1,00	-0,96	-0,64	-0,57	0,41	0,59
		0,9	-0,93	-0,86	0,92	0,97	0,99	0,99	0,99
	90	0,1	-0,65	-0,02	0,66	0,96	0,74	0,74	0,98
		0,5	-0,79	-0,93	-0,62	0,95	0,96	0,77	0,85
		0,9	-0,91	0,60	1,00	0,95	1,00	1,00	1,00
ΔG_3	10	0,1	0,25	-0,98	0,11	-0,74	0,63	0,95	0,99
		0,5	-0,74	-0,97	-0,54	-0,02	-0,59	-0,74	-0,52
		0,9	0,88	-1,00	-0,63	-0,24	0,02	0,47	0,55
	50	0,1	-0,98	-0,96	-0,04	-0,64	0,74	0,90	0,97
		0,5	-0,88	-0,98	-0,96	-0,63	-0,53	0,55	0,84
		0,9	0,94	-0,88	0,93	0,97	0,99	0,99	1,00
	90	0,1	-0,82	0,33	0,57	0,94	0,88	0,78	0,97
		0,5	-0,94	-0,95	-0,64	0,94	0,94	0,85	0,64
		0,9	0,93	0,68	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
ΔG_4	10	0,1	-0,65	-0,93	-0,02	-0,74	0,60	0,93	0,98
		0,5	-0,49	-0,99	-0,54	-0,02	-0,59	-0,74	-0,86
		0,9	0,95	-1,00	-0,62	-0,24	0,02	0,46	0,55
	50	0,1	-0,89	-0,91	-0,14	-0,64	0,71	0,92	0,99
		0,5	-0,71	-1,00	-0,96	-0,63	-0,57	0,39	0,57
		0,9	-0,92	-0,85	0,92	0,97	0,99	0,99	0,99
	90	0,1	-0,68	0,12	0,61	0,94	0,90	0,90	1,00
		0,5	-0,79	-0,93	-0,63	0,94	0,96	0,94	0,81
		0,9	-0,90	0,60	1,00	1,00	1,00	0,99	1,00

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo.

A pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é $2r_{XY}\sigma_A^2$ foi responsável por viés percentual médio, devido à seleção dentro, de 463%, quando o ganho predito foi calculado pela expressão da intensidade de seleção, e de 239%, quando o ganho predito foi calculado com base na expressão do diferencial de seleção. Ao contrário do ocorrido com a seleção entre, com seleção dentro metade das situações apresentaram baixa correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção. Logo, esta pressuposição implicou num viés bem mais elevado com seleção dentro do que com seleção entre. Com seleção dentro é preocupante a média das magnitudes de viés percentual observado nas 63 situações.

Quando, para cálculo do ganho predito com seleção dentro, foram utilizados valores paramétricos de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo, além da causa de viés já apontada, tem-se também viés devido ao fato de que apenas a parte da variância genotípica devida aos efeitos médios dos genes é herdável e, portanto, apenas esta é responsável pela semelhança entre parentes e apenas ela, a rigor, deveria ser utilizada nas expressões de predição de ganho ou para cômputo da herdabilidade. Assim, em segundo lugar vamos avaliar o viés advindo da pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, mais aquele devido à utilização da variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Isto será feito considerando apenas a seleção dentro pois, com seleção entre, não faz sentido o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo.

Em relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, nas 63 situações estudadas, quando, para cálculo do ganho predito, foram utilizados valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo (Tabela 4), verificou-se que, com o uso da variância genotípica o viés variou de -70,16 a 117.150,97%, Em apenas 15 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 2.137%, enquanto que, considerando apenas as 15 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 38%. Valor absoluto de viés abaixo de 10% ocorreu em apenas 3 situações.

Em comparação aos resultados obtidos com o uso de valores paramétricos de variância aditiva, foram quatro situações a mais com valor absoluto do viés percentual acima de 100%. Houve um aumento considerável na amplitude de variação e na média do viés percentual. Porém, considerando apenas as 15 situações com viés percentual inferior a 100%, houve redução na média. Foi observada uma situação a mais com valor absoluto do viés percentual abaixo de 10%.

Com o uso da herdabilidade em sentido amplo, o viés variou de -68,08 a 20.474,36%. Em 16 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 594%, enquanto que, considerando apenas as 16 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 37%. Em apenas duas situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 10%.

Comparando estes resultados com aqueles obtidos quando foram utilizados valores paramétricos de herdabilidade em sentido amplo, houve quatro situações a mais com valor absoluto do viés percentual acima de 100% e houve um aumento considerável na amplitude de variação e na média do viés percentual. Porém, considerando apenas as 16 situações com viés percentual inferior a 100%, houve redução na média. Foi observada uma situação a mais com valor absoluto do viés percentual abaixo de 10%.

Analisando-se as correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo (Tabela 6), observou-se que com o uso de variância genotípica, em 34 das 63 situações a correlação foi inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,09, considerando magnitude e direção, e 0,75, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,87. Em apenas 19 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com o uso de herdabilidade em sentido amplo, em 34 das 63 situações a correlação foi inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,1, considerando magnitude e direção, e 0,75, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,88. Em 21 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Em relação ao uso de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, houve redução na média das correlações, mas, quando considerada a média dos valores absolutos nas 63 situações ou com exclusão daquelas com correlação inferior a 0,5, a alteração na média foi irrelevante. Houve aumento tanto no número de situações com correlação inferior a 0,5, como no número de situações com correlação superior a 0,9.

Por estes resultados verifica-se que o uso de valores paramétricos de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de valores paramétricos de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, aumentou em muito a média do viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, mas apenas para aquelas situações de viés percentual elevado (com valor absoluto acima de 100%). Nas outras situações, o viés introduzido pelo uso da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo parece ter sido, em média, em sentido contrário ao introduzido pela pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é $2r_{XY}\sigma_A^2$. Porém, avaliando a diferença percentual entre os valores de viés percentual quando utilizadas variância aditiva e variância genotípica (Tabela 7), verificou-se-se que com ausência de dominância não há diferença entre ambos. Com gene favorável recessivo, a diferença aumentou progressivamente com o aumento do grau de dominância. Já com gene favorável dominante a diferença aumentou até dominância completa, diminuindo novamente com sobredominância. Houve um aumento no valor da diferença percentual com o aumento da herdabilidade. Comportamento idêntico a este foi observado também com a diferença percentual entre os valores de viés percentual quando utilizadas herdabilidade em sentido amplo e herdabilidade em sentido restrito.

Tabela 7 – Diferença percentual entre os valores de viés percentual obtidos na Tabela 3 com o uso de valores paramétricos de variância aditiva e variância genotípica

h ² (%)	p	Grau de dominância							Média	Média
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2		
10	0,1	4	1	1	0	4	180	48	34	40
	0,5	80	17	3	0	3	15	73	27	
	0,9	46	333	4	0	2	10	20	59	
50	0,1	6	4	2	0	20	470	132	91	104
	0,5	133	32	8	0	12	74	570	118	
	0,9	86	350	28	0	22	48	193	104	
90	0,1	12	8	4	0	8	27	7821	1126	467
	0,5	125	45	13	0	106	79	725	156	
	0,9	139	604	30	0	7	11	35	118	
Média		70	155	10	0	20	102	1069		

Com isto conclui-se que, com ausência de dominância e dominância parcial, o viés entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, com lote de recombinação composto apenas por famílias selecionadas, é devido, em maior escala, à pressuposição de que a covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é $2r_{XY}\sigma_A^2$. O mesmo pode ser dito em relação a todas as situações com herdabilidade baixa, com exceção de duas ocorridas com dominância completa e alta frequência do gene dominante. Já com relação aos demais graus de dominância, o uso de variância genotípica no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito é a principal causa de viés em apenas algumas situações: com dominância completa e alta frequência do gene dominante; com sobredominância, herdabilidade média e alta, em populações com frequências intermediárias do favorável; com sobredominância, herdabilidade alta, gene favorável dominante, em populações muito melhoradas; com sobredominância, herdabilidade média e alta, gene favorável recessivo, em populações pouco melhoradas; e, finalmente, com sobredominância, herdabilidade média, gene favorável recessivo, em populações muito melhoradas.

Valores paramétricos de variância e herdabilidade não são conhecidos. Normalmente o que se usa são estimativas destes parâmetros, obtidas a partir de amostra da população. Quanto menor o tamanho da amostra, maiores

poderão ser as diferenças de frequência gênica e genotípica em relação à população (deriva genética). Desta forma, ainda que se utilize estimativas não viesadas de variância, elas trazem embutido um viés devido à deriva genética, uma vez que são obtidas a partir de amostra da população e não da própria população. Com o uso de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito estimadas com base na análise de variância e admitindo ausência de viés na estimativa de variância ambiental, tem-se viés entre ganhos teórico e predito devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, e devido à deriva genética.

