

PAULO LUIZ SOUZA CARNEIRO

**OSCILAÇÃO GENÉTICA E COMPARAÇÃO DE MÉTODOS DE SELEÇÃO
TRADICIONAIS E ASSOCIADOS A MARCADORES MOLECULARES**

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
2002

PAULO LUIZ SOUZA CARNEIRO

OSCILAÇÃO GENÉTICA E COMPARAÇÃO DE MÉTODOS DE SELEÇÃO
TRADICIONAIS E ASSOCIADOS A MARCADORES MOLECULARES

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: 05 de julho de 2002.

Prof. Paulo Sávio Lopes
(Conselheiro)

Prof. Robledo de Almeida Torres
(Conselheiro)

Prof^a. Carmen Silva Pereira

Prof. Martinho de Almeida e Silva

Prof. Ricardo Frederico Euclides
(Orientador)

A meus avós Crescêncio e Angélica, José Pedro
e Maria Tereza.

A meus pais, José Maria e Maria de Lourdes.

A meus irmãos.

AGRADECIMENTO

A Deus.

À Universidade Federal de Viçosa, em especial ao Departamento de Zootecnia e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de estudo concedida.

Ao professor Martinho de Almeida e Silva, pela atenção, disponibilidade e sugestões sempre valiosas.

À professora Carmen Silva Pereira, pela atenção, incentivo, consideração, sugestões e críticas para este trabalho.

Ao professor Paulo Sávio Lopes, pela amizade, ensinamentos, sugestões e apoio desde a iniciação científica.

Ao professor Robledo de Almeida Torres, pela amizade, pelo apoio, pelos ensinamentos, pelas sugestões sempre interessantes e pela descontração no futebol semanal.

Ao professor Ricardo Frederico Euclides (Bajá), pela sincera amizade e companheirismo, pelo incentivo durante todo o curso, pelo desenvolvimento dos programas de simulação, pelas sugestões e pelas pescarias nos momentos de descanso.

Aos demais professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pelos ensinamentos e atenção.

A todos os meus irmãos, pelo incentivo e convívio sempre agradável, não importando a situação; especialmente a Maria Tereza (Têê), Geraldo e Pedro que muito ajudaram durante minha vida acadêmica.

A Leida, pelo carinho, atenção, apoio e paciência.

Aos colegas e amigos de curso, Aldrin, Amauri, Antonio Policarpo, Cláudio, Elivalto, Elizangela, Fabiano, Fausto, Felipe, Fernanda, Giselle, Glória, Gustavo, Herluce, Jaime, Júlio, Júnior, Leandro, Lindenberg, Marcelo, Marcos Vinícius, Mirella, Paulo Bonomo, Paulo Nobre, Rachel, Renata, Renato, Ricardinho, Rodolpho, Shiguero, Urbano, Vanuza e Willian, pela amizade e pelo convívio agradável.

Aos amigos Alexandre, Gabriel, Marcio Antonio, Paulinho Baby, Vander, Vanderlei e Zaga pela amizade sincera e companheirismo.

Aos amigos da pelada e do time da pós-graduação, pelos momentos de descontração.

Aos professores e alunos da área de Genética da UESB - Campus de Jequié, pelo apoio e incentivo.

Às amigas Vanda e Ana Cristina, pela grande amizade e apoio.

Aos professores e funcionários do Departamento de Zootecnia e a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

BIOGRAFIA

Paulo Luiz Souza Carneiro, filho de José Maria Quintão Carneiro e Maria de Lourdes Souza Carneiro, nasceu em Presidente Bernardes, Estado de Minas Gerais, em 29 de agosto de 1971.

De março de 1991 a novembro de 1995, foi estudante do curso de Zootecnia da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Minas Gerais.

Em dezembro de 1995, graduou-se em Zootecnia, e em março de 1996, iniciou o curso de Mestrado em Genética e Melhoramento na UFV, realizando estudos na área de Melhoramento Animal. Submetendo-se aos exames de defesa de tese em fevereiro de 1998.

De março de 1998 a julho de 2002, foi estudante de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento da Universidade Federal de Viçosa, na área de Genética e Melhoramento Animal.

Atualmente é professor do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), exercendo atividades na área de Genética e Melhoramento Animal.

No dia 05 de julho de 2002, submeteu-se aos exames de defesa de tese de Doutorado.

CONTEÚDO

	Página
RESUMO	viii
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Oscilação genética.....	4
2.2. População idealizada e tamanho efetivo da população.....	5
2.3. Oscilação genética e seleção.....	7
2.4. Parentesco entre animais.....	10
2.5. Informação correta de parentesco e o melhoramento genético animal.....	11
2.6. Marcadores moleculares na avaliação da diversidade genética e parentesco.....	14
CAPITULO 1.....	20
OSCILAÇÃO GENÉTICA EM POPULAÇÕES SOB SELEÇÃO.....	20
1. INTRODUÇÃO.....	20
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
2.1. Simulação dos dados.....	22
2.2. Simulação do genoma.....	22
2.3. Simulação das populações.....	23
2.4. Parâmetros usados nas avaliações.....	24
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	25
4. CONCLUSÕES	55
CAPITULO 2.....	56

COMPARAÇÃO ENTRE BLUP, BLUP UTILIZANDO MATRIZ DE SIMILARIDADE GENÉTICA CALCULADA POR MEIO DE MARCADORES MOLECULARES E SELEÇÃO INDIVIDUAL	56
1. INTRODUÇÃO.....	56
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	58
2.1. Simulação dos dados.....	58
2.2. Simulação do genoma.....	58
2.3. Simulação das populações.....	59
2.4. Parâmetros usados nas avaliações.....	61
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	63
4. CONCLUSÕES	80
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	81
APÊNDICE.....	90

RESUMO

CARNEIRO, Paulo Luiz Souza, D.S. Universidade Federal de Viçosa; julho de 2002. **Oscilação genética e comparação de métodos de seleção tradicionais e associados a marcadores moleculares.** Orientador: Ricardo Frederico Euclydes. Conselheiros: Paulo Sávio Lopes e Robledo de Almeida Torres.

Para avaliar o efeito da oscilação genética em populações sob seleção com diferentes tamanhos efetivos e comparar a seleção utilizando os valores genéticos preditos pelo BLUP Clássico, que utiliza matriz de parentesco calculada através dos coeficientes de parentesco, e o BLUP Marcadores, que utiliza matriz de similaridade genética calculada por meio de marcadores moleculares, foram simulados dados utilizando-se o programa GENESYS. A partir de um genoma de 2000 centimorgans de comprimento, constituído por 15 pares de cromossomos autossômicos, com 200 locos quantitativos polialélicos (8 alelos), e permitindo apenas efeitos aditivos dos genes, simulou-se uma população-base, com uma única característica quantitativa com herdabilidade 0,10. A partir desta população foi construída uma população inicial e em seguida foram formadas as populações de seleção, num total de seis, correspondendo a dois tamanhos efetivos de população (18,18 e 66,66) e três sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados para reprodução (Reprodutores Acasalados Aleatoriamente, Exclusão de Irmãos Completos e Exclusão de Irmãos Completos e Meio-Irmãos). A seleção foi praticada durante 20 gerações consecutivas, com base na Seleção Individual (SI), nos valores genéticos preditos pelo BLUP Clássico (BLUP) e pelo BLUP Marcadores (BLUPM) com 1, 10 e 30 repetições. Para se obter a matriz de similaridade genética utilizada no

BLUP Marcadores foram usados 100 marcadores moleculares do tipo microsatélite (SSR – Simple Sequence Repeat), por meio de um coeficiente de similaridade correspondente à distância euclidiana média para dados quantitativos. Para avaliar os efeitos da oscilação genética, nas diferentes estruturas de populações sob seleção, utilizou-se o valor fenotípico nos diferentes tamanhos efetivos, número de repetições e sistemas de acasalamento. Já para comparar os diferentes métodos de seleção utilizou-se apenas as populações com tamanho efetivo de 66,66 e média de 30 repetições, avaliando-se os seguintes parâmetros: valor fenotípico médio, endogamia média, perdas e ganhos pela fixação de alelos desfavoráveis e favoráveis, variância genética aditiva e limite da seleção. Observou-se grande variação nos valores fenotípicos obtidos pelos métodos ao longo das 20 gerações de seleção em função da oscilação genética, principalmente para a seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP e BLUPM, e para as populações com tamanho efetivo menor (18,18). Este fato sugere que em programas de melhoramento, independente do método de seleção, os resultados são grandemente influenciados pela oscilação genética, que é responsável por grandes variações nos ganhos genéticos, e que em estudos de comparação de metodologias de seleção, utilizando simulação, deve-se trabalhar com a média de grande número de repetições. No estudo de comparação dos métodos de seleção, observou-se que os ganhos obtidos ao longo das 20 gerações de seleção foi maior para o BLUP em relação ao BLUPM, e este foi superior à SI. Entretanto, quando se considerou o ganho obtido apenas nas cinco primeiras gerações, o BLUPM apresentou ganhos semelhantes ao BLUP e estes superiores à SI. A fixação de alelos aumentou ao longo das 20 gerações, independente do método de seleção, provocando aumento da endogamia, redução na variância genética aditiva e redução no limite da seleção. A SI levou a menores taxas de fixação de alelos e o BLUPM e o BLUP foram os que apresentaram maiores taxas de fixação de alelos. A partir da sexta geração o BLUPM passou a fixar mais alelos desfavoráveis que o BLUP, prejudicando sua eficiência em promover ganhos genéticos. Os diferentes sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados não levaram a grandes diferenças em ganho genético para os métodos baseados no BLUP ao longo das 20 gerações de seleção. Com relação à endogamia média, os sistemas que excluem o acasalamento entre irmãos, ou seja, os tipos de acasalamento de mínimo parentesco, proporcionaram menores taxas.

ABSTRACT

CARNEIRO, Paulo Luiz Souza, D.S Universidade Federal de Viçosa, july, 2002.
Genetic drift and traditional selection methods comparison and associated to molecular markers. Adviser: Ricardo Frederico Euclides.
Committee Members: Paulo Sávio Lopes and Robledo de Almeida Torres.

Data were simulated using Genesys program to evaluate genetic drift effects on populations under selection with different effective sizes and to compare selection using genetic values predicted by classical BLUP, and BLUP markers that utilizes genetic similarity matrix calculated by molecular markers. It was simulated a one trait base population, considering only additive gene effects, with heritability value of 0,10, from a 2000 centimorgans length genome constituted by 15 pairs of autosomic chomosomes, with 200 polialelic quantitative loci (8 alleles) . Fom this population it was built na initial population and then, six selection populations with two effective population sizes (18,8 and 66,66) and three different mating systems for selected bulls: random mating, full sibs excluded, half-sibs excluded. Selection was practised for 20 generations based on individual selection (IS), on predicted genetic values (BLUP) and on BLUP markers (BLUPM), with 1, 10 and 30 replicates. The similarity genetic matrix was obtained by considering 100 molecular markers of microsatelite type (SSR – Simple Sequence Repeat), through a similarity coefficient correspondent to an average euclydiane distance for quantitative traits. To evaluate genetic drift effects in the different population structures under selection, it was used the phenotypic values in the different effective sizes, replicate numbers and mating systems. To compare different selection

methods, only effective populations size of 66,66 and an average of 30 replicates were used. The following parameters were estimated: average phenotypic value, average inbreeding, gains and losses due to fixation of favorable and unfavorable alleles, additive genetic variance and selection limit. For 20 generations, it was observed, due to genetic drift, a great difference in phenotypic values obtained by the three different methods, mainly for selection based on breeding values predicted by BLUP and BLUPM, and for populations with smaller effective size (18,18). This suggests that in genetic improvement programs, independent of selection methods, genetic drift effects are important and that when comparing selection methodologies by simulated data the average of a great number of replicates must be used. In the selection method comparison it was observed that genetic gains, in twenty generations of selection, were greater for BLUP than for BLUPM and this one was superior to IS. BLUP and BLUPM had similar gains when it was considered only the first five generations of selection. Alleles fixation increased along the twenty generations no matter which selection method was considered, resulting in an increased inbreeding, a reduction in the additive genetic variance and in the selection limit. Individual selection presented the smallest rates of allele fixation. From the sixth generation on, more unfavorable alleles were fixed by BLUPM than by BLUP, decreasing its efficiency in promoting genetic gains. When selection was based on BLUP, in 20 generations of selection studied, there were no great differences among the different mating systems. Systems that excluded full sibs matings presented the smallest rates of average inbreeding.

1. INTRODUÇÃO GERAL

Há anos tem-se estudado o efeito do tamanho das populações no processo seletivo. Segundo EISEN et al. (1973), vários estudos enfocaram os efeitos do tamanho de população e da intensidade de seleção na resposta direta à seleção para características quantitativas. Populações com tamanhos efetivos reduzidos tendem a decrescer a resposta à seleção, sendo que estas observações podem ser atribuídas à oscilação genética.

A resposta à seleção para uma única característica depende da variabilidade genética, intervalo de geração, intensidade de seleção, tamanho efetivo da população e acurácia da seleção. Dentre estes fatores o tamanho efetivo da população tem maiores conseqüências. A curto prazo, a resposta à seleção é influenciada pelo diferencial de seleção, pela depressão endogâmica e pela redução na variância genética atribuída à oscilação genética. A longo prazo, a resposta à seleção é influenciada pelo limite da seleção e pela utilização de novas variações originadas por mutação. Em pequenas populações, oscilação genética é importante fonte de variação entre linhas (AGGREY et al., 1995).

Alguns autores, como MEUWISSEN e WOOLLIAMS (1994), chamam atenção para o fato de que novos métodos têm sido desenvolvidos, em melhoramento animal, para se incrementar o ganho genético, por exemplo o BLUP e os núcleos MOET. Entretanto, as taxas de endogamia são freqüentemente aumentadas concomitantemente. Este fato é mais intenso,

principalmente em pequenas populações, como no caso dos núcleos MOET e de pequenos núcleos para conservação genética (MEUWISSEM, 1989).

Neste contexto, vale enfatizar que o primeiro impacto da endogamia é a perda de alelos atribuída à oscilação genética, a qual é diretamente proporcional aos níveis de endogamia (MUIR, 2000).

Grande número de procedimentos tem sido desenvolvido para prever o valor genético dos animais. Entretanto, aplicações destes a dados coletados a campo, podem produzir erros de avaliação quando as informações de pedigree contêm erros e os procedimentos utilizados levam em consideração informações de parentes.

Assim, com o desenvolvimento destas técnicas de avaliação genética, as relações de parentesco passaram a ser importantes para a estimação dos valores genéticos dos animais. A importância das relações de parentesco se tornou ainda maior com o desenvolvimento do BLUP sob modelo animal que, ao utilizar as informações de diversos parentes de um indivíduo, prediz o valor genético com maior acurácia. Entretanto, esta metodologia requer informações corretas de parentesco entre os animais, e erros de pedigree podem conduzir a erros na avaliação do mérito genético dos animais.

Vários trabalhos têm mostrado que a utilização de informações de pedigree incorretas leva à avaliação genética menos acurada e ao progresso genético menor que o possível.

Neste sentido, métodos que permitam melhor estimação do relacionamento genético entre os animais, como por exemplo a utilização de marcadores moleculares na avaliação da similaridade genética e parentesco, seriam de grande interesse.

Diante dos grandes avanços técnico-científicos na área de genética, principalmente nas duas últimas décadas, o uso de marcadores moleculares na análise da diversidade genética tem se tornado bastante comum. Entre as técnicas utilizadas para detectar marcadores moleculares podem ser citados: RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*), Microsatélites (SSR - *Simple Sequence Repeat*), AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), SAMPL (*Selective Amplification of Microsatellite Polimorphic Loci*), RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*) e Minissatélites.

Recentemente tem-se estudado a possibilidade de se utilizar informações de similaridade genética, via marcadores moleculares, para substituição das informações de parentesco, via genealogia, na metodologia de modelos mistos, como por exemplo nos trabalhos de EUCLYDES (1996) e SILVA FILHO (2001).

Assim, este trabalho teve como objetivos gerais:

- 1) Avaliar o efeito da oscilação genética em populações sob seleção com diferentes tamanhos efetivos;
- 2) Avaliar a importância dos marcadores moleculares no cálculo da matriz de similaridade genética;
- 3) Comparar o BLUP obtido de forma usual, matriz de parentesco calculada por meio dos coeficientes de parentesco, e o BLUP utilizando a matriz de similaridade genética calculada por meio da utilização de marcadores moleculares.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Oscilação genética

Em grandes populações sob acasalamento ao acaso e na ausência de mutação, migração e seleção, as frequências gênicas e genotípicas permanecem constantes geração após geração. Entretanto, em pequenas populações, as frequências gênicas flutuam aleatoriamente ao longo das gerações, como resultado da amostragem de gametas. Estas mudanças aleatórias constituem o processo dispersivo ou oscilação genética.

Nas populações sob acasalamento ao acaso o processo de oscilação genética é bem entendido, o que não acontece quando se consideram linhas sob seleção (SORENSEN e KENNEDY, 1983).

Esta oscilação genética é a mudança ao acaso da frequência gênica e ocorrerá se não sofrer oposição de nenhum dos processos sistemáticos (FALCONER, 1981). A mudança na frequência gênica resultante da amostragem ocorre ao acaso e seu efeito é a dispersão das frequências gênicas entre as linhas, ou seja, as linhas tornam-se diferentes em frequências gênicas, sem que a média da população como um todo se altere.

A oscilação genética é um dos fatores que governa a evolução molecular e têm implicações na taxa e no tempo para fixação de genes vantajosos e deletérios (CROW e KIMURA, 1970, KIMURA, 1983,).

Há dois modos diferentes de encarar o processo dispersivo e de deduzir suas consequências. Pode-se considerá-lo como processo amostral e

descrevê-lo em termos de variância de amostragem ou considerá-lo como processo de endogamia e descrevê-lo em termos de mudanças genotípicas resultantes de acasalamientos entre indivíduos aparentados.

A endogamia, inevitável em populações muito pequenas, causa redução da heterozigose da população e aumento da proporção de homozigotos.