Assim, passaremos a considerar o viés entre os ganhos teórico e predito devido a estas duas causas. Os valores de viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, para as 63 situações estudadas, utilizando, para cálculo do ganho predito, valores estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, são apresentados na Tabela 1.

Com o uso de valores estimados de variância aditiva o viés variou de -100 a 1.221,7%. No entanto, em 50 das 63 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. Comparativamente ao uso de valores paramétricos da variância aditiva, houve aumento de sete situações com viés percentual superior a 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 78%, enquanto que considerando apenas as 50 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 44%. Valor absoluto do viés percentual abaixo de 10% ocorreu em 8 situações, sendo a maioria (seis) com dominância parcial ou ausência de dominância.

Com o uso da herdabilidade em sentido restrito estimada o viés variou de -100 a 1.127,86%, e em 50 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%, o que corresponde a oito situações a menos em comparação ao uso de valores paramétricos. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 77%, enquanto que considerando apenas as 50 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 42%. Valor absoluto de viés percentual abaixo de 10% ocorreu em 13 situações.

Analisando as correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas, com o emprego de valores estimados de variância aditiva

ou de herdabilidade em sentido restrito, para cálculo do ganho predito (Tabela 3), verificou-se que correlação inferior a 0,5 foi observada em 23 das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,59, considerando magnitude e direção, e 0,65, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,89. Em 18 e 28 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9, com o uso de valores estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, respectivamente.

As duas fontes de viés juntas foram responsáveis por um viés médio de 78%, com o uso de valores estimados de variância aditiva, e de 77% com o uso de valores estimados de herdabilidade em sentido restrito. Verifica-se que, em média, houve um aumento no viés percentual, em relação àquele observado com o uso de valores paramétricos destes parâmetros, mas a deriva representa uma fonte de viés menos importante que a pressuposição acerca da covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. Quando apenas esta última fonte de viés estava presente, o viés percentual médio ficou ao redor de 55%. Portanto, comparando com os valores obtidos aqui, em torno de 30% do viés é devido à deriva e 70% devido à pressuposição acerca da covariância aditiva, em média.

A média das correlações entre os ganhos teórico e predito diminuiu, passando de 0,71 para 0,59 ou de 0,73 para 0,59; o número de situações com correlação inferior a 0,5 aumentou, passando de 11 para 23 ou de 12 para 23; e o número de situações com correlação superior a 0,9 diminuiu, passando de 35 para 18 ou de 36 para 28, quando foram utilizados valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito e valores estimados destes parâmetros, respectivamente.

Os valores de viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, para as 63 situações estudadas, utilizando, para cálculo do ganho predito, valores estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, são apresentados na Tabela 8.

Tabela 8 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, nas 63 situações avaliadas, utilizando valores estimados de variância ou de herdabilidade para cálculo do ganho predito

Ganho predito	h ² (%)	ρ	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG ₅	10	0,1	153,73	116,35	195,49	126,69	100,00	100,00	-98,49
		0,5	145,41	100,00	100,00	123,86	128,02	151,07	146,58
		0,9	-93,09	107,11	114,97	402,57	100,00	-100,00	334,19
	50	0,1	177,61	342,61	279,45	374,40	736,60	-61,91	-72,96
		0,5	147,27	130,66	197,27	1206,21	302,91	967,67	109,49
		0,9	-82,70	175,65	146,69	41,26	12,50	-11,10	5,26
	90	0,1	917,55	801,64	246,64	168,37	42,00	-15,15	20,74
		0,5	100,00	270,26	429,10	164,08	17,05	-18,62	-30,87
		0,9	-82,77	19102,66	129,88	125,37	-61,47	13,85	-71,82
ΔG ₆	10	0,1	195,66	128,57	138,20	123,15	117,14	424,94	-27,36
		0,5	122,10	123,76	112,29	103,82	145,42	149,38	238,73
		0,9	-76,86	224,56	116,87	158,12	184,29	266,47	297,06
	50	0,1	242,13	331,50	307,20	418,57	1067,72	463,42	-12,47
		0,5	255,67	149,03	216,69	853,22	351,82	2247,01	717,17
		0,9	-36,04	390,28	69,58	2,24	-11,82	-13,23	-0,91
	90	0,1	989,25	1060,45	324,95	240,71	122,72	234,38	106,63
		0,5	226,38	339,62	481,22	165,22	74,48	35,80	225,56
		0,9	-23,60	7122,84	4,07	62,90	-14,12	4,55	-11,34
ΔG ₇	10	0,1	148,88	116,64	186,09	123,19	100,00	100,00	-98,63
		0,5	145,79	100,00	100,00	121,52	125,35	146,65	144,83
		0,9	-92,81	107,04	113,33	370,51	100,00	-100,00	302,72
	50	0,1	182,37	349,26	268,14	353,31	690,30	-55,43	-74,71
		0,5	148,22	130,99	189,33	1233,40	310,28	939,32	119,29
		0,9	-82,34	172,28	120,19	28,88	3,58	-17,78	-2,33
	90	0,1	882,58	815,00	248,47	169,07	52,82	-9,21	-21,82
		0,5	100,00	263,67	420,00	166,88	17,63	-20,43	-29,74
		0,9	-82,77	3269,54	112,83	41,68	-60,30	16,96	-71,23
ΔG ₈	10	0,1	187,02	129,07	134,43	120,12	115,52	399,51	-34,21
		0,5	122,29	124,25	110,99	103,44	141,09	145,11	233,52
		0,9	-75,92	223,40	115,02	151,97	175,22	230,24	268,28
	50	0,1	250,85	337,85	294,15	394,08	1003,10	559,24	-18,13
		0,5	258,81	149,55	207,16	871,73	360,96	2184,69	755,41
		0,9	-34,71	377,35	51,37	-6,72	-18,81	-19,75	-8,05
	90	0,1	951,22	1077,64	327,19	241,60	139,69	257,76	33,79
		0,5	229,03	330,34	470,67	168,03	75,35	32,77	230,89
		0,9	-23,59	1167,41	-3,65	2,41	-11,51	7,41	-9,47

ΔG₅ é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG₆ é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG₇ é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG₈ é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Com o uso de variância aditiva o viés variou de -100 a 19.102,66%. No entanto, em 19 das 63 situações, o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 499%, enquanto que, considerando apenas as 19 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 45%. Valor absoluto do viés percentual abaixo de 10% ocorreu em apenas uma situação.

Com o uso da herdabilidade em sentido restrito o viés variou de -100 a 3.269,55%. Em 20 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 243%, enquanto que considerando apenas as 20 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 44%. Valor absoluto do viés abaixo de 10% ocorreu somente em 3 situações.

Analisando as correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, para as 63 situações avaliadas, com o emprego de variâncias ou herdabilidades estimadas (Tabela 9), verificou-se que, com ganhos preditos obtidos com base na variância aditiva estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em 36 das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,24, considerando magnitude e direção, e 0,58, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,83. Em 14 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com ganhos preditos obtidos com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito, correlação inferior a 0,5 foi observada em 37 das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,25, considerando magnitude e direção, e 0,59, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,86. Correlação igual ou superior a 0,9 ocorreu em 13 situações.

Tabela 9 – Correlação entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas, utilizando valores estimados de variância ou de herdabilidade para cálculo do ganho predito

Ganho predito	h ² (%)	p	Grau de dominância						
			2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_5	10	0,1	0,35	-0,26	0,55	-0,29	0,67	0,88	0,46
		0,5	-0,58	0,33	-0,11	0,04	-0,21	-0,22	-0,06
		0,9	-0,13	0,31	-0,14	0,04	0,31	-0,11	-0,33
	50	0,1	-0,89	-0,98	0,11	-0,57	0,60	0,84	0,94
		0,5	-0,73	-0,36	-0,87	-0,49	-0,48	0,52	0,89
		0,9	0,38	-0,84	0,89	0,93	0,97	0,87	0,96
	90	0,1	-0,63	0,31	0,68	0,96	0,97	0,97	0,79
		0,5	0,13	-0,93	-0,59	0,93	0,99	0,98	0,89
		0,9	0,32	0,58	0,99	0,94	0,53	0,82	0,39
ΔG_6	10	0,1	0,57	-0,94	0,41	-0,33	0,30	0,81	0,90
		0,5	0,27	-1,00	0,00	0,05	0,03	0,00	-0,27
		0,9	0,88	-0,98	0,08	0,39	0,20	0,20	0,81
	50	0,1	-0,96	-0,97	0,13	0,06	0,49	0,84	0,97
		0,5	-0,62	-0,99	-0,94	-0,50	-0,76	0,32	0,50
		0,9	-0,79	-0,98	0,93	0,88	0,99	0,99	0,97
	90	0,1	-0,69	0,35	0,51	0,85	0,96	0,92	0,97
		0,5	-0,75	-0,94	-0,69	0,92	0,99	0,99	0,91
		0,9	-0,92	-0,33	1,00	0,96	1,00	0,98	1,00
ΔG_7	10	0,1	0,35	-0,26	0,55	-0,29	0,68	0,88	0,46
		0,5	-0,59	0,33	-0,11	0,04	-0,21	-0,21	-0,08
		0,9	-0,13	0,30	-0,14	0,03	0,31	-0,11	-0,35
	50	0,1	-0,89	-0,98	0,10	-0,54	0,61	0,88	0,95
		0,5	-0,73	-0,40	-0,86	-0,48	-0,50	0,50	0,86
		0,9	0,38	-0,85	0,89	0,93	0,97	0,85	0,96
	90	0,1	-0,62	0,36	0,62	0,95	0,95	0,99	0,89
		0,5	0,13	-0,93	-0,60	0,92	0,99	1,00	0,98
		0,9	0,34	0,70	0,99	1,00	0,54	0,83	0,42
ΔG_8	10	0,1	0,56	-0,94	0,41	-0,34	0,30	0,80	0,90
		0,5	0,27	-1,00	0,00	0,04	0,05	0,00	-0,28
		0,9	0,89	-0,98	0,07	0,39	0,21	0,21	0,81
	50	0,1	-0,96	-0,97	0,11	0,04	0,50	0,78	0,97
		0,5	-0,62	-0,99	-0,94	-0,50	-0,76	0,30	0,48
		0,9	-0,78	-0,97	0,93	0,88	0,99	0,99	0,97
	90	0,1	-0,67	0,40	0,48	0,82	0,94	0,89	1,00
		0,5	-0,76	-0,94	-0,70	0,91	0,99	1,00	0,88
		0,9	-0,92	-0,39	1,00	1,00	1,00	0,98	1,00

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Comparativamente ao uso de valores paramétricos, a magnitude de variação do viés percentual aumentou e a média dos valores absolutos de viés percentual nas 63 situações também aumentou, passando de 463 para 499% e de 239 para 243%, com o uso de variância aditiva e de herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Ao contrário, a média dos valores absolutos de viés percentual, quando consideradas apenas as situações com viés inferior a 100%, diminuiu, passando de 53 para 45%, com o uso de variância aditiva, e de 54 para 44% com o uso de herdabilidade em sentido restrito. De qualquer forma, o viés proporcionado pela pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é maior que o proporcionado pela deriva.

Finalmente, com o uso de valores estimados da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo espera-se que ocorram os maiores vieses, uma vez que é onde temos o maior número de fontes de viés atuando juntas. Neste caso, o viés entre os ganhos teórico e predito é devido à pressuposição acerca da covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, ao uso de variância genotípica no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito, e à deriva genética, por amostragem na população.

Os valores de viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, para as 63 situações estudadas, quando, para cálculo dos ganhos preditos, foram utilizados valores estimados de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo, estão apresentados na Tabela 8.

Observou-se que, com o uso de variância genotípica estimada, o viés variou de -76,86 a 7.122,84%, sendo que em 17 das 63 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 373%, enquanto que considerando apenas as 17 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 28%. Em quatro situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 10%.

Com o uso da herdabilidade em sentido amplo estimada, o viés variou de -75,92 a 2.184,69%. Entretanto, em 18 das 63 situações, o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 63 situações, foi de 275%, enquanto que considerando

apenas as 18 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 26%. O valor absoluto do viés ficou abaixo de 10% em seis situações.

Quanto às correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, nas 63 situações avaliadas, com o uso de valores estimados de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo para cálculo do ganho predito (Tabela 9), observou-se que, com variância genotípica estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em 36 das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,19, considerando magnitude e direção, e 0,68, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,89. Em 18 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com ganhos preditos obtidos com base na herdabilidade em sentido amplo estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em 38 das 63 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,19, considerando magnitude e direção, e 0,68, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,91. Correlação igual ou superior a 0,9 foi obtida em 15 situações.

Embora as médias de viés percentual sejam altas e as de correlação ao longo de 10 ciclos de seleção sejam baixas, houve uma sensível melhora em relação ao uso de valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, indicando que a deriva, neste caso, atuou no sentido contrário das outras duas fontes de viés, de forma que o resultado final fosse um valor de ganho predito mais próximo do real. Ainda assim, devido à magnitude das médias de viés percentual e de correlação ao longo de 10 ciclos de seleção, essas fontes de viés são problemáticas no caso de predição de ganho genético devido à seleção dentro.

Considerando as alterações nas freqüências dos genes favoráveis ao longo dos ciclos de seleção, verificou-se que a seleção foi eficiente em aumentar as freqüências dos favoráveis na maioria das situações. As situações nas quais a seleção não foi eficiente são: em condições de herdabilidade baixa, com $d/a = 0,5, 0, -0,5$ e -1 , independentemente da freqüência do gene favorável; com $d/a = 2$, em populações muito melhoradas, onde, com herdabilidade média e alta, houve uma tendência de redução nas freqüências dos genes favoráveis; e com $d/a = -2$, em populações pouco melhoradas,

independentemente do valor de herdabilidade. Os gráficos com as alterações das frequências gênicas ao longo das gerações de seleção, em algumas das situações estudadas, são apresentados na Figura 1.

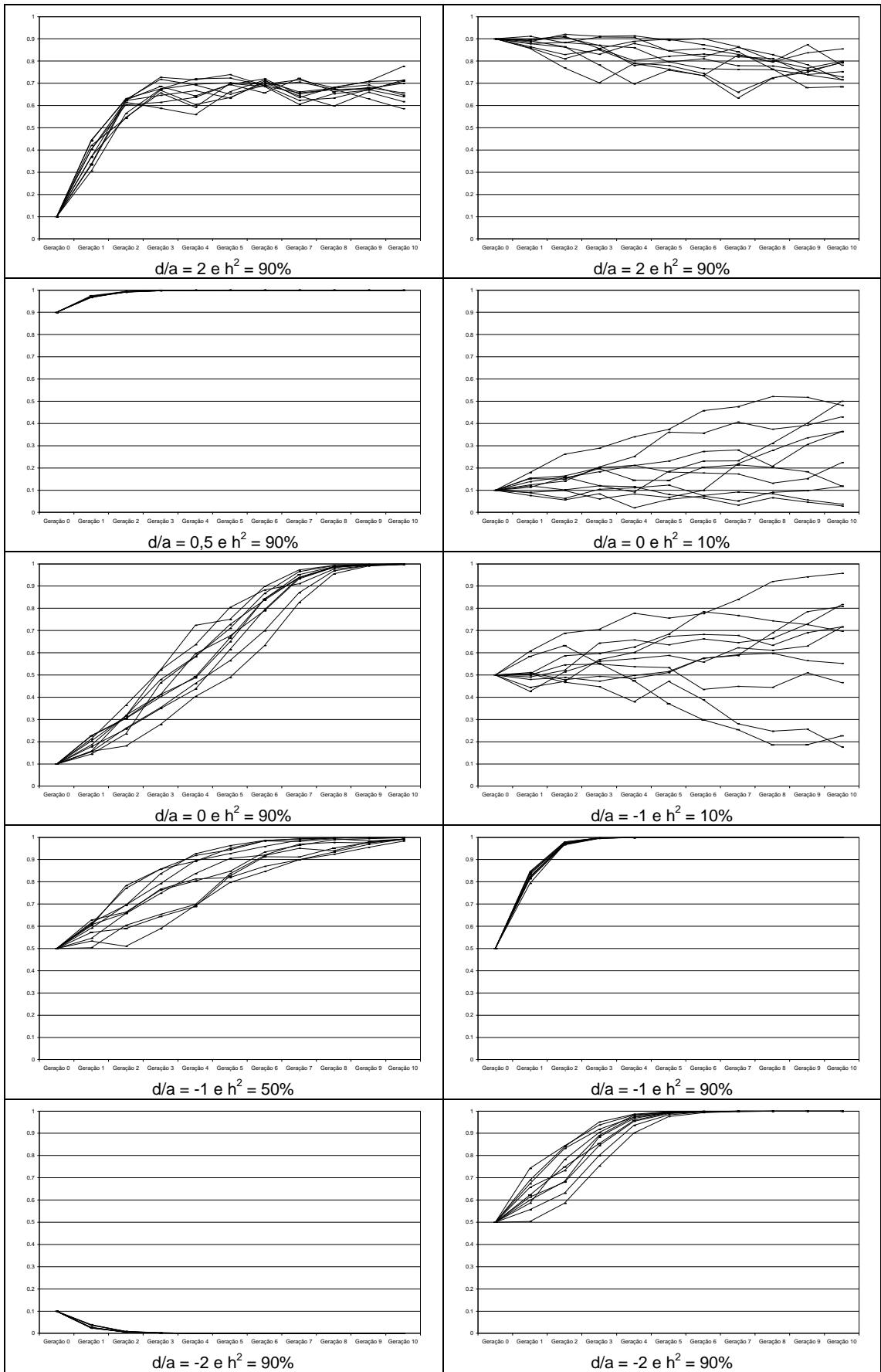


Figura 1 – Gráficos mostrando as alterações de freqüências dos genes favoráveis, ao longo de 10 ciclos de seleção, em algumas das situações avaliadas.