2.2. População idealizada e tamanho efetivo da população

As conseqüências da oscilação genética em populações sob acasalamento ao acaso são estudadas em uma população ideal que apresenta um número grande de condições restritivas em relação à estrutura de acasalamento das populações, que dificilmente são encontradas em populações reais. A conexão entre as populações reais e a população ideal, nos estudos dos processos dispersivos, é feita pelo tamanho efetivo da população (FALCONER, 1981). A descrição do processo dispersivo por meio da variância da frequência gênica ou da taxa de endogamia é feita transformando-se o número observado de indivíduos que se acasalam em número efetivo, também chamado de tamanho efetivo da população (FALCONER, 1981).

Segundo CABALLERO (1994), a forma pela qual o processo dispersivo pode ser estudado, da maneira mais simples possível, pode ser encontrada em "*Wright-Fisher idealized population*" (Fisher, 1930, Wright, 1931).

O tamanho efetivo da população é chave no processo evolutivo e na genética quantitativa, pois fornece medida da taxa de oscilação genética e endogamia de uma população (CABALLERO, 1994).

Várias situações podem reduzir o tamanho efetivo das populações, entre eles pode-se citar o número diferente de machos e fêmeas por geração, o número desigual de indivíduos em gerações sucessivas e a distribuição não ao acaso do tamanho da família (FALCONER, 1981, SILVA, 1993, CABALLERO, 1994).

Com relação aos diferentes números de macho e fêmeas, fato muito comum nos sistemas atuais de produção animal, o número efetivo (N_e) pode ser obtido por $\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$ ou $N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$, de acordo com (Wright, 1931) citado por FALCONER (1981), em que N_m e N_f são os números de machos e fêmeas, respectivamente. Sendo o aumento da endogamia obtido pela expressão $\Delta F = \frac{1}{2N_e} = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}$. O efeito da relação entre o número de machos e fêmeas, por geração, no tamanho efetivo da população, é exemplificado por KINGHORN et al. (1999) e mostrado no Quadro 1.

Quadro 1 - Diferentes números de machos e fêmeas por geração e os correspondentes tamanhos efetivos das populações

Machos por geração	2	2	2	5	20	1
Fêmeas por geração	2	20	200	200	200	∞
N_e	4	7,3	7,9	19,5	72,7	4

Fonte: Quantitative Genetics for new technologies in animal breeding (Course Notes)

De acordo com MUIR (2000), entre os principais fatores que influem na resposta à seleção, além do tamanho efetivo da população, estão a acurácia da seleção e a intensidade de seleção. Frequentemente, a teoria indica que a resposta ótima à seleção pode ser obtida maximizando estes fatores. Infelizmente, com limitados recursos, nem todos os fatores podem ser maximizados simultaneamente. Por exemplo, aumento na intensidade de seleção provoca decréscimo no tamanho efetivo da população e resulta em decréscimos na resposta à seleção. Da mesma forma, aumento na acurácia da seleção pelo uso de índices de família ou BLUP também reduz o tamanho

efetivo da população e resulta em um aumento mais rápido na taxa de endogamia (QUINTON et al., 1992 e QUINTON e SMITH, 1995).

2.3. Oscilação genética e seleção

Há anos tem-se estudado o efeito do tamanho das populações no processo seletivo. Segundo EISEN et al. (1973), vários estudos têm focado os efeitos do tamanho de população e da intensidade de seleção na resposta direta à seleção para características quantitativas. Populações com tamanhos efetivos reduzidos tendem a decrescer a resposta à seleção (Tantawy, 1956, Frankham et al., 1968, Rumball e Rae, 1968, Hanrahan et al., 1973), sendo que estas observações podem ser atribuídas à oscilação genética (Kerr e Wright, 1954, Robertson, 1960 e 1961).

A resposta à seleção para uma única característica depende da variabilidade genética, intervalo de geração, intensidade de seleção, tamanho efetivo da população e acurácia da seleção. De todos estes fatores, o tamanho efetivo da população tem maiores consequências. A curto prazo, a resposta à seleção é influenciada pelo diferencial de seleção, pela depressão endogâmica e pela redução na variância genética atribuída à oscilação genética. A longo prazo, a resposta à seleção é influenciada pelo limite de seleção e pela utilização de novas variações originadas por mutação. Em pequenas populações, oscilação genética é importante fonte de variação entre linhas (AGGREY et al., 1995).

FALCONER e MACKAY (1996) citam que a resposta genética a um ciclo de seleção para características quantitativas é função da acurácia de seleção, da intensidade de seleção e da variância genética aditiva na população. Entretanto, como citado por WEI et al. (1996), para seleção a longo prazo, em pequenas populações, outros fatores como oscilação genética, desequilíbrio gamético, variância mutacional, tamanho efetivo de população, estrutura da população e estratégia de seleção devem ser incorporados para prever a resposta acumulada da seleção.

ROBERTSON (1960) desenvolveu uma teoria de limite de seleção utilizando seleção massal. Porém, não considerou que a variância aditiva é

reduzida pela seleção em função do desequilíbrio gamético, chamado “efeito Bulmer” BULMER (1971). A longo prazo, para se predizer a resposta, os efeitos do desequilíbrio gamético e da oscilação genética na variância aditiva devem ser considerados simultaneamente.

WEI et al. (1996) citam que o índice de seleção e o BLUP sob modelo animal, que usam grande número de informações, são formalmente os métodos que levam a maior resposta à seleção. Assumindo pequena população, WRAY e HILL (1989) computaram respostas assintóticas (taxa de resposta constante) após considerar o efeito “Bulmer” para vários esquemas de índice de seleção. DEKKERS (1992) e VILLANUEVA et al. (1993) estenderam a teoria para a seleção com base nos valores genéticos preditos pelo BLUP. Esses trabalhos, entretanto, não consideraram a redução na resposta à seleção atribuída ao pequeno tamanho das populações. Em populações sob seleção, o tamanho efetivo pode ser predito dependendo dos métodos de seleção e dos esquemas de acasalamento.

A intensidade de seleção também é fator que depende do tamanho da população. Para a mesma proporção selecionada, a intensidade de seleção é reduzida quando existem pequenos números de famílias e quando há crescimento da correlação entre a predição dos valores genéticos individuais, particularmente com seleção de família. A longo prazo a intensidade de seleção influi na resposta direta e indiretamente por meio da influência do tamanho efetivo da população e do efeito Bulmer, particularmente para seleção intensa, baixa herdabilidade e para os métodos índice de seleção e BLUP (HILL 1985; MEUWISSEN 1990).

De acordo com WEY (1996), a seleção individual, o índice de seleção e a seleção com base nos valores genéticos preditos pelo BLUP diferem na acurácia, na qual os valores genéticos individuais são preditos. A curto prazo, a maior acurácia aumenta a resposta da seleção mas, em função da seleção de maior número de indivíduos da mesma família, também aumenta a taxa de endogamia, de forma que isto reduz a resposta à seleção. A longo prazo, todos esses métodos alcançam máxima resposta sem contudo otimizá-la. BELONSKY e KENNEDY (1988) concluíram que o BLUP alcança maior resposta que a seleção individual para dez gerações de seleção porque o aumento da acurácia na seleção pelos valores genéticos preditos pelo BLUP é

mais importante que a redução no tamanho efetivo da população. VERRIER et al. (1993), usando diferentes tamanhos de população, mostraram que a seleção individual possui maior resposta que o BLUP se a população é pequena.

KENNETH (1989), em trabalho para verificar o efeito da seleção a longo prazo em ratos, observou que o tamanho efetivo (N_e) influi no limite da seleção. A redução do limite da seleção é consequência da depressão endogâmica e dos efeitos da oscilação genética, levando a perdas de alelos desejáveis. EISEN (1975) observou que a contribuição para o declínio na resposta à seleção para ganho pós-desmama foi aproximadamente a mesma para depressão endogâmica e para os efeitos da oscilação genética; já Kownacki (1979), citado por KENNETH (1989), depois de 16 gerações de seleção, observou que a depressão endogâmica foi mais importante que a oscilação na redução da resposta à seleção para ganho pós-desmama. Não há experimentos deste tipo disponíveis para características como tamanho de ninhada, a qual tem um grande componente genético não-aditivo. Espera-se que a depressão endogâmica tenha maior efeito na redução do limite de seleção para tamanho de ninhada que para peso corporal (EISEN, 1980).

MEUWISSEN e WOOLLIAMS (1994) chamam atenção para o fato de que novos métodos têm sido desenvolvidos, em melhoramento animal, para se aumentar o ganho genético, por exemplo o BLUP e os núcleos MOET. Entretanto, para estes métodos, as taxas de endogamia são aumentadas concomitantemente, de modo mais intenso em pequenas populações, como no caso dos núcleos MOET e de pequenos núcleos para conservação genética. MEUWISSEM (1989), trabalhando com simulação em gado de leite durante 10 gerações de seleção, considerando tamanho efetivo de população (N_e) pequeno (10 animais), observou, para esta condição extrema, que dobrando o N_e já era suficiente para aumentar a taxa de ganho em, aproximadamente, 6,5%.

No Brasil, FARIA et al. (2001 a, b, c, d, e, f e g), estimando o tamanho efetivo em diversas raças bovinas, observaram grande aumento na variância do número de progênie por reprodutor, refletindo o uso intenso de poucos reprodutores. Logicamente, o uso intensivo de poucos reprodutores é o

principal fator que causa aumento da variância do número de progênie, culminando na redução drástica do tamanho efetivo das populações. Os principais resultados destes trabalhos são resumidos no Quadro 2.

Quadro 2 - Número de reprodutores com média e variância de progênie e tamanhos efetivos no período de 1994 a 1998

Raça	Número de Reprodutores	Número de progênie por reprodutor		Tamanho Efetivo
		Média	Variância	
Nelore	10.420	51,50	140.913,84	34
Nelore Mocho	3043	41,37	24.524,71	47
Gir	998	21,15	1020,53	430
Gir Mocho	219	16,14	1.615,79	53
Tabapuã	752	48,67	8.264,56	38
Guzerá	896	30,94	2.290,73	166
Indubrasil	229	15,51	417,24	223

2.4. Parentesco entre animais

As primeiras tentativas de se medir o grau de semelhança entre diferentes tipos de parentes foram feitas, no fim do século XIX, por Francis Galton e seus colaboradores. Na realidade, os coeficientes de correlação e muitos outros métodos estatísticos, agora usados para outros fins, foram por eles criados para aquela finalidade.

O parentesco entre dois indivíduos é a probabilidade de que, devido à sua relação de descendência, eles tenham mais genes iguais do que membros não aparentados da mesma população. A semelhança genética média entre animais tomados ao acaso na população é o ponto zero na escala em que se mede o parentesco. O parentesco médio não significa absolutamente dessemelhança em cada gene, do mesmo modo que o zero no termômetro não significa a temperatura mais fria, ou o nível do mar não significa a menor altitude.

Alguma importância tem sido dada à questão de qual deve ser a população usada como base ou ponto zero para a medição do parentesco. Quando se consideram questões evolucionárias, a população poderia ser logicamente a espécie toda ou mesmo um grupo maior de alguma data extremamente remota. Contudo, ao se aplicar a idéia de parentesco a animais individuais ou rebanhos, nunca se leva a população base a gerações remotas. A população mais conveniente a ser usada, como base nos problemas de melhoramento animal, com pedigrees individuais conhecidos, é em geral a raça em data usualmente não além de quatro ou seis gerações para trás (LUSH, 1964).

O coeficiente de co-ascendência de Malecot (r_{xy}) e o coeficiente de parentesco de Wright (R_{xy}) são os métodos utilizados para calcular o parentesco entre os animais. Pode-se obter os coeficientes de parentesco de diversos indivíduos, mas é importante definir uma medida de semelhança genética mais aplicável na prática, denominada *Relação Genética Aditiva*. Esta é definida como sendo duas vezes o coeficiente de co-ascendência de Malecot (r_{xy}) ou como sendo igual ao numerador do coeficiente de parentesco de Wright (R_{xy}), sendo representada por a_{xy} . Logo $a_{xy} = 2r_{xy}$, a_{xy} = numerador de R_{xy} e $2r_{xy}$ = numerador de R_{xy} .

A matriz de parentesco para um grupo de animais é definida como a matriz cujos elementos fora da diagonal são iguais ao numerador do coeficiente de parentesco de Wright (1922), entre o i-ésimo e j-ésimo animal. Já os elementos da diagonal são iguais a $1 + F_i$, onde F_i é o coeficiente de endogamia do i-ésimo animal.

2.5. Informação correta de parentesco e o melhoramento genético animal

Segundo HENDERSON (1975), a acurácia da predição dos valores genéticos pode ser melhorada pela utilização de todas as informações de parentesco entre os animais que estão sendo avaliados. A metodologia de modelos mistos para obtenção do BLUP utiliza a matriz do numerador do

coeficiente de parentesco, que inclui todas as informações de parentes disponíveis. O uso da matriz completa do numerador do coeficiente de parentesco é um dos pontos que faz com que a seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP apresente superioridade sobre outros métodos de seleção, especialmente para características de baixa herdabilidade, em que o BLUP enfatiza as informações de parentes em detrimento às informações do próprio indivíduo. Esta superioridade pode ser verificada nos trabalhos de BELONSKY e KENNEDY (1988), KEELE et al. (1988), SORENSEN (1988), LONG et al. (1990), MABRY e SEE (1990), KUHLEERS e KENNEDY (1992), QUINTON et al. (1992), ROBINSON et al. (1989), VERRIER et al. (1993), JEYARUBAN et al. (1995), EUCLYDES (1996) e CARNEIRO (1998).

Assim, com o desenvolvimento destas técnicas de avaliação genética, as relações de parentesco passaram a ser importantes para a predição dos valores genéticos dos animais. A importância das relações de parentesco se tornou ainda maior com o desenvolvimento do modelo animal que, utilizando as informações de diversos parentes de um indivíduo, prediz o valor genético com maior acurácia. Entretanto, a utilização desta metodologia requer informações corretas de parentesco entre os animais, e erros nestas informações conduzem a erros na avaliação do mérito genético dos animais.

A precisão na estimativa da matriz de parentesco pode ser comprometida por erros de pedigree. Sabe-se que erros de paternidade ocorrem nas diversas espécies e que suas causas são muito variadas, incluindo desde erros nas anotações, problemas decorrentes do manejo até causas intencionais. Segundo RON et al. (1996), estes erros em bovinos de vários países europeus têm variado de 1,3 a 23%. Esses mesmos autores, em trabalho desenvolvido em Israel, apresentaram estudo avaliando o impacto da identificação incorreta de paternidade sobre a produção animal. Segundo este estudo, numa população de 100.000 vacas leiteiras, na qual a porcentagem de erros de paternidade nos pedigrees fosse de 5%, a redução no progresso genético deveria ser da mesma magnitude. Considerando o preço do leite em US\$0,10 dólar por quilograma, a perda genética anual nominal seria de 500.000 Kg de leite ou US\$ 50.000,00 dólares.

No Brasil, em trabalho realizado por OLIVEIRA (1994) com tipagem sangüínea, observou-se que havia erros na identificação de 26,72% dos pais e

10,94% das mães. ROSA et al. (1997) efetuaram teste de paternidade, usando marcadores genéticos RFLP (Kapa-caseína - KpCn, β -lactoglobulina - β LG e hormônio de crescimento - GH) e os microssatélites (IGF I, INRA-006, CSFM-50 e BM-1224), sendo avaliados 63 animais da raça Nelore, não aparentados em primeiro grau, provenientes de 23 rebanhos. Observaram que de 13 famílias (touro/vaca/progênie), duas ($\approx 15\%$) acusaram erro de identificação.

O prejuízo causado por este tipo de erro é exemplificado de forma bastante simples por BERGMANN (1994). Estes erros reduzem o ganho genético, devido à seleção de touros errados e à diminuição na acurácia das avaliações genéticas (VAN VLECK, 1970 a e b; GELDERMAN et al., 1986). LONG et al. (1990), que trabalharam com uma geração de seleção, comparando a seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP com outros métodos de seleção, na presença de erros de pedigree, observaram vantagens nos ganhos genéticos esperados do BLUP sem erros de pedigree sobre a seleção individual de 30,8, 22,0 e 7,2%, para as herdabilidades 0,13, 0,18 e 0,53, respectivamente. Em relação ao BLUP sem erros de pedigree, o BLUP com 20% de erro apresentou reduções de 12,4, 9,3 e 3,8% nos ganhos genéticos esperados para as herdabilidades 0,13, 0,18 e 0,53, respectivamente.

CARNEIRO (1998), trabalhando com populações simuladas durante 10 gerações de seleção, comparando o BLUP com vários níveis de erros de pedigree com o BLUP correto (0% de erro de pedigree) e com a seleção individual, verificou, para característica com herdabilidade 0,10, redução média em ganho genético por geração, em relação ao BLUP com 0% de erro, de 8,9, 5,3, 4,1 e 1,5 para os níveis de 20, 15, 10 e 5% de erros, respectivamente.

Em trabalho realizado com gado leiteiro, ISRAEL e WELLER (2000) mostraram que o ganho genético anual sofre redução de 4,3%, quando os erros de pedigree são da ordem de 10%.

Outra fonte de erro na estimativa da matriz de parentesco é a utilização de touros múltiplos. O emprego de touros múltiplos, em sistemas de cobertura natural, é prática muito comum, sobretudo em criações extensivas, (HENDERSON, 1988, FAMULA, 1992 e 1993, TROVO, 1996). Entretanto, as técnicas adotadas para análise de dados provenientes de rebanhos que fazem uso de lotes de acasalamentos com touros múltiplos têm se mostrado menos

eficientes que aquelas com lotes de touros únicos (BLUP correto), como pode ser observado no trabalho de KERR et al. (1994).

PENNA et al. (1998) citam que além de afetar a eficiência dos programas de melhoramento, os erros de genealogia podem influir na credibilidade e valor comercial desses programas. Assim, a obtenção do grau de parentesco mais acurado, de cada animal avaliado, torna-se componente precioso na predição dos valores genéticos.

De forma prática, pode-se dizer que o conhecimento do grau mais acurado do parentesco entre os animais seria muito útil e permitiria: identificação da genealogia de animais oriundos de monta não controlada com lotes de vários reprodutores; diminuição nos erros de genealogia permitindo melhor avaliação genética dos animais; aumento nos ganhos genéticos, visto que os erros de genealogia conduzem à redução na acurácia das avaliações dos animais bem como na intensidade de seleção e aumento nos lucros atribuído a melhor identificação dos reprodutores, decorrente principalmente do maior ganho genético que pode ser obtido.