3.2. Sistema gênico com 10 genes e diferentes frequências gênicas

Inicialmente foi avaliado o viés entre os ganhos teórico e predito devido à pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população original. Temos esse viés quando são empregados valores paramétricos da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito nas expressões de predição de ganho, considerando estimativa não viesada da variância ambiental, e ainda considerando, quando utilizada a expressão com base na intensidade de seleção, que as unidades de seleção apresentam distribuição normal.

Com relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, para as 21 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva (Tabela 10), verificou-se que o viés variou de -88,05 a 24,91%. A média dos valores absolutos do viés foi de 40%. Nenhuma situação com viés percentual superior a 100% foi observada e em 5 das 21 situações o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%.

O ganho predito subestimou o real em quase todas as situações. Apenas em duas ele foi superior ao ganho teórico: com dominância completa, gene favorável recessivo e herdabilidade alta; e com sobredominância, gene favorável recessivo e herdabilidade média.

Com o uso de valores paramétricos de herdabilidade em sentido restrito (Tabela 10) o viés variou de -88,83 a 14,39%. A média dos valores absolutos do viés foi de 39%. Novamente não foi obtido viés percentual acima de 100%. Em 6 situações, todas ocorridas com média e alta herdabilidade, o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%.

Novamente o ganho predito subestimou o real na maior parte das situações avaliadas. Apenas com sobredominância, gene favorável recessivo e herdabilidade média, é que o ganho predito foi superior ao teórico.

Tabela 10 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-20,91	-29,75	-25,34	-24,40	-88,05	-84,49	-6,11
	50	-7,93	-78,42	-80,60	-3,72	-80,60	-75,14	24,91
	90	-17,45	-12,90	-78,23	-13,81	-78,84	1,09	-7,52
ΔG_3	10	-17,67	-29,72	-20,62	-26,00	-88,83	-84,51	-10,72
	50	-3,80	-79,24	-79,98	-6,04	-80,41	-76,25	14,39
	90	-6,80	-8,10	-77,81	-9,79	-78,77	-5,18	-18,10
ΔG_5	10	-89,62	-100,00	-100,00	71,46	-85,84	-100,00	-100,00
	50	-32,72	-72,00	-67,86	9,35	-69,67	-65,34	23,64
	90	-6,30	-9,47	-65,63	-4,34	-65,47	-0,44	-9,28
ΔG_7	10	-89,20	-100,00	-100,00	67,83	-86,76	-100,00	-100,00
	50	-29,70	-73,06	-66,83	6,72	-69,37	-66,88	13,23
	90	5,79	-4,48	-64,97	0,12	-65,36	-6,62	-19,65

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito.

A correlação entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, para as 21 situações, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, para cálculo do ganho predito, se encontram na Tabela 11. Em ambos os casos, em apenas três situações ocorreu correlação inferior a 0,5: com gene favorável dominante e herdabilidade baixa. Com o uso de variância aditiva paramétrica, a média das correlações foi 0,72, considerando magnitude e direção, e 0,78, considerando apenas magnitude. Foram observadas nove situações com correlação igual ou superior a 0,9. Com o uso de herdabilidade em sentido restrito paramétrica, a média das correlações foi 0,72, considerando magnitude e direção, e 0,81, considerando apenas magnitude. Em 10 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Tabela 11 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, devido à seleção entre, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	0,46	-0,16	-0,44	0,54	0,91	0,92	0,58
	50	0,83	0,91	0,87	0,87	0,81	0,85	0,96
	90	0,92	0,98	0,80	0,98	0,68	0,95	0,94
ΔG_3	10	0,28	-0,34	-0,66	0,58	0,90	0,91	0,59
	50	0,85	0,91	0,88	0,93	0,82	0,86	0,97
	90	0,96	0,99	0,87	0,99	0,80	0,98	0,99
ΔG_5	10	-0,25	-0,04	-0,32	0,54	0,17	-0,02	-0,09
	50	0,66	0,89	0,99	0,84	0,99	0,99	0,94
	90	0,97	0,98	1,00	0,99	1,00	0,96	0,92
ΔG_7	10	-0,28	-0,06	-0,32	0,54	0,16	-0,03	-0,08
	50	0,69	0,87	0,99	0,88	0,99	0,99	0,95
	90	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito.

A exemplo do ocorrido com seleção massal, a amplitude de variação do viés percentual, nas 21 situações em que foram considerados genes com freqüências diferentes, foi bastante reduzida em relação à amplitude obtida nas 63 situações em que foram considerados os 10 genes com as mesmas freqüências gênicas. O valor máximo passou de 425 para 25% e de 422 para 14%, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva e de herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. O valor mínimo passou de -98% para -88 e -89%, com o uso de variância aditiva paramétrica e herdabilidade em sentido restrito paramétrica, respectivamente. No entanto, os valores máximo e mínimo aqui foram superiores aos observados com seleção massal, onde o valor mínimo ficou em torno de -50% e o máximo ficou em torno de 10%.

Pôde-se também verificar que a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada foi responsável por viés médio da ordem de 40% nas expressões de predição de ganho genético. Este valor é menor que o observado considerando os 10 genes com as mesmas freqüências gênicas, onde o viés médio ficou em torno de 55%. A proporção de situações com correlação entre os ganhos

teórico e predito inferior a 0,5 (3 em 21) foi a mesma observada quando considerado os 10 genes com as mesmas frequências gênicas (9 em 63).

Com relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, para as 21 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva (Tabela 12), verificou-se que o viés variou de -47,32 a 7.354,42%. A média dos valores absolutos do viés foi de 574%. Apenas em sete situações o viés percentual foi inferior a 100%. Em nenhuma situação o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%.

Com o uso de valores paramétricos de herdabilidade em sentido restrito (Tabela 12), o viés variou de -48,60 a 7.654,58%. A média dos valores absolutos do viés foi de 586%. Em apenas sete situações foi obtido viés percentual inferior de 100%. Somente em uma o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%.

Tanto com o uso de variância aditiva paramétrica, como herdabilidade em sentido restrito paramétrica, viés percentual acima de 100% ocorreu em todas as situações com gene favorável dominante (grau de dominância positivo) e com ausência de dominância. Com gene favorável recessivo, apenas com dominâncias parcial e completa, em condições de baixa herdabilidade, o viés foi superior a 100%.

Os valores de correlação entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, para as 21 situações, com o uso de valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, para cálculo do ganho predito, se encontram na Tabela 13. Com o uso de variância aditiva paramétrica, em 12 das 21 situações a correlação foi inferior a 0,5. A média das correlações foi 0,19, considerando magnitude e direção, e 0,56, considerando apenas magnitude. Apenas cinco situações apresentaram correlação igual ou superior a 0,9.

Com o uso de herdabilidade em sentido restrito, em 12 situações a correlação foi inferior a 0,5 e em apenas sete a correlação foi igual ou superior a 0,9. A média das correlações foi de 0,22, considerando magnitude e direção, e 0,6, considerando apenas magnitude.

Tabela 12 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade, para cálculo do ganho predito

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	129,50	125,02	123,73	140,24	123,13	120,04	-38,08
	50	297,15	246,38	7354,42	461,31	26,92	-12,03	-23,02
	90	773,07	1724,39	150,30	112,95	-16,51	-10,85	-47,32
ΔG_2	10	146,84	131,53	125,83	140,24	126,49	132,31	65,79
	50	413,00	284,46	7996,00	461,31	45,35	41,85	106,13
	90	1286,10	2199,00	172,44	112,95	-4,38	43,76	41,04
ΔG_3	10	126,96	122,84	120,66	136,65	123,59	120,26	-42,67
	50	291,68	249,30	7654,58	426,84	30,89	-8,16	-23,33
	90	774,41	1735,43	133,99	113,45	-15,83	-13,94	-48,60
ΔG_4	10	142,80	128,78	122,49	136,65	127,02	132,67	53,50
	50	404,32	288,15	8322,71	426,84	49,90	48,09	105,28
	90	1288,23	2212,91	154,68	113,45	-3,61	38,78	37,64
ΔG_5	10	103,87	100,00	100,00	191,26	127,41	100,00	-100,00
	50	244,06	289,95	12118,47	510,38	98,43	22,64	-23,80
	90	890,99	1796,13	295,20	136,34	36,24	-12,20	-48,32
ΔG_6	10	132,73	147,10	154,03	176,85	126,63	135,53	116,95
	50	454,50	274,12	7342,03	462,84	152,50	200,59	128,40
	90	1469,78	2265,47	190,30	114,09	75,70	85,07	68,20
ΔG_7	10	103,54	100,00	100,00	183,12	127,96	100,00	-100,00
	50	240,07	293,75	12615,75	471,22	104,63	28,03	-24,11
	90	892,52	1807,60	269,44	136,90	37,34	-15,24	-49,57
ΔG_8	10	129,91	143,00	147,05	169,99	127,16	135,94	100,87
	50	444,67	277,60	7641,68	428,22	160,40	213,79	127,46
	90	1472,20	2279,78	171,38	114,59	77,13	78,66	64,13