2.6. Marcadores moleculares na avaliação da diversidade genética e parentesco

O início do século XXI vive momento extraordinário de avanços técnico-científicos em várias áreas da ciência. O conhecimento genético é uma das áreas em que o aumento tem sido peculiarmente notável, principalmente nas duas últimas décadas.

FERREIRA (2001) faz discussão básica de algumas técnicas moleculares recentes que têm sido aplicadas, principalmente, na análise de diversidade genética de indivíduos ou populações. Essas técnicas podem também vir a serem utilizadas, com frequência, para avaliar a relação de parentesco, a similaridade genética entre indivíduos, para cálculo da percentagem de alelos idênticos por descendência e em estudos filogenéticos.

O conteúdo informativo de uma técnica molecular, como será visto, permite diferenciar cada técnica quanto à sua maior ou menor adequabilidade a certas análises. Outra característica importante na adequação das técnicas a diferentes análises é a acessibilidade ao usuário. Neste caso, leva-se em consideração fatores como custo, trabalho exigido (mão-de-obra) e rapidez dos ensaios. Os locos analisados por estas técnicas constituem-se em marcas, pontos de referência no genoma, e por serem detectados por técnicas moleculares, são geralmente conhecidas como locos de marcadores moleculares. Em geral, espera-se que um ensaio de marcador molecular possua alto conteúdo informativo, sendo capaz de:

- a) discriminar diferentes alelos em um loco;
- b) amostrar o genoma em vários locos ao mesmo tempo (capacidade multiplex);
- c) detectar polimorfismo no maior número possível de locos ao mesmo tempo, em uma única reação.

O conteúdo informativo de uma técnica é alto quando maior número de alelos for distinguível naquele loco, quando a técnica permitir a análise de vários locos ao mesmo tempo e quando em única reação a proporção de locos polimórficos for alta. A técnica é considerada altamente acessível quando o custo, a rapidez e o trabalho envolvidos na obtenção de cada dado são baixos.

Entre as técnicas utilizadas para detectar marcadores moleculares podem ser citados: RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*), Microsatélites (SSR - *Simple Sequence Repeat*), AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), SAMPL (*Selective Amplification of Microsatellite Polimorphic Loci*), RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*) e Minissatélites.

MANNEN, et al. (1993) desenvolveram trabalho para avaliar a relação entre o coeficiente de parentesco e a similaridade genética, usando DNA *fingerprinting* em gado Japonês. Foi proposto novo método para avaliar locos de minissatélites heterozigotos e homozigotos. A similaridade genética por DNA *fingerprinting* foi estimada por dois métodos: *band sharing* (BS – compartilhamento de bandas) e um novo método de avaliação chamado

genetic similarity (GS – similaridade genética). Regressão linear do coeficiente de endogamia (y) nos níveis de BS (x_1) e GS (x_2) levou às equações $\hat{y} = 0,049 + 0,684x_1$ e $\hat{y} = -0,206 + 1,149x_2$, com coeficiente de correlação de 0,631 e 0,813, respectivamente. Isto sugeriu que a técnica de DNA *fingerprinting* poderá ser usada para estimar o coeficiente de parentesco não somente em gado, como também em outras espécies.

KUHNLEIN et al. (1989) usaram DNA *fingerprinting* para determinar distância entre linhas de aves. Utilizaram de 25 a 35 minissatélites, contendo fragmentos de DNA, por ave. Comparações do padrão de banda da progênie com seus pais revelaram que as bandas foram herdadas como característica genética estável. A variabilidade do padrão de DNA *fingerprinting* foi reduzida em linhagens consanguíneas. O DNA *fingerprinting* de aves em 5 populações bem definidas com relacionamento genético conhecido foi analisado e índices de distância genética foram computados. Esses índices refletiram corretamente o histórico dessas linhas, indicando que o DNA *fingerprinting* pode ser boa ferramenta para caracterizar o relacionamento genético entre diferentes populações da mesma espécie.

MARTINEZ e VUKASINOVIC (2000) estenderam o método de Haseman e Elston (1972) para obtenção de um algoritmo para cálculo da proporção de genes idênticos por descendência. O método de Haseman e Elston (1972) assume que a diferença no valor fenotípico da característica entre dois irmãos é menor quando eles têm grande proporção de genes idênticos por descendência (IBD), que influenciam a característica. Geralmente o valor real da proporção IBD não é conhecido, mas pode ser estimado. Haseman e Elston (1972) usaram o método Bayesiano para estimar a proporção de IBD (p) entre irmãos completos, quando o genótipo dos irmãos e dos pais eram conhecidos. Esses autores propuseram também algoritmo para calcular p em famílias de irmãos completos, quando apenas os genótipos dos irmãos eram conhecidos. No trabalho de MARTINEZ e VUKASINOVIC (2000) utilizou-se o algoritmo de Haseman e Elston (1972) para estimar a proporção IBD entre irmãos em famílias de meio-irmãos, em situações nas quais se conhece o genótipo de todos os indivíduos da família, apenas dos meio-irmãos e do pai ou apenas dos meio-irmãos.

GILBERT et al. (1991) usaram análise de DNA *fingerprinting* em leões, avaliando a ascendência, diversidade genética e parentesco. Variação de minissatélites foi usada para quantificar a extensão da variação genética em várias populações que diferem no seu histórico e nos níveis de endogamia. A ascendência, maternal e paternal, foi acessada para 78 filhotes, permitindo o acesso preciso do parentesco entre 200 leões. A extensão do fragmento de restrição de DNA compartilhado entre leões foi empiricamente calibrado com o coeficiente de parentesco (r) em duas diferentes populações que tinham distintas histórias demográficas. Os resultados sugerem que as estimativas obtidas para diversidade genética relativa, ascendência e parentesco individual podem ser encontradas utilizando minissatélites.

Segundo ALMEIDA et al. (2000), microssatélites ou repetições curtas em tandem (STRs), que são marcadores moleculares de relativa abundância no genoma e apresentam alto grau de polimorfismo, constituem numa excelente ferramenta para a caracterização de populações. Nesse trabalho, estimaram a variabilidade genética de quatro microssatélites (BMS3013, BMS3004, HEL10 e TGLA122) em rebanho híbrido de bovinos brasileiros, com os objetivos de verificar o efeito do cruzamento e das práticas seletivas na composição genética do rebanho e avaliar as relações genéticas destes animais com outras populações bovinas mundiais. Verificou-se baixa diversidade no microssatélite BMS3013, mas alta nos BMS3004, HEL10 e TGLA122. No TGLA122 dois alelos novos estão sendo descritos pela primeira vez. É possível que esses genes sejam característicos de Zebu, uma vez que não ocorrem em outras raças taurinas investigadas até o momento. Baixa diversidade interpopulacional foi observada entre as populações taurinas e os agrupamentos obtidos nas filogenias baseadas no TGLA122 foram coerentes com a origem geográfica dos rebanhos. Assim, apesar do TGLA122 ser altamente polimórfico e apresentar altos níveis de diversidade intrapopulacional, ele é um marcador muito eficiente para construção de filogenias bovinas.

YANG et al. (1999) avaliaram a variação de microssatélites em 5 raças de cabras chinesas usadas para produção de carne. Freqüências alélicas, heterozigosidade, conteúdo de informação polimórfica e número efetivo de alelos foram calculados. O método do vizinho mais próximo foi utilizado com a

distância de Nei. O relacionamento genético das cinco raças concordou com as evidências relativas à sua história e origem geográfica, obtidas previamente.

VIERLING et al. (1994) utilizaram dados de RFLP e RAPD e calcularam coeficientes de Jaccard (1908) e Nei (1978) para todas possíveis combinações de linhas. Esse estudo tinha os objetivos de investigar a diversidade genética por RFLP e RAPD em linhas de sorgo e comparar similaridades com base em marcas moleculares com o relacionamento de pedigree. Os fenogramas gerados usando a matriz dos coeficientes de Jaccard, derivados dos dados de RFLP, foram aqueles que apresentaram maior similaridade com o dendograma de pedigree. Ambos fenogramas, UPGMA e usando método do vizinho mais próximo, agruparam as linhas em dois grupos bastante distintos que corresponderam ao relacionamento do pedigree. Nenhum fenograma gerado pelos dados de RAPD foi similar ao dendograma do pedigree. Nesse estudo, as análises indicam que os dados de RFLP foram mais informativos que os dados de RAPD.

SILVA FILHO (2001) cita que uma das opções para se predizer o comportamento de uma combinação híbrida, ainda que não realizada, é o método da melhor predição linear não-viesada (BLUP). Essa metodologia utiliza informações de parentesco, via genealogia, ou de similaridade genética, via marcadores moleculares, que auxiliam na melhoria das predições dos cruzamentos. O trabalho objetivou a aplicação da metodologia BLUP na predição de cruzamentos dialélicos pelo método 2 de Griffing, avaliados na geração F_2 , na cultura do feijoeiro. Foram utilizados 12 genitores e avaliados 62 cruzamentos dos 66 possíveis. Foi proposto estimador para a similaridade entre gerações F_2 a partir do polimorfismo obtido nos pais via RAPD. Utilizando o coeficiente de Sorensen-Dice, foram estimadas a matriz de parentesco aditivo entre os genitores, ou seja, para a capacidade geral de combinação, e a matriz de parentesco entre as gerações F_2 dos cruzamentos, para a capacidade específica de combinação, utilizando-se o estimador de similaridade proposto. Os resultados obtidos sugeriram que o BLUP associado à informação de similaridade genética melhorou as predições da capacidade geral de combinação, da capacidade específica de combinação e a classificação das cultivares.

EUCLYDES (1996) utilizou marcadores moleculares multialélicos na construção de matriz de similaridade para substituição de A na metodologia BLUP, objetivando melhor estimativa do grau de parentesco entre os indivíduos da população. Nesse estudo, a matriz de parentesco foi construída usando marcadores moleculares pelas seguintes regras: o parentesco entre pai-filho foi sempre de 0,5, independente de marcadores moleculares e; o parentesco foi calculado pela divisão do número total de alelos coincidentes por duas vezes o número total de locos marcadores, para relações de pelo menos um pai em comum. De forma geral, como mostram os resultados obtidos por EUCLIDES (1996), o BLUP com a matriz de parentesco modificada (BLUP+MAS) comportou-se semelhantemente ao BLUP tradicional.

CAPITULO 1

OSCILAÇÃO GENÉTICA EM POPULAÇÕES SOB SELEÇÃO

1. INTRODUÇÃO

Em grandes populações sob acasalamento ao acaso e na ausência de mutação, migração e seleção, as frequências gênicas e genotípicas permanecem constantes geração após geração. Entretanto, em pequenas populações, as frequências gênicas flutuam aleatoriamente ao longo das gerações, como resultado da amostragem de gametas. Estas mudanças aleatórias constituem o processo dispersivo ou oscilação genética.

Nas populações sob acasalamento ao acaso o processo de oscilação genética é bem entendido, o que não acontece quando se consideram linhas sob seleção (SORENSEN e KENNEDY, 1983).

As conseqüências da oscilação genética em populações sob acasalamento ao acaso são estudadas em uma população ideal que apresenta um número grande de condições restritivas, em relação à estrutura de acasalamento das populações, que dificilmente são encontradas em populações reais. A conexão entre as populações reais e a população ideal nos estudos dos processos dispersivos é feita pelo tamanho efetivo da população (FALCONER, 1981). A descrição do processo dispersivo por meio da variância da frequência gênica ou da taxa de endogamia é feita transformando-se o número observado de indivíduos que se acasalam em número efetivo, também chamado de tamanho efetivo da população (FALCONER, 1981).

Segundo MUIR (2000), entre os principais fatores que influem na resposta à seleção, além do tamanho efetivo da população, estão a acurácia da seleção e a intensidade

de seleção. Frequentemente, a teoria indica que a resposta ótima à seleção pode ser obtida maximizando estes fatores. Infelizmente, com limitados recursos, nem todos os fatores podem ser maximizados simultaneamente. Por exemplo, aumento na intensidade de seleção provoca decréscimo no tamanho efetivo da população e resulta em decréscimos na resposta à seleção. Da mesma forma, aumento na acurácia da seleção pelo uso de índices de família ou BLUP também reduz o tamanho efetivo da população e resulta em um aumento mais rápido na taxa de endogamia (QUINTON et al., 1992 e QUINTON e SMITH, 1995).

Segundo WEI et al. (1996), o índice de seleção e a seleção com base nos valores genéticos preditos pelo BLUP sob modelo animal são formalmente os métodos que levam a maior resposta à seleção. Assumindo pequena população, WRAY e HILL (1989) computaram respostas assintóticas (taxa de resposta constante) após considerar o efeito “Bulmer” para vários esquemas de índice de seleção. DEKKERS (1992) e VILLANUEVA et al. (1993) estenderam a teoria para a seleção pelo BLUP. Esses trabalhos, entretanto, não consideraram a redução na resposta à seleção em função do pequeno tamanho das populações.

MEUWISSEN e WOOLLIAMS (1994) chamam atenção para o fato de que novos métodos têm sido desenvolvidos, em melhoramento animal, para se aumentar o ganho genético, por exemplo o BLUP e os núcleos MOET. Entretanto, para estes métodos, as taxas de endogamia são aumentadas concomitantemente, de modo mais intenso em pequenas populações, como no caso dos núcleos MOET e de pequenos núcleos para conservação genética. E, segundo MUIR (2000), o primeiro impacto da endogamia é a perda de alelos atribuída à oscilação genética, que é diretamente proporcional aos níveis de endogamia.

Estudos recentes realizados no Brasil, estimando o tamanho efetivo de diferentes raças bovinas, têm mostrado tamanhos efetivos baixíssimos.

Assim, os objetivos específicos desse capítulo foram:

- a) Observar a dispersão ocorrida nos valores fenotípicos, atribuída à oscilação genética, em 30 repetições ao longo de 20 gerações de seleção;
- b) Comparar os efeitos da oscilação genética na seleção individual, nos valores genéticos preditos pelo BLUP e pelo BLUP Marcadores em populações com diferentes tamanhos efetivos e sob diferentes sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Simulação dos dados

Os dados utilizados neste estudo foram obtidos a partir do programa de simulação GENESYS (EUCLYDES, 1996), desenvolvido para o compilador FORTRAN. Esse sistema de simulação trabalha em nível de material genético, no qual a expressão de uma característica é determinada pela contribuição de uma série de genes e por efeitos de ambiente.

2.2. Simulação do genoma

Para possibilitar o desenvolvimento deste trabalho foi simulado um genoma constituído de uma característica quantitativa com valor de herdabilidade igual a 0,10. As características desse genoma foram: 200 locos quantitativos polialélicos (8 alelos) cujas frequências iniciais foram simuladas com base na distribuição uniforme e tiveram valor inicial médio de 0,50; os locos foram distribuídos ao acaso em quinze pares de cromossomos autossômicos de tamanhos aleatórios em genoma de dois mil centimorgans de comprimento; foram simulados apenas efeitos aditivos dos locos quantitativos, segundo a distribuição normal; os locos quantitativos não possuíram desvios de dominância nem interações entre si; as frequências gênicas iniciais foram iguais em ambos os sexos; a distribuição matemática usada para a simulação

das frequências iniciais dos locos quantitativos nas populações foi a uniforme, com média de 0,50; utilizou-se três efeitos fixos com 10, 4 e 6 níveis, respectivamente; os efeitos de ambiente não controláveis foram simulados conforme a distribuição normal e; para cálculo da matriz de similaridade genética, por meio de marcadores moleculares, foram utilizados 100 marcadores do tipo microssatélite (SSR - *Simple Sequence Repeat*).

2.3. Simulação das populações

A partir do genoma citado anteriormente, foi simulada uma população-base de 1000 indivíduos (500 machos e 500 fêmeas). A partir dessa população foi construída uma população inicial, pela escolha e acasalamento ao acaso de 10 machos e 100 fêmeas, produzindo cinco descendentes por acasalamento, gerando 500 indivíduos. Em seguida, foram formadas as populações de seleção num total de seis, correspondendo a dois tamanhos efetivos de população e três sistemas de acasalamento praticados entre os reprodutores selecionados para pais da geração seguinte, o que está resumido no Quadro 3.

Quadro 3 - Estrutura das populações sob seleção

Tamanho Efetivo	Sistema de Acasalamento		
	RAA	EIC	EICMI
TE1	TE1-RAA	TE1-EIC	TE1-EICMI
TE2	TE2-RAA	TE2-EIC	TE2-EICMI

TE1 = Tamanho efetivo1, TE2 = Tamanho efetivo 2, RAA = Reprodutores acasalados aleatoriamente, EIC = Exclusão de irmãos completos, EICMI = Exclusão de irmãos completos e meio-irmãos

A seleção foi praticada durante 20 gerações consecutivas, utilizando-se seleção individual - SI, valores genéticos preditos pelo BLUP Clássico – BLUP (melhor preditor linear não-viesado) e valores genéticos preditos pelo BLUP Marcadores – BLUPM (BLUP utilizando matriz de similaridade genética calculada por meio de marcadores moleculares), com 1, 10 e 30 repetições.

Para as populações com tamanho efetivo 1 (TE1), em cada geração, foram escolhidos 5 machos e 50 fêmeas e gerados 5 descendentes por acasalamento, totalizando 250 indivíduos (tamanho efetivo de 18,18). Já para as populações com tamanho efetivo 2 (TE2) foram escolhidos, a cada geração, 20 machos e 100 fêmeas e gerados 5 descendentes por acasalamento, totalizando 500 indivíduos (tamanho efetivo de 66,66).

Para calcular o tamanho efetivo dessas populações utilizou-se a fórmula proposta por Wright (1931), citada por FALCONER (1981):

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$$
, em que N_e = tamanho efetivo da população, N_m = número de machos e N_f = número de fêmeas.

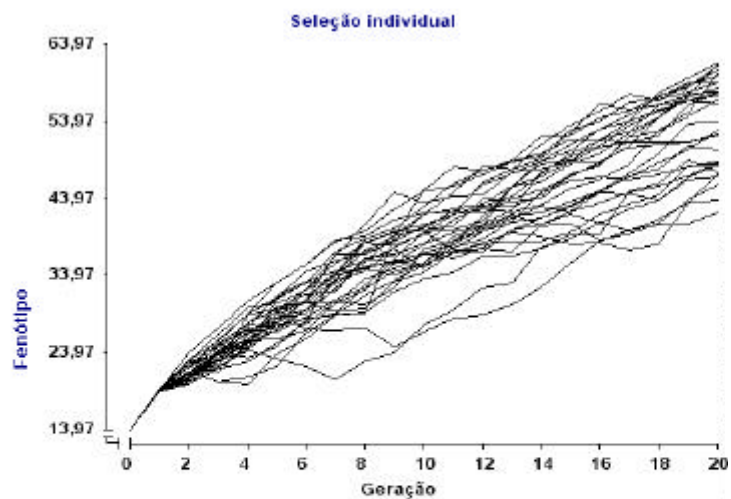
2.4. Parâmetros usados nas avaliações

Para avaliar o efeito da oscilação genética nas diferentes estruturas de populações sob seleção utilizou-se valor fenotípico médio, endogamia média e percentagem de locos fixados desfavoravelmente nos diferentes tamanhos efetivos (TE1 e TE2), números de repetições (1, 10 e 30) e sistemas de acasalamento (RAA, EIC e EICMI).

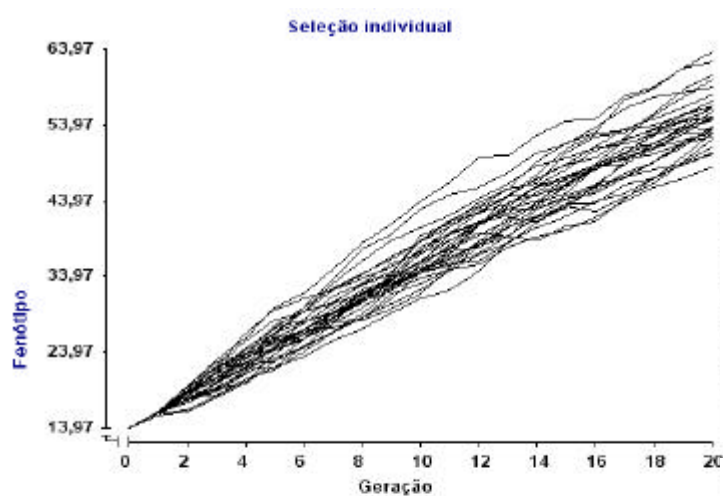
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Oscilação genética

Nas Figuras de 1.1 a 1.9, são apresentados os valores fenotípicos observados ao longo de 20 gerações de seleção, mostrando a dispersão ocorrida em 30 repetições, nos quais foram considerados: a) três métodos de seleção: Seleção individual (SI), seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP Clássico (BLUP) e seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP Marcadores (BLUPM); b) dois tamanhos efetivos de população: população com tamanho efetivo 1 (TE1 = 18,18) e populações com tamanho efetivo 2 (TE2 = 66,66) e; c) três sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados: reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), exclusão de irmãos completos (EIC) e exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI).

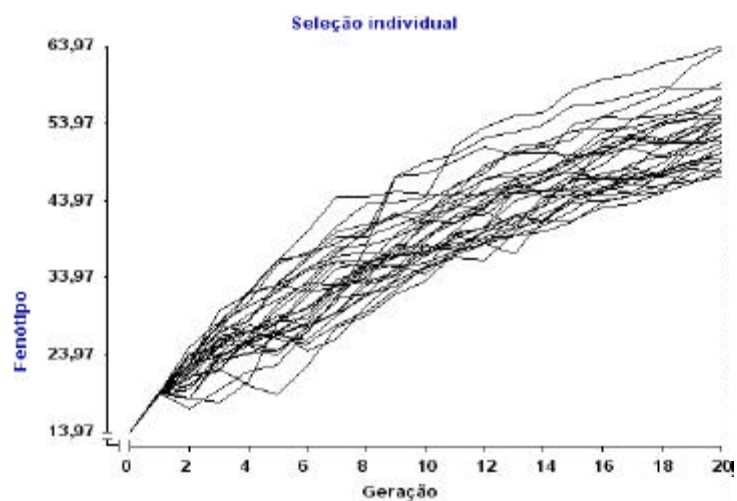


a

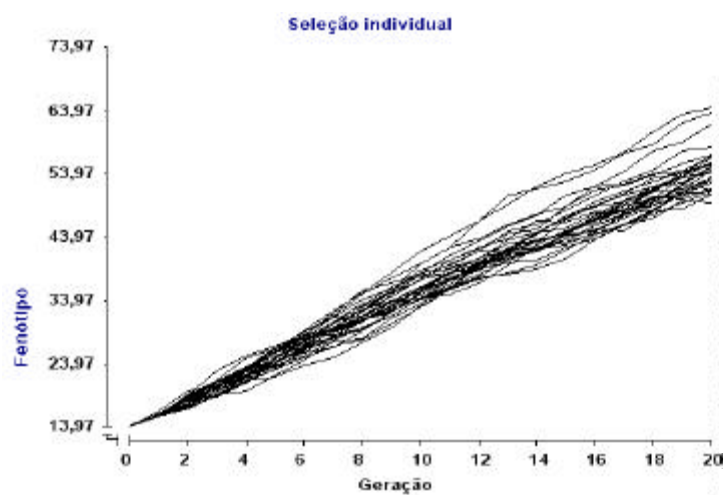


b

Figura 1.1 - Valores fenotípicos observados utilizando SI com reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

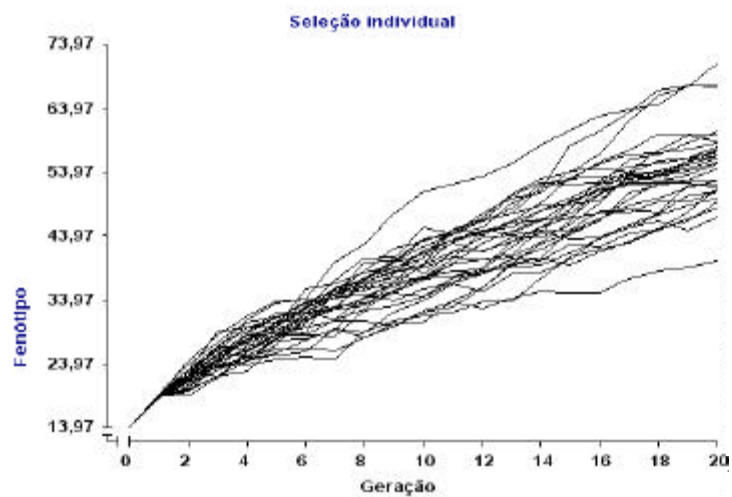


a

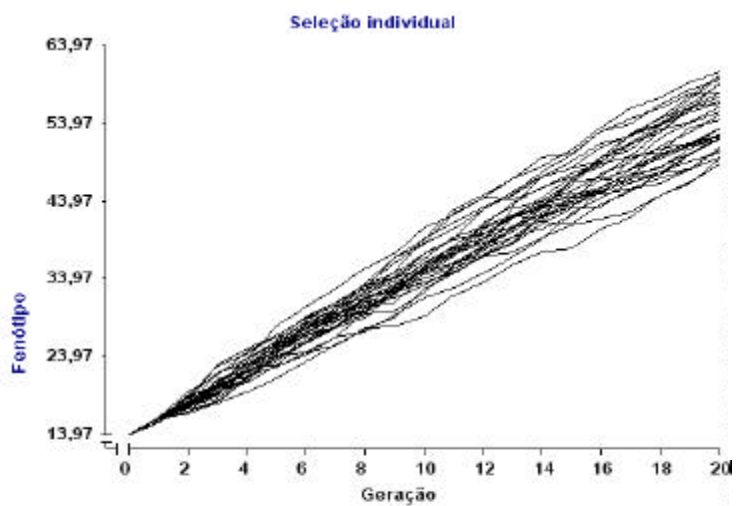


b

Figura 1.2 - Valores fenotípicos observados utilizando SI com exclusão de irmãos completos (EIC), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

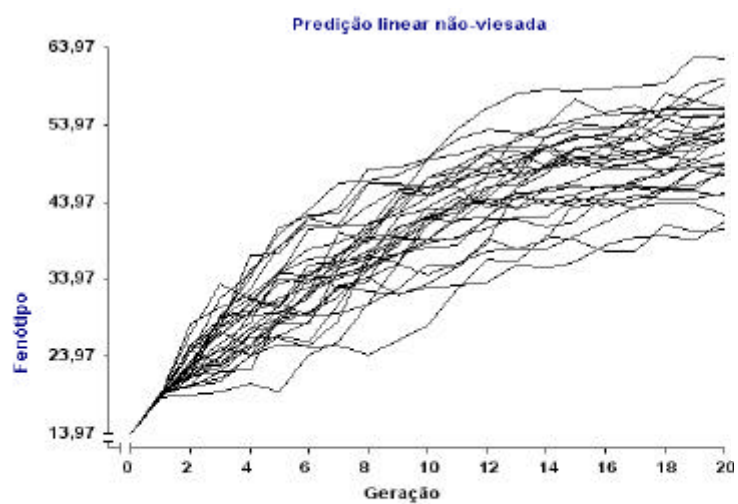


a

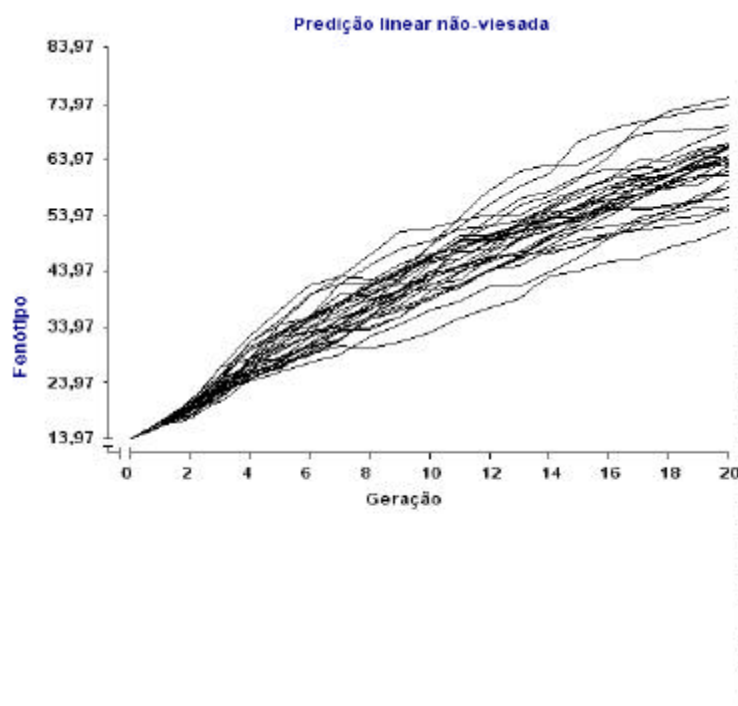


b

Figura 1.3 - Valores fenotípicos observados utilizando SI com exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

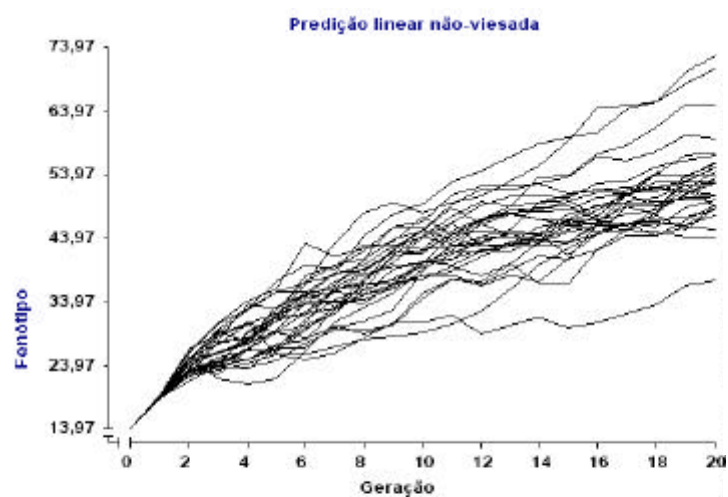


a

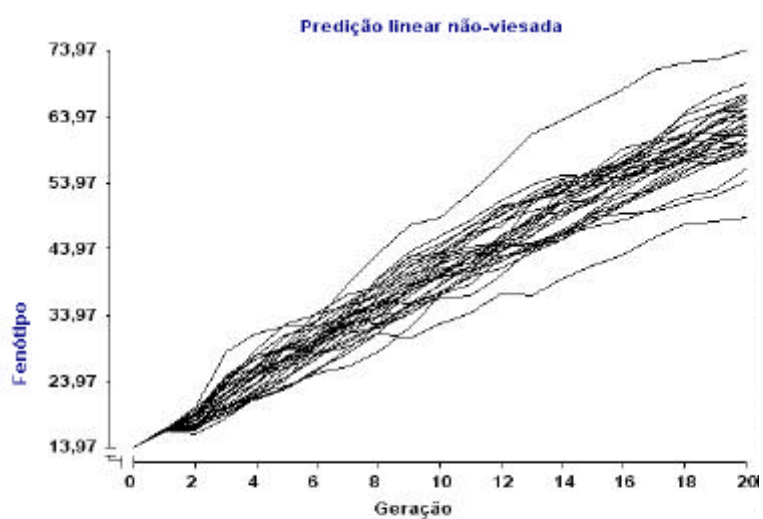


b

Figura 1.4 - Valores fenotípicos observados utilizando BLUP com reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

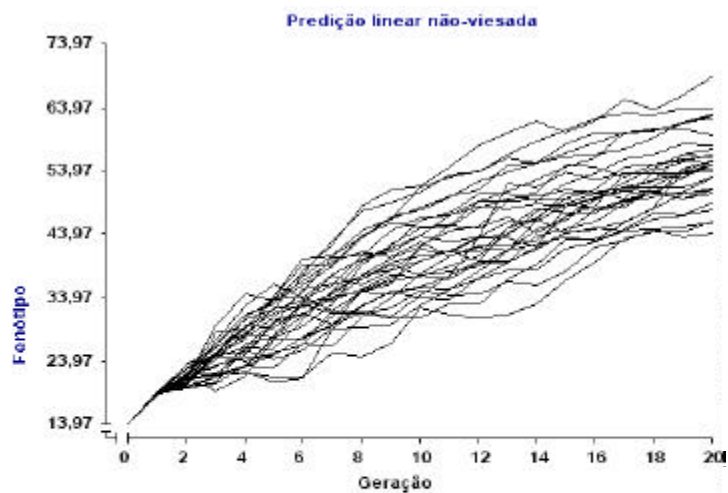


a

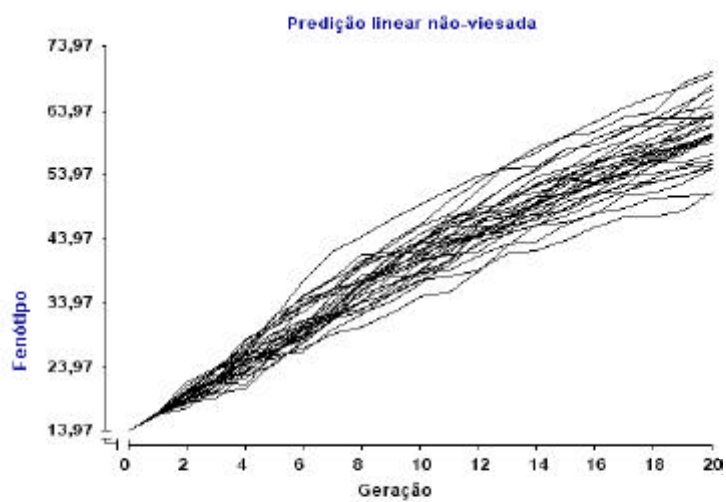


b

Figura 1.5 - Valores fenotípicos observados utilizando BLUP com exclusão de irmãos completos (EIC), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

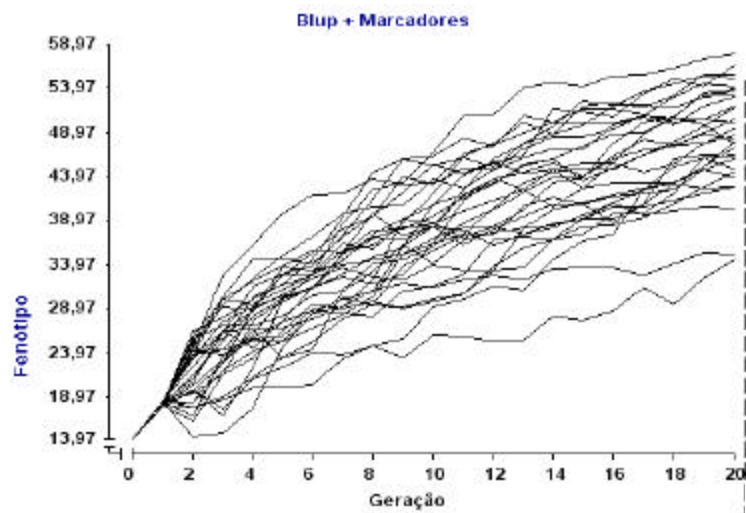


a

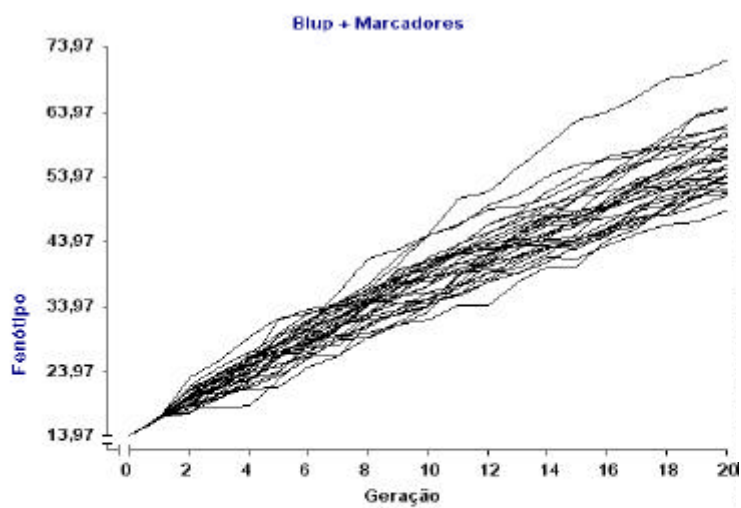


b

Figura 1.6 - Valores fenotípicos observados utilizando BLUP com exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