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Tabela 13 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, devido à seleção dentro, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade, para cálculo do ganho

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-0,26	-0,72	-0,17	-0,58	-0,83	-0,52	0,15
	50	0,56	0,18	-0,51	0,02	0,97	0,94	0,99
	90	0,18	-0,27	0,94	0,95	0,73	0,63	0,68
ΔG_2	10	-0,65	-0,77	-0,17	-0,58	-0,85	-0,65	0,04
	50	0,13	0,24	-0,54	0,02	0,98	0,98	0,93
	90	-0,36	-0,42	0,93	0,95	0,77	0,77	0,93
ΔG_3	10	-0,39	-0,85	-0,13	-0,56	-0,84	-0,50	0,14
	50	0,56	0,16	-0,51	0,02	0,97	0,95	0,99
	90	0,19	-0,23	0,99	0,95	0,94	0,74	0,96
ΔG_4	10	-0,72	-0,78	-0,11	-0,56	-0,85	-0,64	0,04
	50	0,15	0,23	-0,53	0,02	0,98	0,99	0,92
	90	-0,25	-0,36	0,98	0,95	0,96	0,84	0,99
ΔG_5	10	-0,47	-0,61	0,23	-0,07	-0,25	-0,06	0,26
	50	0,42	-0,04	-0,21	0,03	0,90	0,98	0,95
	90	0,30	-0,24	0,95	0,93	0,96	0,61	0,60
ΔG_6	10	-0,37	0,03	-0,31	0,12	-0,73	-0,48	0,27
	50	0,44	-0,11	-0,29	0,38	0,97	0,93	0,88
	90	0,22	-0,16	0,94	0,94	0,99	0,92	0,98
ΔG_7	10	-0,47	-0,67	0,24	-0,07	-0,25	-0,05	0,25
	50	0,42	-0,04	-0,21	0,03	0,90	0,98	0,95
	90	0,31	-0,20	0,91	0,93	0,95	0,73	0,93
ΔG_8	10	-0,39	-0,04	-0,31	0,12	-0,73	-0,47	0,26
	50	0,44	-0,09	-0,29	0,38	0,97	0,93	0,87
	90	0,24	-0,12	0,90	0,93	0,98	0,95	0,98

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Os resultados de viés percentual e de correlação ao longo de 10 ciclos de seleção são indicadores de um mau ajustamento das expressões de predição de ganho para o caso de seleção dentro de famílias no lote de recombinação. A magnitude do viés é preocupante. Em média, o viés percentual devido à pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada foi 574% e 586%, com o uso de variância aditiva paramétrica e herdabilidade em sentido restrito paramétrica, respectivamente. Na maior parte das situações as correlações foram baixas.

Observou-se que, enquanto com seleção entre ouve uma tendência de subestimar os ganhos, com seleção dentro houve uma tendência de superestimá-los.

Em segundo lugar será avaliado o viés na predição de ganho dentro advindo da pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, mais aquele devido à utilização da variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Estas fontes de viés estão presentes quando são utilizados os valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, nas expressões de predição de ganho.

Quando utilizados valores paramétricos da variância genotípica (Tabela 12) o viés percentual entre os ganhos teórico e predito, devido à seleção dentro, variou de -4,38 a 7.996,00%. Apenas em seis das 21 situações o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 670%, enquanto que considerando apenas as seis com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 40%. Somente em uma situação foi observado viés inferior a 10%.

Comparativamente ao uso de variância aditiva paramétrica, houve uma situação a mais com viés elevado: com sobredominância, gene favorável recessivo e herdabilidade média.

Com o uso de valores paramétricos da herdabilidade em sentido amplo (Tabela 12) o viés variou de -3,61 a 8.322,71%, e apenas em seis das 21 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 683%, enquanto que considerando apenas as seis com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi

de 39%. As situações com viés percentual acima de 100% foram exatamente as mesmas observadas com o uso de valores paramétricos da variância genotípica.

Analisando-se as correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, nas 63 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo (Tabela 13), observou-se que, com o uso de variância genotípica paramétrica, em 13 das 21 situações a correlação foi inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 21 situações foi 0,13, considerando magnitude e direção, e 0,60, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,90. Em seis situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com o uso de herdabilidade em sentido amplo, em 13 das 21 situações a correlação foi inferior a 0,5. A média das correlações obtidas nas 63 situações foi 0,15, considerando magnitude e direção, e 0,61, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,95. Em apenas 7 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Em relação ao uso de valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo aumentou o viés percentual entre os ganhos teórico e predito. A média dos valores absolutos de viés percentual passou de 574 para 670% e de 586 para 683%, com o uso de valores paramétricos de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo, respectivamente. Porém, a principal causa de viés continuou sendo a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada.

A média dos valores absolutos de correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção diminuiu, quando consideradas as 21 situações. Quando consideradas apenas aquelas situações de correlação superior a 0,5, a média dos valores absolutos de correlação aumentou. Considerando apenas magnitude, a alteração na média das correlações foi desprezível. Como as situações nas quais foram observadas correlações negativas foram as mesmas, considerando valores paramétricos de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito e valores paramétricos de

variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo, houve um aumento no valor absoluto das correlações nas situações em que ela foi negativa.

Em seguida será considerado o viés devido à pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população base, e o devido à deriva genética. Essas duas fontes de viés estão presentes com o uso de valores estimados da variância aditiva ou da herdabilidade em sentido restrito, nas expressões de predição de ganho.

Com relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, para as 21 situações avaliadas, com o uso de valores estimados de variância aditiva nas expressões de predição de ganho (Tabela 10), verificou-se que o viés variou de -100 a 71,46%. Entretanto, em 17 das 21 situações, o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 55%, enquanto que considerando apenas as 17 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 44%. Em seis situações o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%.

Com o uso de valores estimados de herdabilidade em sentido restrito (Tabela 10) o viés variou de -100 a 67,83%, sendo que em 17 das 21 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 54%, enquanto que considerando apenas as 17 com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 43%. Em cinco situações o valor absoluto do viés percentual ficou abaixo de 10%.

Deve-se ressaltar, entretanto, que nas quatro situações com viés percentual igual a -100%, ocorridas tanto com o uso de variância aditiva, como de herdabilidade em sentido restrito, o que ocorreu foi uma estimativa de variância aditiva igual a zero, levando a estimativa de herdabilidade também igual a zero e, conseqüentemente, a ganhos preditos de zero e viés percentual de -100%. Embora tenha sido predito ganho genético igual a zero, verifica-se que houve ganho teórico, nestas situações (Tabela 14).

Tabela 14 – Ganho teórico obtido com seleção entre e com seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro, nas 21 situações avaliadas

Seleção	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0.5	0	-0.5	-1	-2
Entre	10	3.71	3.25	2.93	2.55	14.60	12.13	2.87
	50	7.16	22.09	22.13	4.13	19.76	16.06	4.40
	90	9.05	7.42	21.91	6.04	19.11	5.23	7.56
Dentro	10	-2.04	-1.78	-1.88	-1.03	-1.70	-1.97	0.82
	50	-0.90	-1.07	-0.03	-0.32	1.39	1.69	2.09
	90	0.59	0.26	1.98	2.22	3.82	3.67	6.95

Analizando as correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, com o emprego de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito estimadas (Tabela 11), verificou-se que, com ganhos preditos obtidos com base na variância aditiva estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em seis das 21 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 21 situações foi 0,62, considerando magnitude e direção, e 0,69, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,91. Em 11 situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com ganhos preditos obtidos com base na herdabilidade em sentido restrito estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em seis das 21 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 21 situações foi 0,63, considerando magnitude e direção, e 0,70, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,92. Correlação igual ou superior a 0,9 ocorreu em 11 situações.

Houve um aumento na amplitude de variação do viés percentual e na média dos mesmos nas 21 situações avaliadas, em relação ao uso de valores paramétricos de variância aditiva e de herdabilidade em sentido restrito. A média dos valores absolutos de viés percentual passou de 40 para 55%, com o uso de variância aditiva, e de 39 para 54%, com o uso de herdabilidade em sentido restrito. Houve também uma diminuição no valor médio da correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, assim como um aumento no número de correlações baixas. Mas também houve um aumento no número de situações com correlação igual ou superior a 0,9, assim como na média das correlações, quando consideradas apenas estas situações.

Diante disso conclui-se que a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é a principal fonte de viés. A deriva, embora também tenha acrescentado viés, o fez em menor proporção.

Com relação ao viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção, para as 21 situações avaliadas, com o uso de valores estimados de variância aditiva nas expressões de predição de ganho (Tabela 12), verificou-se que o mesmo variou de -100 a 12.118,47%. Em apenas seis das 21 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 826%, enquanto que considerando apenas as seis com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 40%. Não houve nenhuma situação com valor absoluto do viés percentual abaixo de 10%.