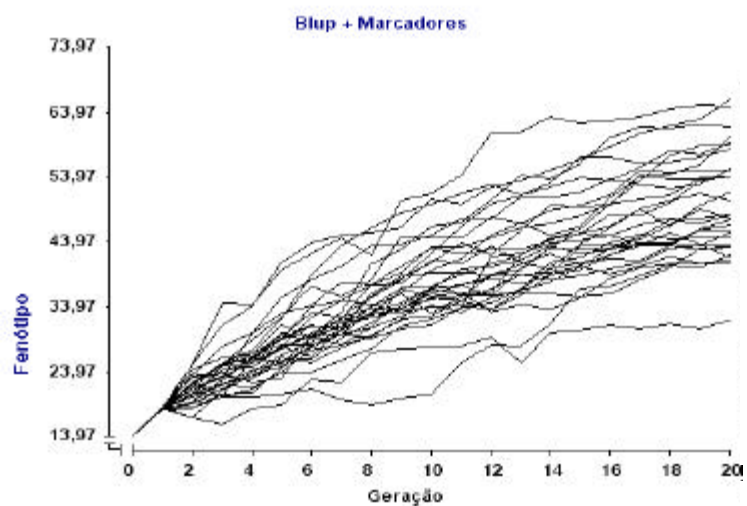


a

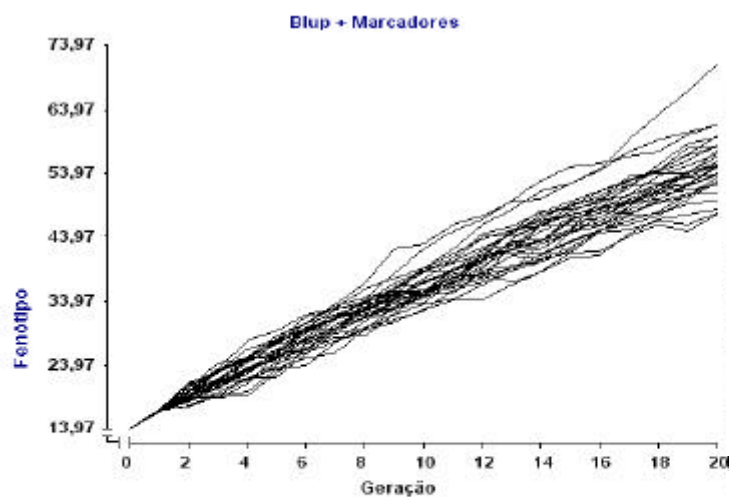


b

Figura 1.7 - Valores fenotípicos observados utilizando BLUPM com reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

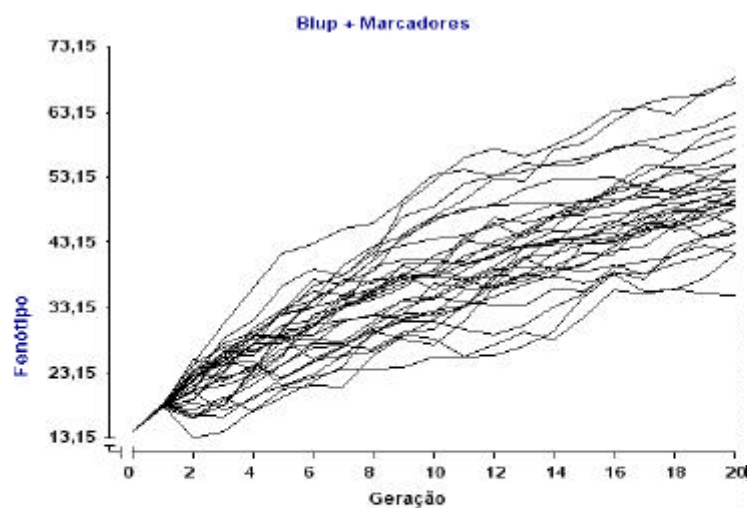


a

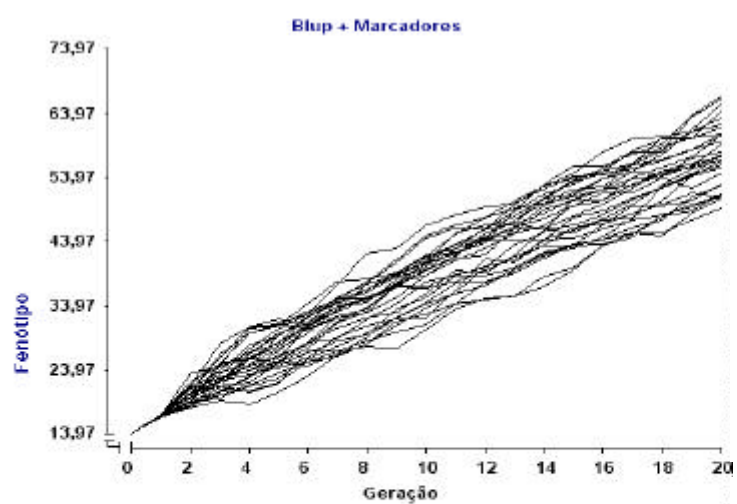


b

Figura 1.8 - Valores fenotípicos observados utilizando BLUPM com exclusão de irmãos completos (EIC), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.



a



b

Figura 1.9 - Valores fenotípicos observados utilizando BLUPM com exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), para populações com tamanho efetivo 1 e 2 (a e b), respectivamente.

Analisando as Figuras 1.1 a 1.9, observou-se que, de modo geral, as populações de menor tamanho efetivo (TE1) apresentaram maior oscilação, quando comparadas às populações de maior tamanho efetivo (TE2), independentemente do método de seleção e do sistema de acasalamento utilizado. Este fato foi também observado por CARNEIRO et al. (2002), sendo a oscilação mais acentuada para características de baixa herdabilidade e populações com tamanhos efetivos menores. Essa grande oscilação observada nos valores fenotípicos foi consequência de mudanças aleatórias na frequência gênica causada, principalmente, pela amostragem de gametas, o que AGGREY et al. (1995) definem como oscilação genética.

É interessante observar, principalmente para as populações com tamanho efetivo menor (TE1), a grande variação no valor fenotípico alcançado após 20 gerações de seleção. Como exemplo pode-se citar a Figura 1.4a, na qual repetições chegam em torno de 63,00 unidades de valor fenotípico e outras apenas a 40,00 unidades, para o BLUP e, a Figura 1.7a, com repetições chegando a 58,00 unidades de valor fenotípico e outras a apenas 33,00, para o BLUPM. Os resultados observados permitem ressaltar o fato de que, em diferentes programas de melhoramento que utilizam pequenas populações, mesmo que seja utilizado o mesmo material genético e todos os demais procedimentos também sejam semelhantes, os resultados obtidos ao longo de várias gerações podem ser completamente diferentes, em virtude da grande oscilação genética que poderá ocorrer. Isso pode fazer, por exemplo, com que determinado programa de melhoramento atinja o objetivo em um número de gerações de seleção diferente de outro. Há também possibilidade de que os objetivos não sejam atingidos, mesmo em muitas gerações.

As populações com TE1 e TE2 apresentavam as relações de 1 macho para 10 e 5 fêmeas e 250 e 500 animais, respectivamente. Os resultados citados anteriormente indicam a importância de se trabalhar com populações com tamanhos efetivos grandes (maior número de animais e uma relação macho-fêmea mais estreita), evitando-se a utilização de poucos machos para número grande de fêmeas, fato este que reduziria o tamanho efetivo da população. Esse aspecto é discutido por MIGLIOR e BURNSIDE (1995) em populações de gado de leite. Esses autores mostram que a utilização de alta intensidade de seleção, técnicas reprodutivas que exploram mais

intensivamente os animais (inseminação artificial, transferência de embriões, divisão de embriões e produção de embriões in vitro), avaliações genéticas mais acuradas e classificação global de reprodutores aumentam a endogamia e reduzem o tamanho efetivo da população. Estudos de simulação feitos por BELONSKY e KENNEDY (1988), em população fechada, dão suporte a esta hipótese. Um aumento na endogamia é esperado em função da classificação global dos reprodutores e do uso de poucos touros para melhorar os rebanhos, o que reduz o tamanho efetivo das populações sob seleção. Segundo Quinton et al. (1994), citado por QUINTON e SMITH (1995), apenas o aumento do número de machos selecionados, o que implica em aumento do tamanho efetivo da população (N_e), já seria suficiente para alterar as respostas esperadas para diferentes métodos de seleção propostos.

No Brasil, a redução do tamanho efetivo das populações também começa a ser bastante discutida. FARIA et al. (2001 a, b, c, d, e, f, g), calculando o tamanho efetivo nas principais raças zebuínas, observaram que de 1979 a 1998 os tamanhos efetivos dessas populações vêm sendo drasticamente reduzidos, em função do uso intensivo de alguns poucos reprodutores, refletindo no aumento da variância do número de progênie por reprodutor. Para a raça Nelore, grupamento genético que possui a maior população dentre as demais raças utilizadas na pecuária nacional, os tamanhos efetivos da população nos períodos de 1979-83, 1984-88, 1989-93 e 1994-98, foram, respectivamente, $N_e = 877, 162, 71$ e 34 . Como pode ser observado o N_e para o último período é pequeno, o que pode levar a reduções nos ganhos genéticos.

A redução do tamanho efetivo pode ser atribuída a fatores como flutuações no tamanho populacional, desvios da razão de sexos de 1:1 e a diferenças no sucesso reprodutivo, o que pode ser observado no aumento da variância do número de progênie. GODDARD e SMITH (1990) sugerem tamanho efetivo mínimo de 40 por geração para maximizar o retorno econômico, já MEUWISSEN e WOOLLIANS (1994) recomendam valores entre 30 e 250 para prevenir decréscimos no valor adaptativo.

Quando se comparou a oscilação nos métodos de seleção, observou-se que esta foi maior para as populações submetidas à seleção pelos valores

genéticos preditos pelo BLUP e BLUPM do que pela SI. Entre o BLUP e o BLUPM, a oscilação tendeu a ser pouco maior no BLUPM. Isso pode ser explicado pelo fato da seleção com base nos valores genéticos obtidos por meio de procedimentos estatísticos, baseados na metodologia de modelos mistos (BLUP e BLUPM), poderem conduzir a rápido aumento na taxa de endogamia e na percentagem de alelos fixados desfavoravelmente, principalmente em populações de pequeno tamanho efetivo e para características de baixa herdabilidade.

Neste sentido, MUIR (2000) cita que o primeiro impacto da endogamia é a perda de alelos em função da oscilação genética, que é diretamente proporcional aos níveis de endogamia.

VERRIER et al. (1993) usando simulação para verificar os efeitos da seleção a longo prazo, em pequenas populações submetidas à seleção pelos valores genéticos preditos pelo BLUP sob modelo animal, observaram que nas populações de pequeno tamanho, o efeito da oscilação foi maior e a variância genética decresceu rapidamente. Em contraste, em populações de tamanho maior, o efeito da oscilação não foi tão grande e a variância genética se manteve.

EUCLYDES (1996), CARNEIRO (1998) e CUNHA (2001) observaram maiores taxas de endogamia e percentagens de alelos fixados desfavoravelmente para a seleção, utilizando os valores genéticos obtidos pelo BLUP em relação à seleção individual.

A endogamia é bom indicador da probabilidade de fixação de locos, isto é, aumento na taxa de endogamia traz como consequência maior probabilidade de fixação de locos. E, como observado por BELONSKY e KENNEDY (1988), KUHLLERS e KENNEDY (1992), QUINTON et al. (1992), JEYARUBAN et al. (1995), QUINTON e SMITH (1995), a seleção usando métodos baseados nos valores genéticos preditos pelo BLUP sob modelo animal tende a aumentar a endogamia, porque os animais com maior valor genético tendem a ser mais relacionados.

SIEGEL e DUNNINGTON (1997) citam que o tamanho efetivo das populações e a intensidade de seleção influenciam não somente na taxa de mudança nas características sob seleção e correlacionadas como também no

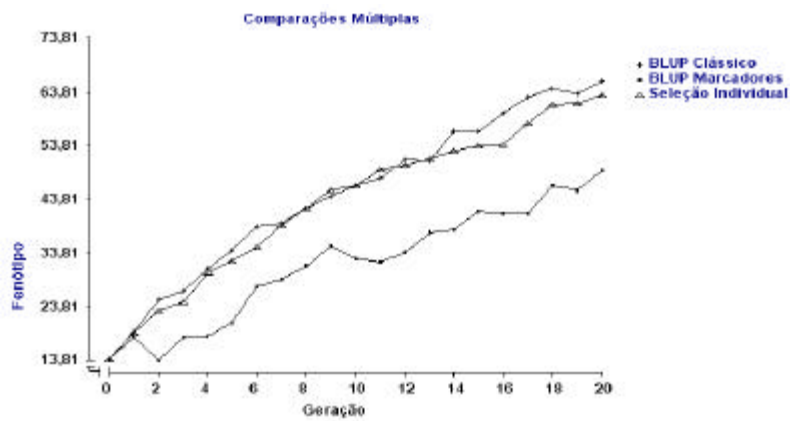
tempo para se alcançar o limite de seleção. Limites podem ocorrer como consequência de perdas ou fixação de alelos.

EISEN (1975) cita que a resposta à seleção aumenta com o incremento do N_e . A diferença na resposta à seleção, entre as linhas com diferentes N_e , para dada intensidade de seleção, pode ser atribuída à depressão endogâmica e à combinação de interações entre oscilação e seleção. Segundo esse autor, a depressão endogâmica e a oscilação genética foram igualmente importantes para descrever as diferenças de N_e entre as linhas, na resposta total à seleção.

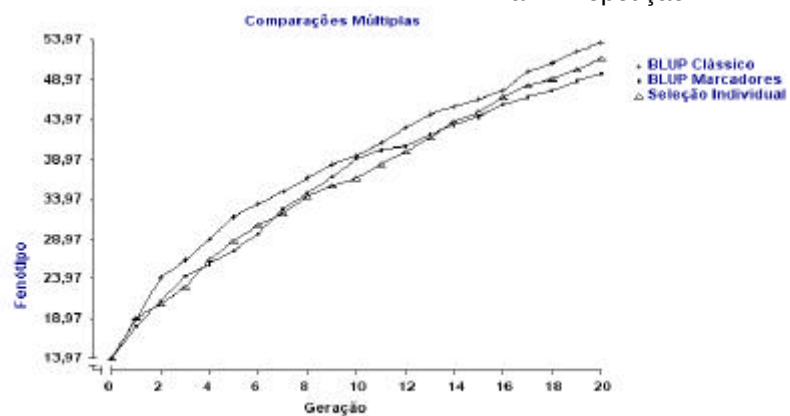
Para os diferentes sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados (RAA, EIC e EICMI), não foram observadas grandes diferenças com relação à oscilação genética, ao longo das 20 gerações de seleção, entretanto, pareceu haver tendência de redução da oscilação quando se passa do sistema de acasalamento de RAA para EIC e deste para EICMI. Isso pode estar relacionado ao fato dos dois últimos sistemas de acasalamento (EIC e EICMI) proporcionarem taxas menores de endogamia e menor percentagem de fixação de alelos desfavoráveis.

Comportamento dos métodos de seleção na presença de oscilação genética

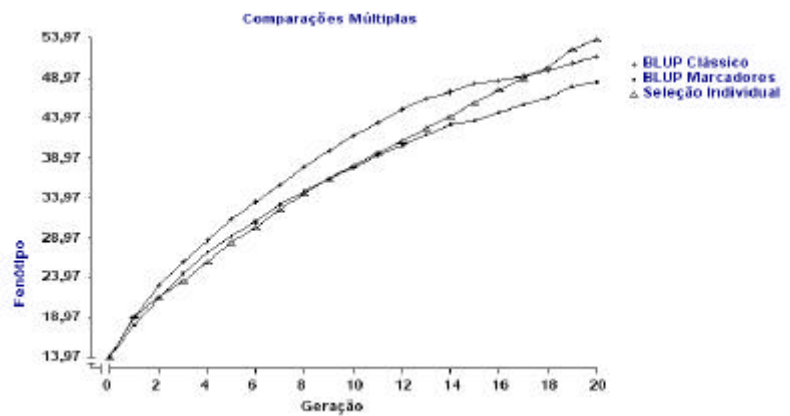
Nas Figuras de 2.1 a 2.6, são apresentados os valores fenotípicos médios obtidos ao longo de 20 gerações de seleção utilizando-se Seleção Individual (SI), seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP Clássico (BLUP) e seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP Marcadores (BLUPM) para os dois tamanhos de população (TE1 e TE2) e para os três sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados (RAA, EIC e EICMI). As figuras com o índice **a** indicam que foi feita apenas uma repetição, já as figuras com os índices **b** e **c** mostram os valores fenotípicos médios de 10 e 30 repetições, respectivamente.



a = 1 repetição

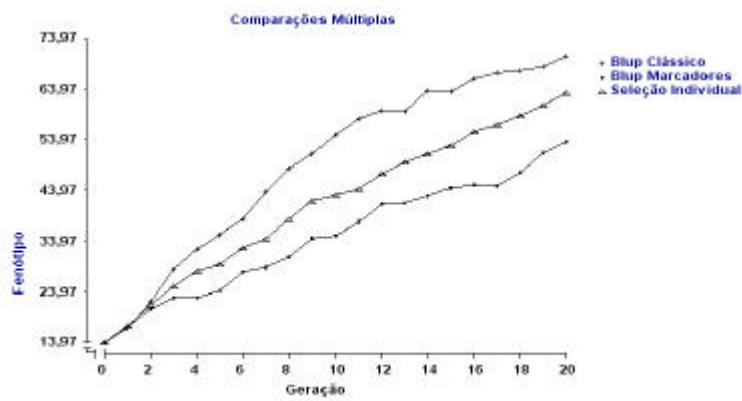


b = 10 repetições

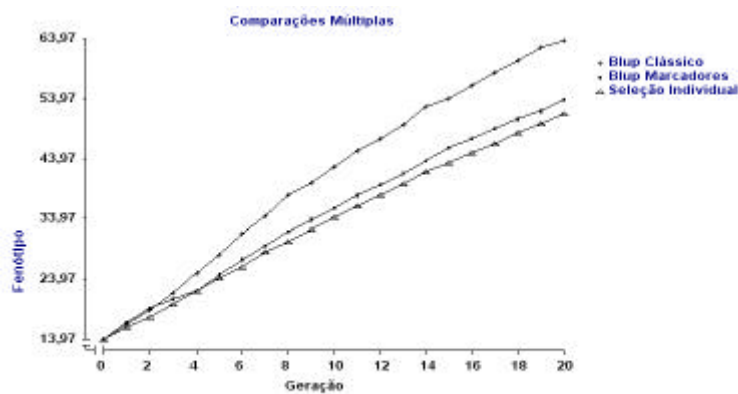


c = 30 repetições

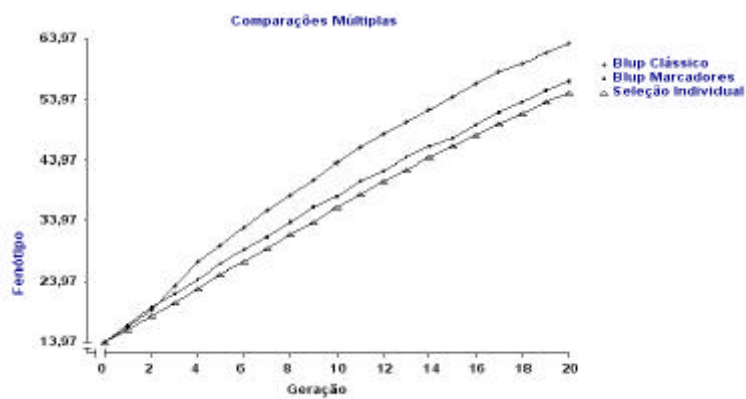
Figura 2.1 - Valores fenotípicos médios observados utilizando SI, BLUP e BLUPM, população com tamanho efetivo 1 (TE1), reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA) com 1 (a), 10 (b) e 30 (c) repetições.



a = 1 repetição

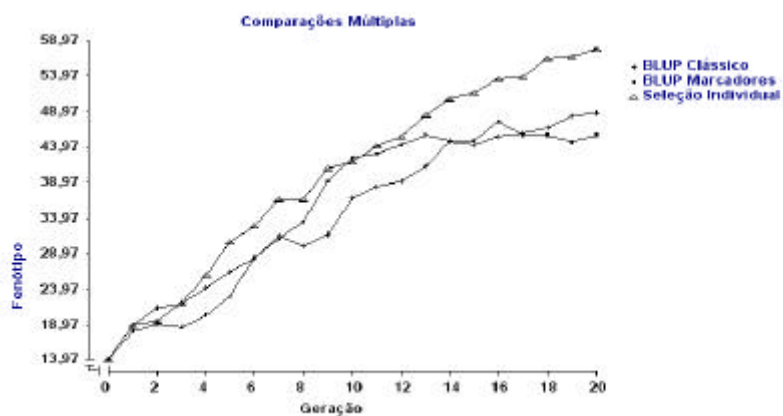


b = 10 repetições

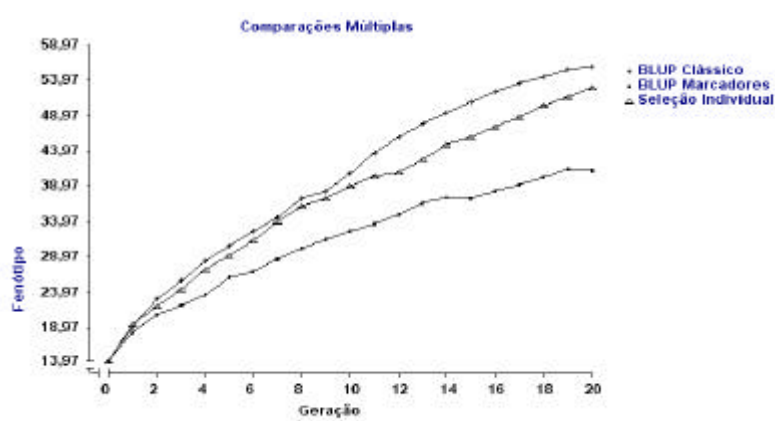


c = 30 repetições

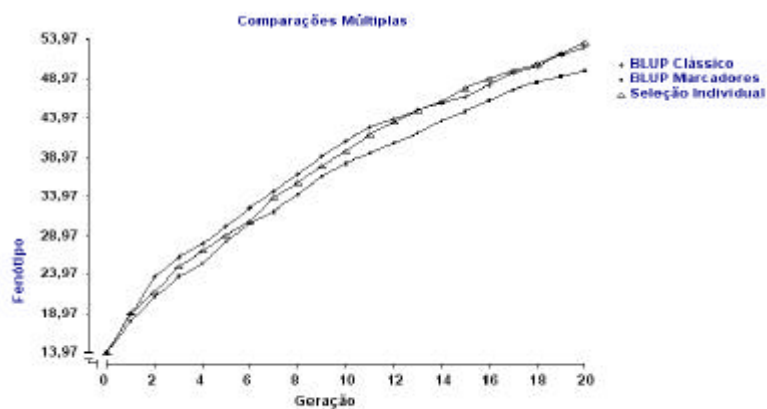
Figura 2.2 - Valores fenotípicos médios observados utilizando SI, BLUP e BLUPM, população com tamanho efetivo 2 (TE2), reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA) com 1 (a), 10 (b) e 30 (c) repetições.



a = 1 repetição

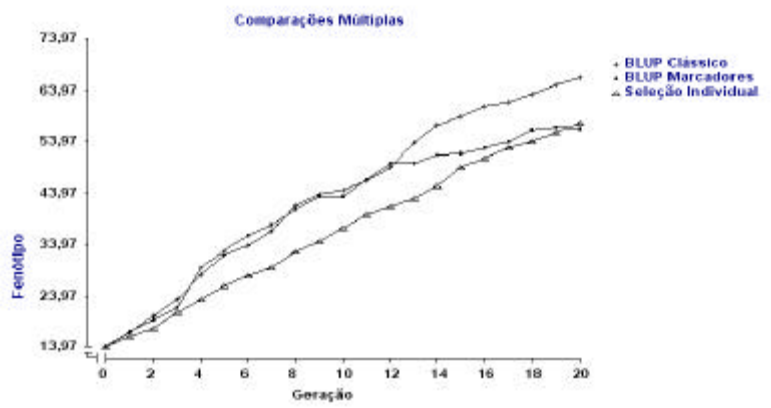


b = 10 repetições

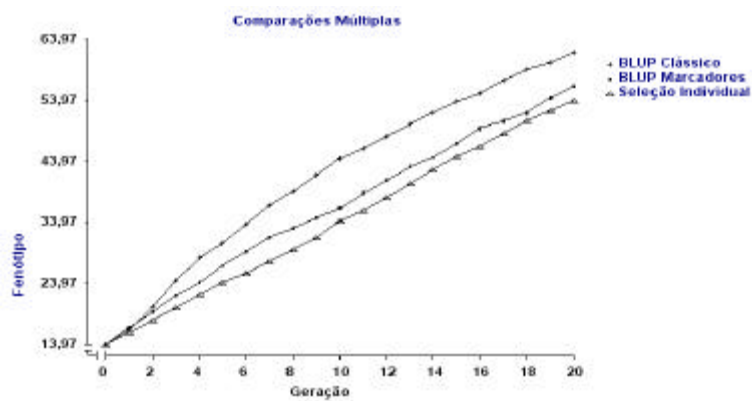


c = 30 repetições

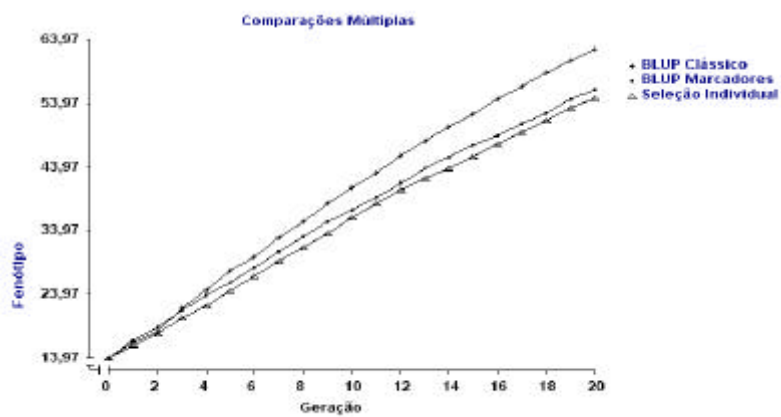
Figura 2.3 - Valores fenotípicos médios observados utilizando SI, BLUP e BLUPM, população com tamanho efetivo 1 (TE1), exclusão de irmãos completos (EIC) com 1 (a), 10 (b) e 30 (c) repetições.



a = 1 repetição

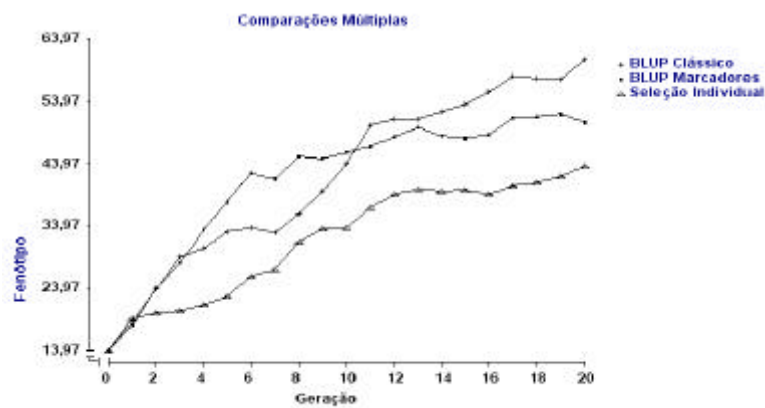


b = 10 repetições

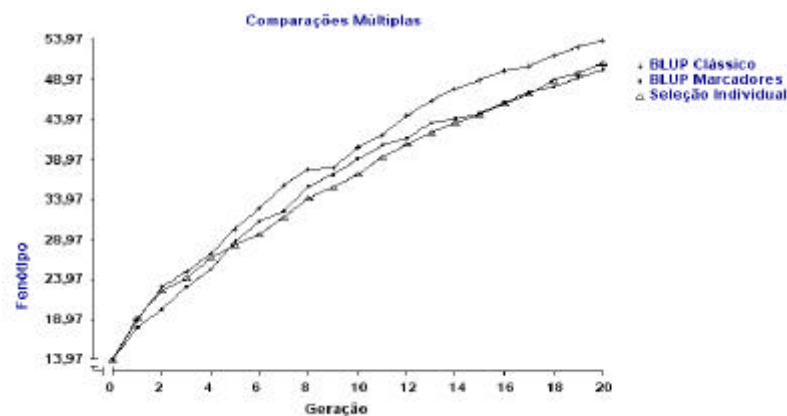


c = 30 repetições

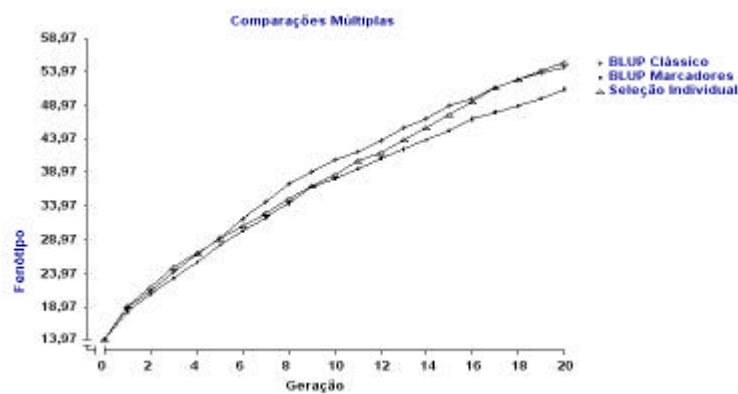
Figura 2.4 - Valores fenotípicos médios observados utilizando SI, BLUP e BLUP Marcadores, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos (EIC) com 1 (a), 10 (b) e 30 (c) repetições.



a = 1 repetição

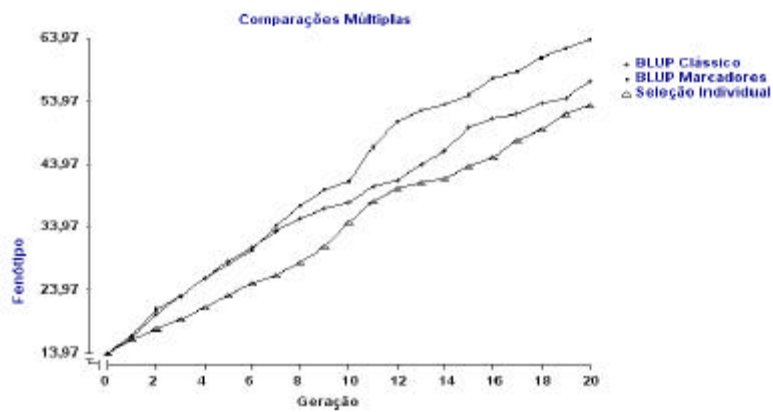


b = 10 repetições

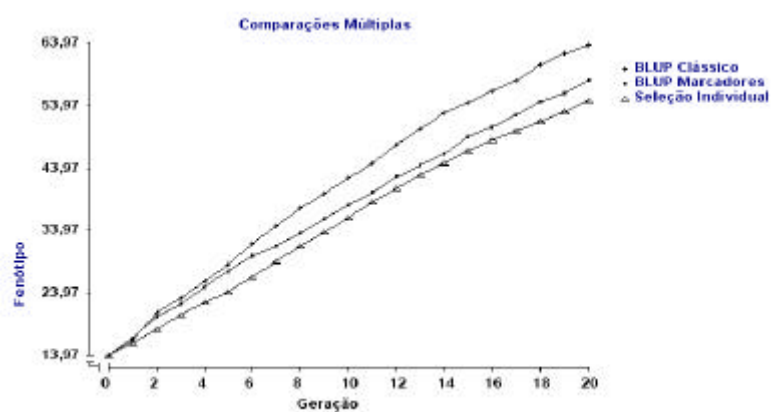


c = 30 repetições

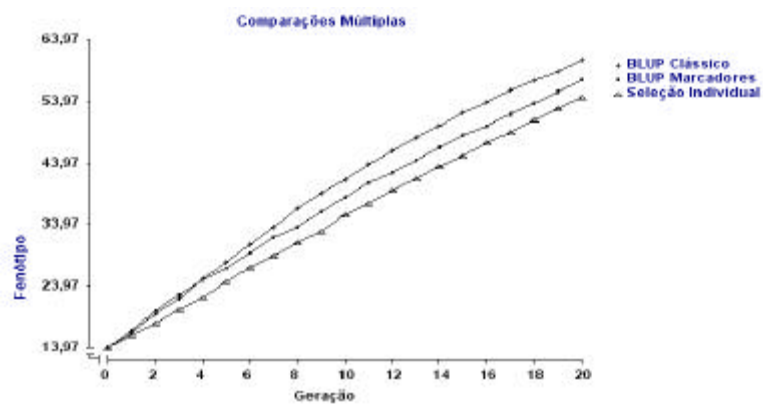
Figura 2.5 - Valores fenotípicos médios observados utilizando SI, BLUP e BLUP Marcadores, população com tamanho efetivo 1 (TE1), exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI) com 1 (a), 10 (b) e 30 (c) repetições.



a = 1 repetição



b = 10 repetições



c = 30 repetições

Figura 2.6 - Valores fenotípicos médios observados utilizando SI, BLUP e BLUPM, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI) com 1 (a), 10 (b) e 30 (c) repetições.

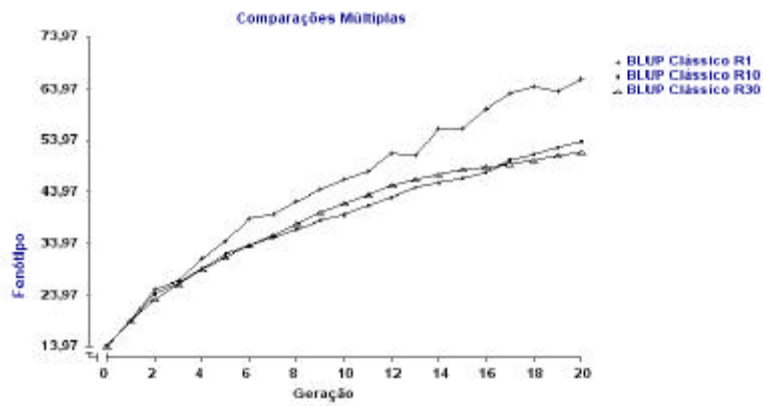
Para as Figuras com apenas uma repetição (2.1a, 2.2a, 2.3a, 2.4a, 2.5a e 2.6a), os resultados apresentaram incoerências, independentemente do tamanho efetivo (TE1 ou TE2) ou do sistema de acasalamento (RAA, EIC ou EICMI). Como exemplos pode-se citar a Figura 2.1a, na qual a SI tem desempenho semelhante ao BLUP e superior ao BLUPM; a Figura 2.2a, na qual a SI supera o BLUPM e; a Figura 2.3a, na qual a SI supera tanto o BLUP quanto o BLUPM. Como pode ser observado estas incoerências, na comparação das metodologias, são realçadas nas populações com tamanho efetivo menor, indicando que em estudos de comparação de metodologias deve-se usar populações com tamanhos efetivos maiores e trabalhar com a média de várias repetições a fim de minimizar os efeitos da oscilação genética. Vários autores comparando o BLUP e a Seleção Individual, com dados simulados ou reais, têm observado, nas gerações iniciais, superioridade do BLUP em relação à Seleção Individual, principalmente para características de baixa herdabilidade (MABRY et al., 1987, BELONSKY E KENNEDY, 1988, EUCLYDES, 1996, CARNEIRO, 1998).