Com o uso de valores estimados de herdabilidade em sentido restrito (Tabela 12) o viés variou de -100 a 12.615,75%, sendo que somente em cinco das 21 situações o valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 848%, enquanto que considerando apenas as cinco com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 31%. Nenhuma situação foi observada com valor absoluto do viés percentual abaixo de 10%.

Em quatro situações, ocorridas tanto com o uso de variância aditiva, como de herdabilidade em sentido restrito, o valor absoluto do viés percentual foi exatamente 100%. Neste caso, o que ocorreu foi uma estimativa de variância aditiva igual a zero e, conseqüentemente, ganhos preditos de zero e viés percentual de +100% ou -100%, dependendo se o ganho teórico foi negativo ou positivo. Analogamente ao ocorrido com seleção entre, aqui também houve alteração real na média (Tabela 14) devido à seleção, embora a variância estimada tenha sido zero.

Analisando as correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, nas 21 situações avaliadas, com o emprego de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito estimadas (Tabela 13), verificou-se que, com ganhos preditos obtidos com base na variância aditiva estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em 13 das 21 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 21 situações foi 0,29, considerando magnitude e direção, e 0,48,

considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,86. Em cinco situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com ganhos preditos obtidos com base na herdabilidade em sentido restrito, correlação inferior a 0,5 foi observada em 13 das 21 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 21 situações foi 0,31, considerando magnitude e direção, e 0,50, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,91. Correlação igual ou superior a 0,9 ocorreu em seis situações.

A exemplo do que ocorreu com seleção entre, houve um aumento na amplitude de variação do viés percentual e na média dos mesmos, nas 21 situações avaliadas, em relação ao uso de valores paramétricos de variância aditiva e de herdabilidade em sentido restrito. A média dos valores absolutos de viés percentual passou de 574 para 826%, com o uso de variância aditiva, e de 586 para 848%, com o uso de herdabilidade em sentido restrito. Houve um aumento no valor médio da correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção, embora o número de correlações baixas também tenha aumentado. A média das correlações, quando excluídas as situações com correlação inferior a 0,5, aumentou ligeiramente. Passou de 0,82 para 0,86, com o uso de variância aditiva, e de 0,89 para 0,91, com o uso de herdabilidade em sentido restrito. Diante disso conclui-se que a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é a principal fonte de viés. A deriva, embora também tenha acrescentado viés, o fez em menor proporção. Com seleção entre isto também ocorreu.

Finalmente, foram consideradas as três fontes de viés juntas, ou seja, viés devido à pressuposição acerca da covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada, à deriva e à utilização de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar da variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente. Estas fontes de viés estão presentes quando são utilizados valores estimados da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo, nas expressões de predição de ganho dentro.

Quando utilizados valores estimados da variância genotípica (Tabela 12), o viés variou de 68,20 a 7.342,03%. Apenas em três das 21 situações o

valor absoluto do viés ficou abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 680%, enquanto que considerando apenas as três com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 76%. Nenhuma situação com viés inferior a 10% foi observada.

Com o uso de valores estimados de herdabilidade em sentido amplo (Tabela 12), o viés variou de 64,13 a 7.641,68%. Somente em três das 21 situações o valor absoluto do viés esteve abaixo de 100%. A média dos valores absolutos do viés, considerando as 21 situações, foi de 691%, enquanto que considerando apenas as três com valor absoluto do viés abaixo de 100%, foi de 73%. Novamente, nenhuma situação com viés inferior a 10% foi observada.

Quanto às correlações entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, nas 21 situações, com o uso de valores estimados da variância genotípica ou da herdabilidade em sentido amplo para cálculo do ganho predito (Tabela 13), observou-se que, com variância genotípica estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em 13 das 21 situações estudadas. A média das correlações obtidas nas 21 situações foi 0,31, considerando magnitude e direção, e 0,55, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,94. Em sete situações a correlação foi igual ou superior a 0,9.

Com ganhos preditos obtidos com base na herdabilidade em sentido amplo estimada, correlação inferior a 0,5 foi observada em 13 das 21 situações. A média das correlações obtidas nas 21 situações foi 0,31, considerando magnitude e direção, e 0,54, considerando apenas magnitude. Excluindo as situações com correlação inferior a 0,5, a média foi 0,94. Correlação igual ou superior a 0,9 foi obtida em sete situações.

Comparativamente ao uso de valores estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo estimadas diminuiu o viés percentual entre os ganhos teórico e predito. A média dos valores absolutos de viés percentual passou de 826 para 680%, com o uso de variância genotípica, e de 848 para 691%, com o uso de herdabilidade em sentido amplo. Porém, quando consideradas apenas as três situações com viés inferior a 100%, o viés percentual aumentou nas três situações. No entanto, em média, a principal causa de viés continuou sendo a pressuposição acerca da covariância aditiva

entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. O viés introduzido pelo uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, agiu em sentido contrário aos introduzidos pela pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada e pela deriva juntos, pelo menos em parte das situações avaliadas.

A média das correlações ente os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção aumentou, quando consideradas as 21 situações, tanto considerando magnitude e direção, quanto considerando apenas magnitude. Quando consideradas apenas aquelas situações de correlação superior a 0,5, a média dos valores absolutos de correlação também aumentou.

Interessante destacar que, com seleção dentro, independentemente da forma como o ganho predito foi calculado, com gene favorável dominante, a magnitude do viés aumentou com o aumento da herdabilidade, com sobredominância e dominância completa. Com dominância parcial e gene favorável dominante, os maiores valores de viés foram observados com herdabilidade média.

Outra observação interessante é que, com seleção entre, sempre foi obtido ganho teórico positivo (Tabela 14), ou seja, a seleção sempre foi eficiente em aumentar a média da população melhorada. Já com seleção dentro, a seleção foi sempre eficiente apenas com herdabilidade alta. Com herdabilidade média foi eficiente apenas com gene favorável recessivo e com baixa herdabilidade apenas com sobredominância e gene favorável recessivo.

Analizando as alterações nas freqüências gênicas ao longo dos 10 ciclos de seleção, verificou-se que, em algumas situações, ocorria aumento de freqüência para alguns dos 10 genes e diminuição para outros, na mesma população. Com gene favorável dominante e ausência de dominância, em condições de baixa herdabilidade, as alterações de freqüência gênica pareciam ser aleatórias, como se fosse deriva genética. Nas outras situações, para cada um dos 10 genes as alterações de freqüência ocorreram de forma semelhante à ocorrida no sistema gênico com 10 genes e mesmas freqüências gênicas, considerando a situação equivalente. Na Figura 2 são mostrados os gráficos de alteração de freqüência gênica ao longo dos 10 ciclos de seleção, para algumas das situações avaliadas.

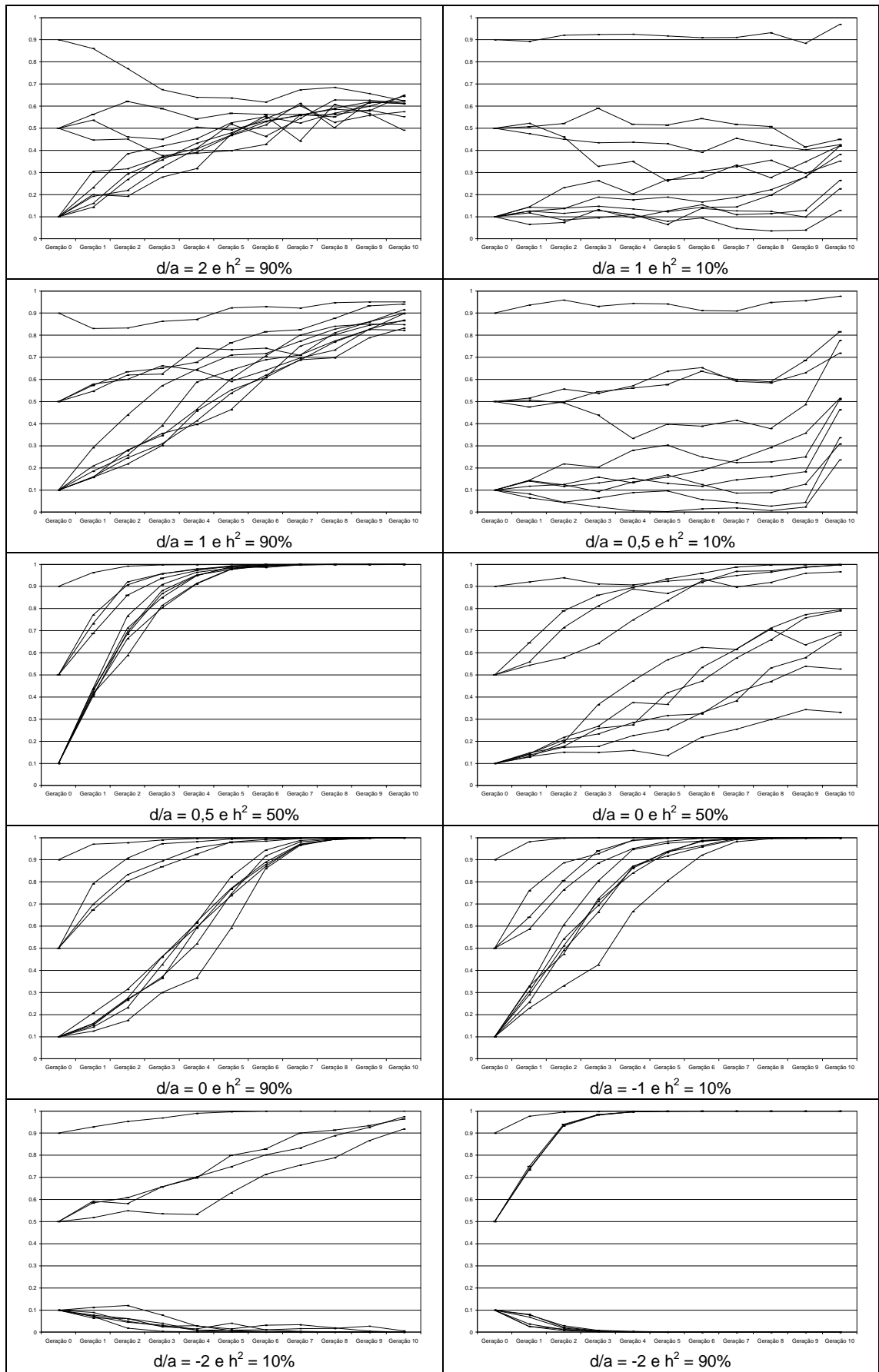


Figura 2 – Gráficos mostrando as alterações nas freqüências dos genes favoráveis em algumas situações, considerando os genes com diferentes freqüências gênicas.

3.3. Genes com diferentes frequências gênicas e tamanho amostral 100

O viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro de seleção entre e dentro, nas 21 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, considerando tamanho amostral 100, são apresentados na Tabela 15.

Comparativamente ao tamanho amostral 196, houve um aumento de 16 a 82% na média do viés percentual, dependendo de como foi obtido o ganho predito. O maior aumento foi observado quando, para cálculo do ganho predito, foram utilizados valores paramétricos de herdabilidade em sentido restrito. A média do viés percentual nas 21 situações passou de 39 para 71%. O menor aumento foi com o uso de variância aditiva estimada. A média do viés percentual nas 21 situações passou de 55 para 64%. O número de situações com viés percentual abaixo de 10% diminuiu. Passou de cinco para um, com o uso de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito paramétricas e de seis ou cinco para zero, com o uso de variância aditiva estimada ou de herdabilidade em sentido restrito estimada, respectivamente.

A correlação entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito para cálculo do ganho predito, são apresentadas na Tabela 16. Em comparação ao tamanho amostral 196, foi observado um aumento na média das correlações ao longo dos 10 ciclos de seleção, assim como uma redução no número de situações com correlação inferior a 0,5. O aumento na média das correlações foi de 9 a 27%, dependendo de como foi obtido o ganho predito.

Portanto, considerando seleção entre, a redução do tamanho amostral aumentou o viés percentual entre os ganhos teórico e predito e aumentou a média da correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias.

O viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro de seleção entre e dentro, nas 21 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância ou de herdabilidade, considerando tamanho amostral 100, são apresentados na Tabela 17.

Tabela 15 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção entre, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, com tamanho amostral 100

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-27.67	-88.94	-88.62	-90.21	-88.59	-81.22	-69.99
	50	-2.63	-77.63	-80.07	-79.40	-78.95	-76.91	-58.17
	90	-74.59	-72.42	-73.10	-78.14	-75.91	-74.15	-39.73
ΔG_3	10	-28.15	-88.15	-87.89	-90.71	-88.42	-82.23	-71.86
	50	0.08	-79.39	-78.11	-80.20	-78.57	-78.11	-60.41
	90	-70.70	-72.56	-71.97	-78.24	-77.56	-75.30	-49.15
ΔG_5	10	36.93	-71.61	-40.37	-58.63	-83.77	-100.00	-84.57
	50	22.31	-71.22	-68.69	-72.44	-69.01	-61.89	-50.67
	90	-65.16	-67.82	-69.44	-68.07	-68.71	-59.43	-51.81
ΔG_7	10	36.03	-69.57	-36.53	-60.74	-83.53	-100.00	-85.53
	50	25.72	-73.48	-65.60	-73.51	-68.45	-63.87	-53.32
	90	-59.82	-67.98	-68.15	-68.21	-70.85	-61.23	-59.34

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica.

Tabela 16 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, devido à seleção entre, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido restrito, com tamanho amostral 100

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-0.45	0.97	0.97	0.92	0.90	0.96	0.96
	50	0.73	0.93	0.86	0.91	0.86	0.83	0.93
	90	0.76	0.80	0.84	0.73	0.82	0.74	0.78
ΔG_3	10	-0.34	0.98	0.98	0.91	0.92	0.97	0.95
	50	0.81	0.90	0.90	0.89	0.87	0.83	0.94
	90	0.87	0.85	0.89	0.83	0.90	0.87	0.88
ΔG_5	10	0.10	0.83	0.74	0.72	0.28	-0.09	0.76
	50	0.77	0.93	0.96	0.99	0.96	0.99	0.75
	90	1.00	1.00	1.00	1.00	0.98	0.99	0.98
ΔG_7	10	0.14	0.86	0.73	0.73	0.27	-0.12	0.73
	50	0.79	0.93	0.95	0.98	0.97	0.98	0.76
	90	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.99	0.99

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

Comparativamente ao tamanho amostral 196, ao contrário do observado com seleção entre, a média do viés percentual entre os ganhos teórico e predito no primeiro ciclo de seleção foi reduzida em 39, 33, 42 e 36% e em 46, 21, 49 e 24%, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância aditiva, variância genotípica, herdabilidade em sentido restrito e herdabilidade em sentido amplo, respectivamente.

A correlação entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro, nas 21 situações avaliadas, com o uso de valores paramétricos e estimados de variância ou de herdabilidade, se encontram na Tabela 18.

Comparativamente ao tamanho amostral 196, a média das correlações diminuiu, quando considerada magnitude e direção, e aumentou, quando considerada apenas magnitude. Isso quer dizer que houve um aumento não só no número de correlações negativas, mas também no valor absoluto da correlação naquelas situações onde foi obtido correlação negativa.

Portanto, a redução no tamanho amostral diminuiu a média do viés percentual entre os ganhos teórico e predito, mas também diminuiu a média das correlações entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro.

Quanto à contribuição relativa de cada uma das fontes de viés estudadas, verificou-se o mesmo ocorrido com tamanho amostral 196, ou seja, a principal fonte de viés devido à seleção entre e também devido à seleção dentro é a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. Com seleção dentro, o uso de variância genotípica ou de herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, ficou em segundo lugar e a deriva foi a fonte de viés de menor importância.

Tabela 17 – Viés percentual entre os ganhos teórico e predito devido à seleção dentro, no primeiro ciclo de seleção entre e dentro de famílias, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade para cálculo do ganho predito, com tamanho amostral 100

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	121.89	117.05	113.89	116.10	127.27	133.62	246.26
	50	269.17	228.40	244.76	317.08	1811.63	-18.96	-41.04
	90	807.58	2315.68	227.24	4.95	-34.45	-39.05	-47.96
ΔG_2	10	134.76	121.49	115.11	116.10	131.23	154.21	827.12
	50	368.58	261.80	257.56	317.08	2089.31	30.67	57.87
	90	1223.37	2944.11	256.18	4.95	-24.92	-1.73	39.33
ΔG_3	10	119.98	117.08	114.11	116.82	128.09	134.00	258.65
	50	262.58	233.12	245.05	333.16	1879.55	-14.00	-36.80
	90	743.15	2085.40	210.77	2.76	-30.97	-39.97	-50.67
ΔG_4	10	131.72	121.53	115.35	116.82	132.17	154.83	860.29
	50	358.12	267.75	257.88	333.16	2167.08	38.67	69.21
	90	1121.08	2653.93	238.26	2.76	-20.95	-3.20	32.08
ΔG_5	10	141.44	143.77	172.76	168.00	138.78	100.00	78.02
	50	312.51	265.19	327.45	457.88	2714.92	33.77	-30.48
	90	1070.30	2718.20	271.83	53.31	-14.86	-4.33	-58.39
ΔG_6	10	144.51	107.55	100.00	105.84	113.40	207.02	220.71
	50	483.97	238.34	211.31	463.17	3400.74	163.18	171.77
	90	1194.57	3220.34	283.99	63.92	57.75	118.89	170.57
ΔG_7	10	137.83	143.86	173.92	171.06	139.95	100.00	84.39
	50	304.23	271.26	327.91	479.39	2814.92	41.95	-25.49
	90	981.94	2449.55	253.11	50.10	-10.35	-5.76	-60.55
ΔG_8	10	140.63	107.57	100.00	106.10	113.81	208.25	232.18
	50	469.00	243.42	211.53	484.88	3525.11	179.29	191.29
	90	1094.90	2903.82	264.67	60.49	66.11	115.61	156.50