Para as populações com TE1 e valores fenotípicos médios de 10 e 30 repetições, respectivamente (Figuras, 2.1b e 2.1c, 2.3b e 2.3c, 2.5b e 2.5c), não se pode observar diferenças claras com relação aos métodos de seleção, havendo uma leve tendência do BLUP superar a SI, mostrando o grande poder desse método mesmo em pequenas populações. Já entre a SI e o BLUPM, não se pode observar tendência muito clara, atribuída ao processo de oscilação genética, indicando que a seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUPM apresenta maiores problemas de oscilação genética em pequenas populações, provavelmente por conduzir a maiores taxas de endogamia e de fixação de alelos, fato que reduz muito o limite de seleção.

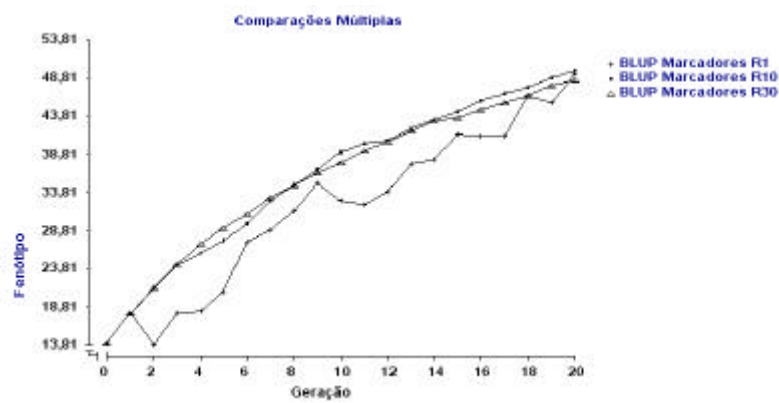
Observou-se para as populações com TE2 e valores fenotípicos médios de 10 e 30 repetições, respectivamente (Figuras, 2.2b e 2.2c, 2.4b e 2.4c, 2.6b e 2.6c), diferenças bastante claras com relação aos métodos de seleção, principalmente para as populações com médias de 30 repetições. De modo geral, a seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP superou a dos valores genéticos preditos pelo BLUPM e esta por sua vez superou a SI, nos diferentes sistemas de acasalamento. Esses resultados indicam que, para dados simulados, o uso de 10 ou mais repetições, na

comparação de metodologias, já seria razoável e poderia evidenciar as diferenças entre os métodos de seleção.

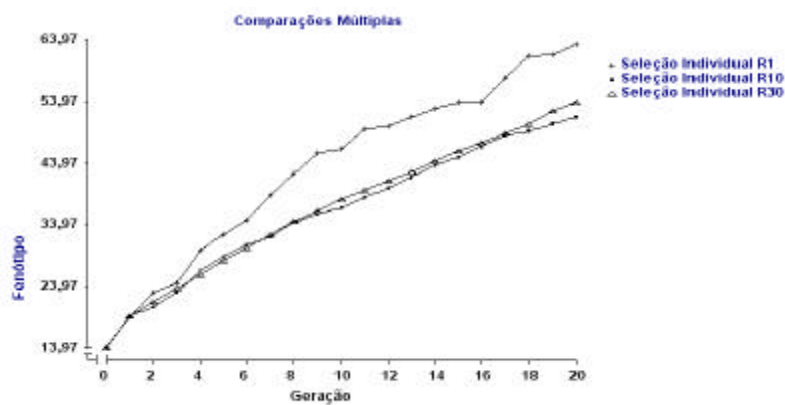
Nas Figuras de 3.1 a 3.6, são apresentados os valores fenotípicos médios obtidos ao longo de 20 gerações de seleção com 1, 10 e 30 repetições, para os dois tamanhos de população (TE1 e TE2) e para os três sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados (RAA, EIC e EICMI). As figuras com o índice **a**, **b** e **c** indicam que os reprodutores foram selecionados com base em informações fornecidas pelos valores genéticos preditos pelo BLUP e BLUPM e pela SI, respectivamente.



a

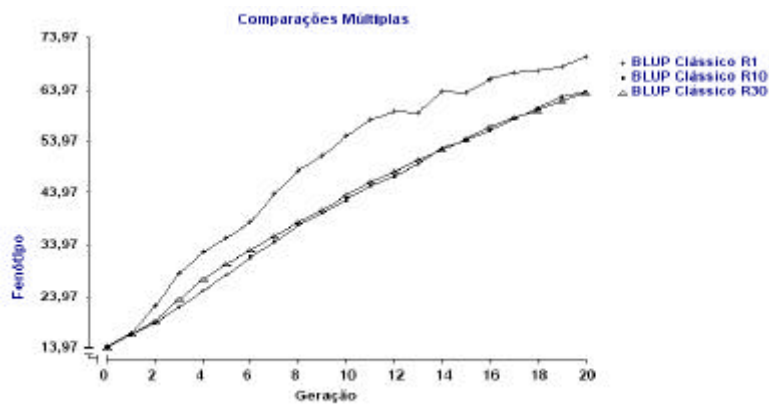


b

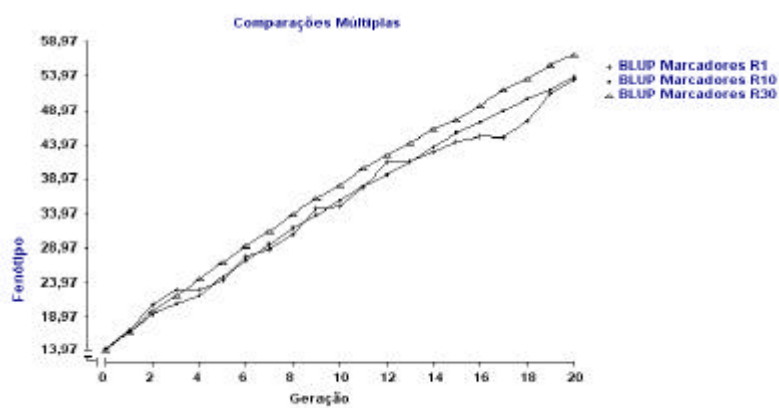


c

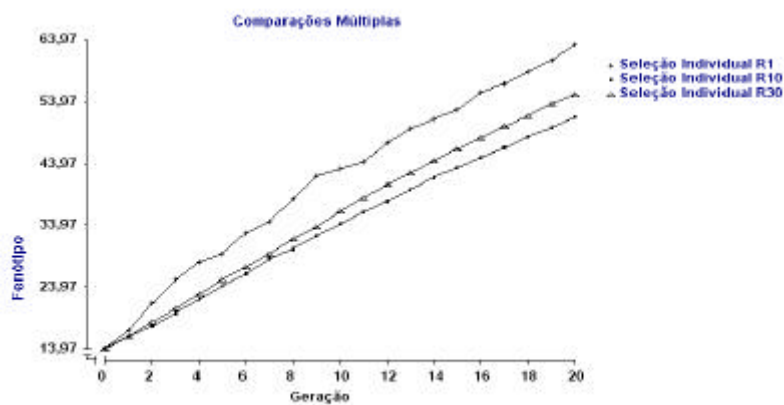
Figura 3.1 - Valores fenotípicos médios observados com 1, 10 e 30 repetições, população com tamanho efetivo 1 (TE1), reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), utilizando BLUP (a), BLUPM (b) e SI (c).



a

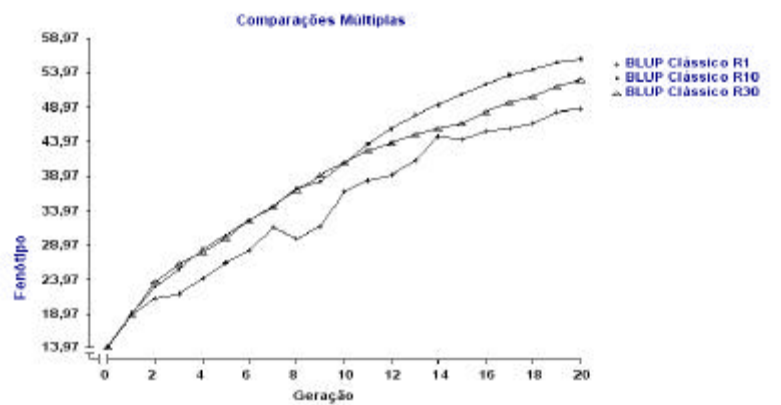


b

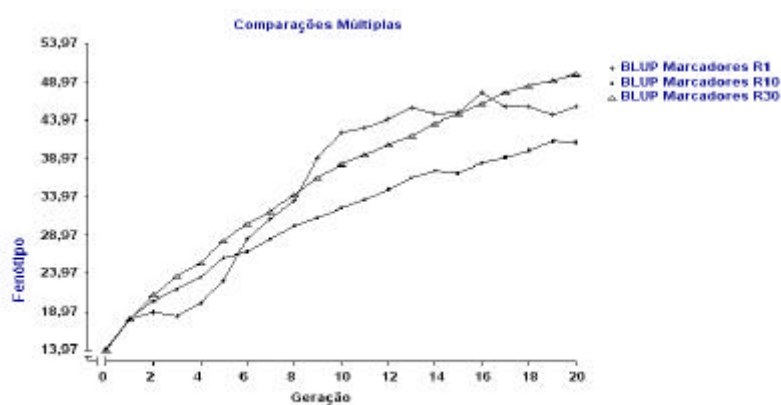


c

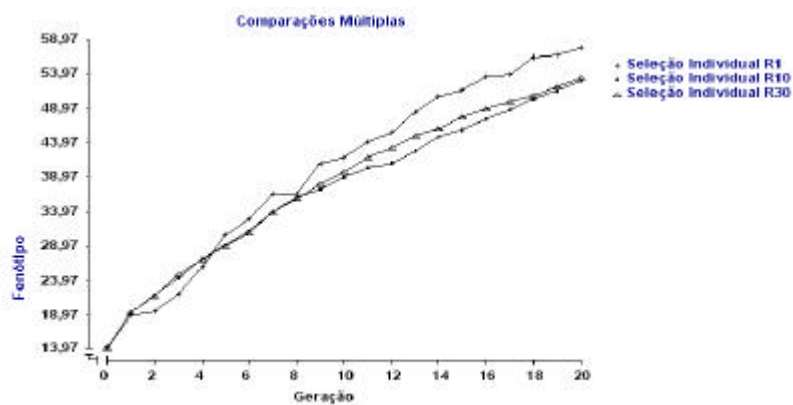
Figura 3.2 - Valores fenotípicos médios observados com 1, 10 e 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), utilizando BLUP (a), BLUPM (b) e SI (c).



a

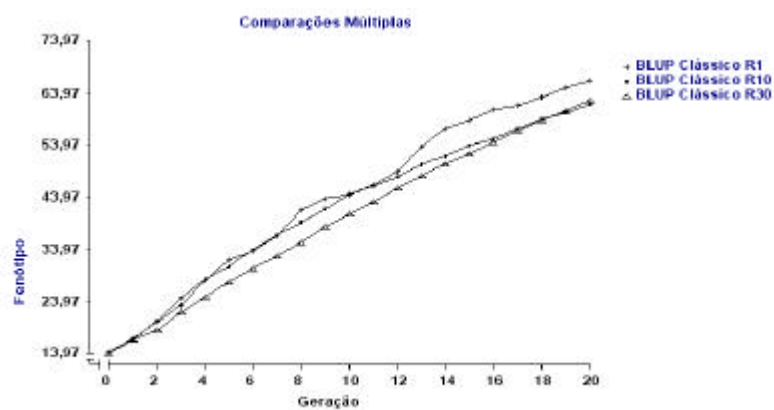


b

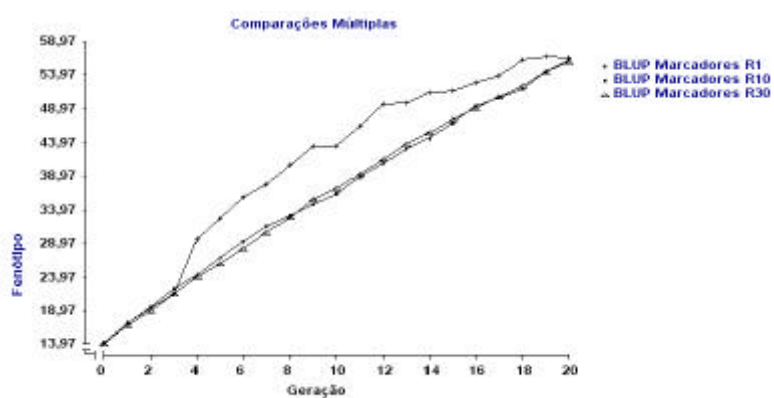


c

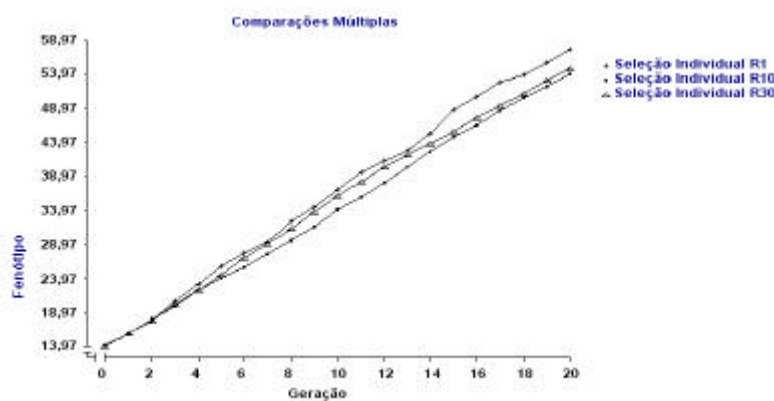
Figura 3.3 - Valores fenotípicos médios observados com 1, 10 e 30 repetições, população com tamanho efetivo 1 (TE1), exclusão de irmãos completos (EIC), utilizando BLUP (a), BLUPM (b) e SI (c).



a

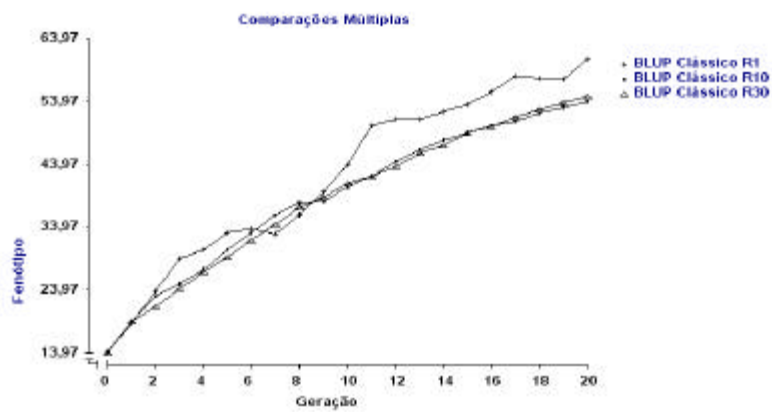


b

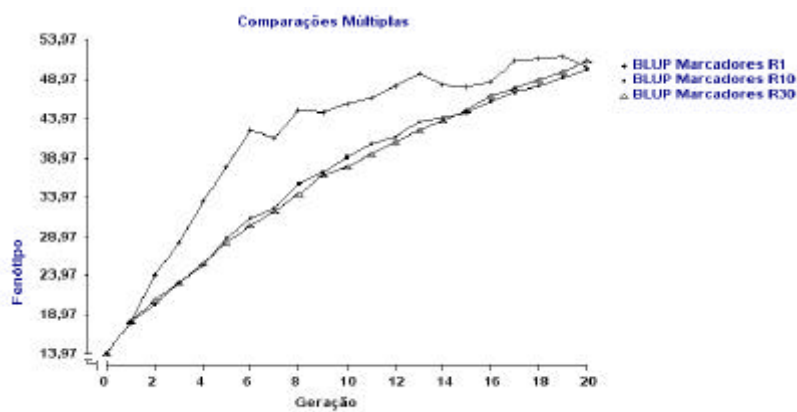


c

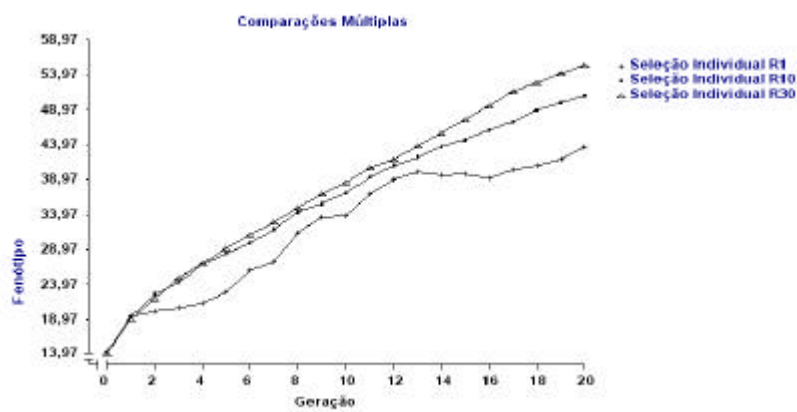
Figura 3.4 - Valores fenotípicos médios observados com 1, 10 e 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos (EIC), utilizando BLUP (a), BLUPM (b) e SI (c).



a

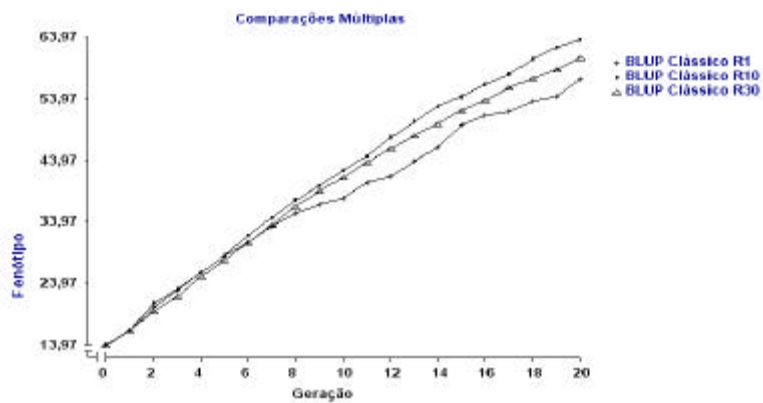


b

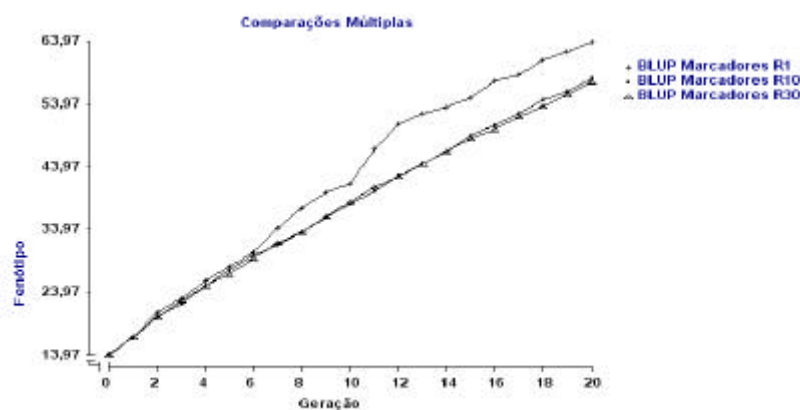


c

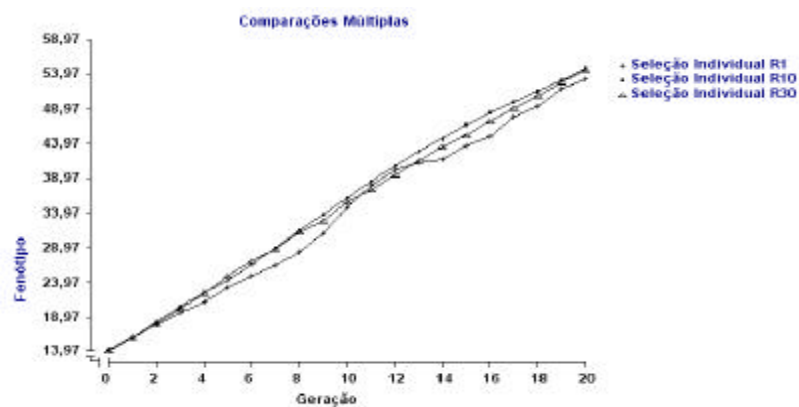
Figura 3.5 - Valores fenotípicos médios observados com 1, 10 e 30 repetições, população com tamanho efetivo 1 (TE1), exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), utilizando BLUP (a), BLUPM (b) e SI (c).



a



b



c

Figura 3.6 - Valores fenotípicos médios observados com 1, 10 e 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), utilizando BLUP (a), BLUPM (b) e SI (c).