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

Tabela 18 – Correlação entre os ganhos teórico e predito ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias, devido à seleção dentro, nas 21 situações avaliadas, utilizando valores paramétricos e estimados de variância e herdabilidade para cálculo do ganho, com tamanho amostral 100

Ganho predito	h ² (%)	Grau de dominância						
		2	1	0,5	0	-0,5	-1	-2
ΔG_1	10	-0.66	-0.98	-0.92	-0.96	-0.72	-0.49	-0.39
	50	0.79	-0.95	-0.96	0.96	0.84	0.94	0.81
	90	-0.52	-0.45	0.92	0.83	0.75	0.65	0.53
ΔG_2	10	-0.73	-0.96	-0.91	-0.96	-0.74	-0.59	-0.55
	50	0.43	-0.94	-0.95	0.96	0.84	0.98	0.80
	90	-0.44	-0.47	0.91	0.83	0.78	0.79	0.85
ΔG_3	10	-0.70	-0.98	-0.92	-0.96	-0.73	-0.49	-0.38
	50	0.80	-0.95	-0.95	0.95	0.85	0.94	0.81
	90	-0.51	-0.08	0.96	0.96	0.94	0.89	0.93
ΔG_4	10	-0.76	-0.96	-0.91	-0.96	-0.75	-0.59	-0.55
	50	0.47	-0.94	-0.94	0.95	0.84	0.98	0.80
	90	-0.44	-0.19	0.95	0.96	0.95	0.95	0.99
ΔG_5	10	0.08	-0.85	-0.85	-0.62	-0.19	0.41	0.02
	50	0.77	-0.91	-0.94	0.89	0.66	0.98	0.52
	90	-0.38	0.08	0.86	0.96	0.95	0.98	0.95
ΔG_6	10	-0.48	-0.72	-0.33	-0.47	-0.48	-0.69	0.18
	50	0.54	-0.97	-0.99	0.86	0.60	0.95	0.84
	90	-0.43	0.10	0.87	0.98	0.99	0.98	0.95
ΔG_7	10	0.08	-0.85	-0.85	-0.62	-0.19	0.41	0.02
	50	0.76	-0.91	-0.95	0.88	0.66	0.98	0.53
	90	-0.37	0.31	0.82	0.96	0.98	0.98	0.99
ΔG_8	10	-0.50	-0.72	-0.33	-0.47	-0.48	-0.70	0.18
	50	0.56	-0.97	-0.99	0.85	0.60	0.95	0.84
	90	-0.42	0.31	0.83	0.98	0.98	0.96	0.94

ΔG_1 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância aditiva;

ΔG_2 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de variância genotípica;

ΔG_3 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_4 é o ganho predito calculado com base no valor paramétrico de herdabilidade em sentido amplo;

ΔG_5 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância aditiva;

ΔG_6 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de variância genotípica;

ΔG_7 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido restrito;

ΔG_8 é o ganho predito calculado com base no valor estimado de herdabilidade em sentido amplo.

4. RESUMO E CONCLUSÕES

Por meio de simulação foi estudado o viés na predição de ganhos genéticos com seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos, em programas de melhoramento intrapopulacional com espécies alógamas. Foram consideradas três classes de populações (com frequência do favorável igual a 0,1, 0,5 e 0,9), três valores de herdabilidade (10, 50 e 90%) e sete graus de dominância (2, 1, 0,5, 0, -0,5, -1 e -2), sendo que com grau de dominância positivo o gene favorável é dominante e com grau de dominância negativo é recessivo. Foi considerado sistema gênico com 10 genes com distribuição independente, em duas condições distintas: todos com as mesmas frequências gênicas e com frequências diferentes. Foi avaliada a contribuição de cada uma das três fontes de viés entre os ganhos teórico e predito estudadas neste trabalho: a pressuposição de que a covariância genética aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é duas vezes o coeficiente de parentesco entre eles vezes a variância aditiva na população original, o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito, respectivamente, e deriva.

Com seleção entre, tanto considerando os 10 genes com as mesmas frequências gênicas, como com frequências diferentes, a mais importante fonte de viés foi a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. A deriva ficou em segundo lugar.

No caso de seleção dentro, diferenças foram observadas em relação aos resultados observados considerando os 10 genes com as mesmas frequências gênicas e considerando frequências diferentes. Com mesmas frequências gênicas, o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo no lugar de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito foi a principal fonte de viés, quando utilizados para predição do ganho genético valores paramétricos de variância ou de herdabilidade. Com frequências diferentes, a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada é que foi a principal fonte de viés, nas mesmas circunstâncias.

Quando avaliadas as três fontes de viés juntas, ou seja, com o uso de valores estimados de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo, tanto considerando mesmas frequências gênicas, como frequências diferentes, a principal fonte de viés foi a pressuposição acerca da covariância aditiva entre indivíduo na unidade de seleção e seu parente na população melhorada. O uso de variância genotípica no lugar de variância aditiva ou de herdabilidade em sentido amplo no lugar de herdabilidade em sentido restrito, ficou em segundo lugar, e o viés adicionado foi em sentido contrário ao das outras duas fontes de viés, tanto que o viés percentual foi diminuído com o uso de variância genotípica ou herdabilidade em sentido amplo estimadas, em relação ao uso de valores estimados de variância aditiva ou herdabilidade em sentido restrito. A deriva foi a menos importante das fontes de viés.

Considerando seleção entre, a redução do tamanho amostral aumentou o viés percentual entre os ganhos teórico e predito e aumentou a média da correlação entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro de famílias. Em relação à seleção dentro, a redução no tamanho amostral diminuiu a média do viés percentual entre os ganhos teórico e predito, mas também diminuiu a média das correlações entre os mesmos ao longo de 10 ciclos de seleção entre e dentro.

As diferenças observadas em relação ao uso da expressão com base na intensidade de seleção ou com base no diferencial de seleção foram irrelevantes.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CARVALHO, H. W. L.; GUIMARÃES, P. E. O.; LEAL, M. L. S.; CARVALHO, P. C. L.; SANTOS, M. X. Avaliação de progênies de meios-irmãos na população de milho CMS-453 no Nordeste brasileiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 8, p. 1577-1584, 2000a.
- CARVALHO, H. W. L.; LEAL, M. L. S.; GUIMARÃES, P. E. O.; SANTOS, M. X.; CARVALHO, P. C. L. Três ciclos de seleção entre e dentro de progênies de meios-irmãos na população de milho CMS-52. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 8, p. 1621-1628, 2000b.
- CARVALHO, H. W. L.; PACHECO, C. A. P.; SANTOS, M. X.; GAMA, E. E. G.; MAGNAVACA, R. Três ciclos de seleção entre e dentro de progênies de meios-irmãos na população de milho BR 5028–São Francisco, no nordeste brasileiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 11, p. 1727-1733, 1994.
- COMPTON, W.A.; COMSTOCK, R.E. More on modified ear-to-row selection in corn. **Crop Science**. v.16, p.222, 1976.
- FERRÃO, R. G.; GAMA, E. E. G.; FERRÃO, M. A. G.; SANTOS, J. A. C. Três ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos na população de milho EEL4. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 30, n. 9, p. 1195-1200, 1995.
- GRANATE, M. J.; CRUZ, C. D.; PACHECO, C. A. P. Predição de ganho genético com diferentes índices de seleção no milho pipoca CMS-43. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 7, p. 1001-1008, 2002.
- LIMA, M. **Seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos na população de milho (Zea mays L.) ESALQ-VD-2**. 1977. 71 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

- LONNQUIST, J.H. Modification of the ear-to-row procedure for the improvement of maize populations. **Crop Science**. v.4, p.227-228, 1964.
- MATTA, F. P.; VIANA, J. M. S. Eficiências relativas dos processos de seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos em população de milho-pipoca. **Ciênc. Agrotec.**, Lavras, v.27, n.3, p.548-556, 2003.
- PACHECO, C. A. P.; GAMA, E. E. G.; GUIMARÃES, P. E. O.; SANTOS, M. X.; FERREIRA, A. S. Estimativas de parâmetros genéticos nas populações CMS-42 e CMS-43 de milho pipoca. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 12, p. 1995-2001, 1998.
- PATERNIANI, E. Selection among and within half-sib families in a Brazilian population of maize (*Zea mays* L.). **Crop Science**, Madison, v. 7, p. 212-216, 1967.
- PELUZIO, J. B. E. **Utilização de métodos multivariados na seleção em milho**. Viçosa, MG: UFV, 1999. 119p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- WEBEL, O. D.; LONNQUIST, J. H. An evaluation of modified ear-to-row selection in a population of corn (*Zea mays* L.). **Crop Science**, Madison, v. 7, p. 651-655, 1967.