Pode-se observar, de modo geral, aumento nos valores fenotípicos, no decorrer das gerações. Entretanto, as populações onde se trabalhou com valores fenotípicos de uma única repetição (R1), mostraram-se bastante irregulares em todos os métodos de seleção, principalmente para o TE1 (Figuras 3.1, 3.3 e 3.5), apresentando estabilizações e até quedas nos valores fenotípicos em algumas gerações, por exemplo nas Figuras 3.1b, 3.3a, 3.5a e 3.5b.

Já para as populações onde se trabalhou com os valores fenotípicos médios de 10 e 30 repetições (R10 e R30), observou-se comportamento bastante regular, com ganhos crescentes e sem estabilizações e quedas. Esse é o comportamento esperado, visto que, na seleção artificial, ao se escolherem os melhores indivíduos para determinada característica, obtém-se ganhos cumulativos ao longo das gerações. Resultados semelhantes têm sido encontrados em diversos trabalhos de simulação, como por exemplo: EUCLYDES (1996), CARNEIRO (1998), CARNEIRO (1999), FONSECA (1999), CORRÊA (2001) e CUNHA (2001).

É interessante observar que nas populações simuladas com 10 e 30 repetições o comportamento foi bastante semelhante, principalmente quando se usou a SI, método que menos sofreu os efeitos da oscilação genética, por não apresentar perdas tão intensas pela fixação de alelos desfavoráveis e conduzir a taxas menores de endogamia. Esses resultados ressaltam a importância de se trabalhar com grande número de repetições, em trabalhos que usam dados simulados, para comparações de metodologias de seleção. Em casos onde o número de repetições for pequeno, alguma diferença causada por oscilação genética pode ser atribuída a diferenças entre as metodologias avaliadas, levando a conclusões erradas.

Para as populações com TE2 também foi observada grande diferença quando se comparou os valores fenotípicos obtidos de uma única repetição (R1) com os valores fenotípicos médios obtido em 10 e 30 repetições (R10 e R30) (Figuras 3.2, 3.4 e 3.6). Entretanto, o comportamento não foi tão irregular quanto nas populações de TE1, mostrando que, em populações com tamanhos efetivos maiores, os efeitos da oscilação genética não são tão intensos. Esse fato foi também observado em trabalho de simulação desenvolvido por VERRIER et al. (1993).

Com relação aos sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados (RAA, EIC e EICMI) (Figuras 3.2, 3.4 e 3.6), as diferenças com relação à oscilação genética não mantiveram tendência clara. Parece que os tipos de acasalamento que excluem acasalamentos entre irmãos (EIC e EICMI) com 10 e 30 repetições, principalmente para o BLUPM, permitiram maior controle da oscilação genética. Os sistemas de acasalamento que excluem o acasalamento de irmãos proporcionaram taxas menores de endogamia do que o sistema de acasalamento com RAA, o que também foi observado por WANG (1997) e CUNHA (2001). Além disso, esses sistemas apresentaram menores quedas na variância genética aditiva e menores quedas do limite da seleção do que o sistema com RAA, fatos estes que podem ter contribuído para menor taxa de oscilação genética ao longo das gerações.

4. CONCLUSÕES

Em programas de melhoramento que utilizam pequenas populações sob seleção os resultados podem ser influenciados pela oscilação genética, podendo levar a grandes variações nos ganhos genéticos.

A seleção de características quantitativas, baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP e pelo BLUPM apresentaram maior oscilação genética, fato que foi mais acentuado nas populações de menor tamanho efetivo.

Em estudos de comparação de métodos de seleção utilizando-se simulação, há necessidade de se trabalhar com média de grande número de repetições. Neste estudo, observou-se que a partir de 10 repetições já se obtem resultados consistentes, mas indica-se a média de 30 repetições para estudos de comparação de metodologias de seleção.

Para os diferentes sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados não foram observadas grandes diferenças com relação à oscilação genética, havendo tendência de redução na oscilação para os sistemas que excluem acasalamento de irmãos.

CAPITULO 2

COMPARAÇÃO ENTRE BLUP, BLUP UTILIZANDO MATRIZ DE SIMILARIDADE GENÉTICA CALCULADA POR MEIO DE MARCADORES MOLECULARES E SELEÇÃO INDIVIDUAL

1. INTRODUÇÃO

No melhoramento animal deve-se sempre obter material genético produtivo a custo mais baixo. Dessa maneira, consegue-se lucros e sobrevivência num mercado competitivo. Para isso, nos programas de melhoramento, deve-se conhecer a eficiência de cada método de seleção e empregar o que proporcione maiores ganhos a menores custos. Nesse sentido, a simulação de populações tem sido muito usada pelos geneticistas, principalmente na comparação de métodos de seleção com custos muito reduzidos e em situações nas quais a obtenção de dados reais seria impossível.

Assim, a forma principal de aumentar a velocidade do progresso genético seria tornar mais exata a identificação do valor genético dos animais. Portanto, é necessário maior refinamento nas técnicas para avaliar o potencial genético dos animais, procurando reduzir ou eliminar influências de meio e utilizando informações de parentes, para aumentar a precisão na escolha dos melhores animais.

Procedimentos têm sido desenvolvidos para prever o valor genético dos animais. Entretanto, aplicações desses a dados coletados a campo podem

produzir erros de avaliação quando as informações de pedigree contêm erros e os procedimentos utilizados levam em consideração essas informações. É o caso do BLUP sob modelo animal, que utiliza as informações de diversos parentes fornecendo predições do valor genético dos animais mais acuradas.

LONG et al. (1990) observaram vantagens nas expectativas de ganhos genéticos da seleção pelos valores genéticos preditos pelo BLUP sem erros de pedigree sobre a seleção individual de 30,8, 22,0 e 7,2%, para as herdabilidades 0,13, 0,18 e 0,53, respectivamente. Em relação ao BLUP sem erros de pedigree, o BLUP com 20% de erro apresentou reduções de 12,4, 9,3 e 3,8%, na expectativa de ganhos genéticos, para as herdabilidades 0,13, 0,18 e 0,53, respectivamente.

Já CARNEIRO (1998) verificou, para característica com herdabilidade 0,10, redução média em ganho genético, por geração, em relação ao BLUP com 0% de erro, de 8,9, 5,3, 4,1 e 1,5 para os níveis de 20, 15, 10 e 5% de erros, respectivamente.

Diante dos grandes prejuízos causados por erros de pedigree em animais e da dificuldade de se obter a matriz de parentesco em plantas, têm-se recentemente estudado a possibilidade de se utilizar informações de similaridade genética, via marcadores moleculares, para substituição das informações de parentesco, via genealogia, na metodologia de modelos mistos para obtenção do BLUP, como por exemplo nos trabalhos de EUCLYDES (1996) e SILVA FILHO (2001). Entre as técnicas para se obter os marcadores moleculares podem ser citadas: RAPD, Microsatélites, AFLP, SAMPL, RFLP e Minissatélites.

Assim, os objetivos específicos desse capítulo foram:

- a) Comparar o BLUP obtido de forma usual, o BLUP utilizando matriz de similaridade calculada por meio de marcadores moleculares e a Seleção Individual;
- b) Estudar os efeitos de três sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados (reprodutores acasalados aleatoriamente, exclusão de irmãos completos e exclusão de irmãos completos e meio-irmãos) nos métodos de seleção em estudo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Simulação dos dados

Os dados utilizados nas avaliações foram obtidos por meio do programa de simulação GENESYS (EUCLYDES, 1996), que reúne nove programas, escrito para o compilador FORTRAN e permite a simulação de genomas de certa complexidade para estudos de métodos de seleção, testes de pressuposições, avaliações de novas metodologias de seleção etc. Este programa vem sendo utilizado em vários trabalhos desenvolvidos na Universidade Federal de Viçosa, principalmente na comparação de metodologias de seleção ao longo de várias gerações, sob certas particularidades, em que não é possível a utilização de dados reais. Maiores detalhes sobre o programa GENESYS são apresentados por EUCLYDES e GUIMARÃES (1997).

2.2. Simulação do genoma

Para possibilitar o desenvolvimento deste trabalho foi simulado um genoma constituído de uma característica quantitativa com valor de herdabilidade igual a 0,10. As características desse genoma foram: 200 locos quantitativos polialélicos (8 alelos), cujas frequências iniciais foram simuladas com base na distribuição uniforme e tiveram valor inicial médio de 0,50; estes

locos foram distribuídos ao acaso em quinze pares de cromossomos autossômicos de tamanhos aleatórios em genoma de dois mil centimorgans de comprimento; foram simulados apenas efeitos aditivos dos locos quantitativos, segundo a distribuição normal; os locos quantitativos não possuíram desvios de dominância nem interações entre si; as frequências gênicas iniciais foram iguais em ambos os sexos; a distribuição matemática usada para a simulação das frequências iniciais dos locos quantitativos nas populações foi a uniforme, com média de 0,50; os efeitos fixos foram EF1, EF2 e EF3 com 10, 4 e 6 níveis, respectivamente; os efeitos de ambiente não controláveis foram simulados conforme a distribuição normal e; para cálculo da matriz de similaridade genética por meio de marcadores moleculares foram utilizados 100 marcadores do tipo microsatélite (SSR - *Simple Sequence Repeat*).

2.3. Simulação das populações

A partir do genoma citado anteriormente, foi simulada uma população-base de 1000 indivíduos (500 machos e 500 fêmeas). A partir dessa população foi construída uma população inicial, pela escolha e acasalamento ao acaso de 10 machos e 100 fêmeas, produzindo cinco descendentes por acasalamento, totalizando 500 indivíduos. Em seguida, foram formadas três populações de seleção, correspondendo aos três sistemas de acasalamento praticados entre os reprodutores selecionados para pais da geração seguinte (reprodutores acasalados aleatoriamente, exclusão de irmãos completos e exclusão de irmãos completos e meio-irmãos).

A seleção foi praticada durante 20 gerações consecutivas, utilizando-se a seleção individual - SI, os valores genéticos preditos pelo BLUP Clássico – BLUP (melhor predito linear não-viesado) e os valores genéticos preditos pelo BLUP Marcadores – BLUPM (BLUP utilizando matriz de similaridade genética calculada por meio de marcadores moleculares), com 30 repetições por geração, para reduzir os efeitos da oscilação genética .

Para as populações sob seleção foram escolhidos, a cada geração, 20 machos e 100 fêmeas e gerados 5 descendentes por acasalamento, totalizando 500 indivíduos (tamanho efetivo de 66,66).

O BLUPM diferenciou do BLUP basicamente na obtenção da matriz de parentesco A e sua inversa A^{-1} . Na metodologia clássica, a matriz de parentesco é construída de tal modo, que os elementos da diagonal representam o grau de semelhança de indivíduos com eles mesmos, portanto, igual a um mais o coeficiente de endogamia deste indivíduo. Já os elementos fora da diagonal representam os numeradores do coeficiente de parentesco de Wright entre os indivíduos.

Como cada descendente direto recebe a metade do conteúdo genético de cada pai, o grau de parentesco entre pais e filhos é sempre igual a 0,5. Entretanto, irmãos completos, meio-irmãos ou qualquer outro grau de parentesco possível possuem alelos comuns dentro de determinado grau de probabilidade. Espera-se, por exemplo, que irmãos completos possuam, em média, 50% dos alelos em comum. Para a relação entre meio-irmãos espera-se 25% etc.

Para se obter melhor estimativa da percentagem de alelos em comum, entre os indivíduos de uma população, foram utilizados marcadores moleculares na construção de uma matriz de similaridade genética, para substituição da matriz A na metodologia BLUP.

Neste estudo, a matriz de similaridade genética foi calculada, usando todos os marcadores moleculares, no caso multialélicos, por intermédio de um coeficiente de similaridade correspondente à distância euclidiana média para dados quantitativos, da seguinte forma:

$$S_{PQ} = \frac{1}{\sqrt{p}} \left(\sum_{i=1}^p (x_i - x_j)^2 \right)^{1/2}, \text{ em que}$$

S_{PQ} = grau de similaridade entre os indivíduos P e Q;

p = número de locos;

$x_i - x_j$ = frequência de alelos coincidentes.

A diferença $x_i - x_j$ assumiu os valores 0, 0,5 e 1,0. Para melhor entendimento, observe o Quadro 4.

Quadro 4 - Simulação de dois animais avaliados para 10 locos

Loco	Animal 1		Animal 2		$X_i - X_j$
1	A3	A3	A3	A2	0,5
2	B4	B4	B4	B4	1,0
3	C5	C6	C5	C6	1,0
4	D1	D2	D2	D1	1,0
5	E7	E5	E3	E4	0,0
6	F7	F8	F5	F1	0,0
7	G6	G8	G2	G4	0,0
8	H7	H3	H1	H7	0,5
9	I3	I8	I8	I3	1,0
10	J6	J7	J7	J2	0,5

A matriz A gerada foi invertida por método direto e usada no BLUP, como se fosse a matriz A^{-1} . O BLUP modificado, usando a matriz de similaridade genética, foi chamado de BLUPM.

2.4. Parâmetros usados nas avaliações

Para comparar a seleção individual - SI, os valores genéticos preditos pelo BLUP – BLUP, os valores genéticos preditos pelo BLUP Marcadores – BLUPM, foram utilizados os seguintes parâmetros: valor fenotípico médio, endogamia média, perdas pela fixação de alelos desfavoráveis, ganhos pela fixação de alelos favoráveis, variância genética aditiva e limite da seleção. Para maiores detalhes, com relação a esses parâmetros avaliados, pode-se consultar (EUCLYDES, 1996, CARNEIRO, 1998, CARNEIRO, 1999, FONSECA, 1999, CORRÊA, 2001 e CUNHA, 2001).

Ainda para avaliação do BLUP utilizando-se a matriz de similaridade proposta foi calculada a eficiência do BLUP e do BLUPM, em relação a SI, até a 5ª e 20ª geração, dada por meio das seguintes expressões:

$$E_{BLUP(t)} = \frac{\Delta G_{BLUP}}{\Delta G_{SI}} \text{ e } E_{BLUPM(t)} = \frac{\Delta G_{BLUPM}}{\Delta G_{SI}}$$

em que $E_{BLUP(t)}$ e $E_{BLUPM(t)}$ representam a eficiência do BLUP e do BLUPM, respectivamente, em relação à SI até a geração t (5 ou 20); ΔG_{BLUP} , ΔG_{BLUPM} e ΔG_{SI} são os ganhos genéticos obtidos pelo BLUP, BLUPM e SI, respectivamente. Os ganhos genéticos (ΔG_{BLUP} , ΔG_{BLUPM} e ΔG_{SI}) foram calculados pelas diferenças entre os valores fenotípicos obtidos nas gerações 5 e 0 (até a geração 5) e nas gerações 20 e 0 (até a geração 20), para o BLUP, o BLUPM e a SI, respectivamente.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Valores fenotípicos médios

Nas Figuras 4.1, 4.2 e 4.3 são apresentados os valores fenotípicos médios obtidos de 30 repetições, utilizando-se a Seleção Individual (SI), a seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP Clássico (BLUP) e pelo BLUP Marcadores (BLUPM), para populações com tamanho efetivo 66,66 e os sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados (RAA, EIC e EICMI, respectivamente). Nessas figuras comparou-se os resultados obtidos nos diferentes métodos de seleção e nos sistemas de acasalamento propostos. Os Quadros 4 e 5 mostram a eficiência do BLUP e do BLUPM em relação à SI nos três sistemas de acasalamento estudados até 5^a e 20^a geração, respectivamente.

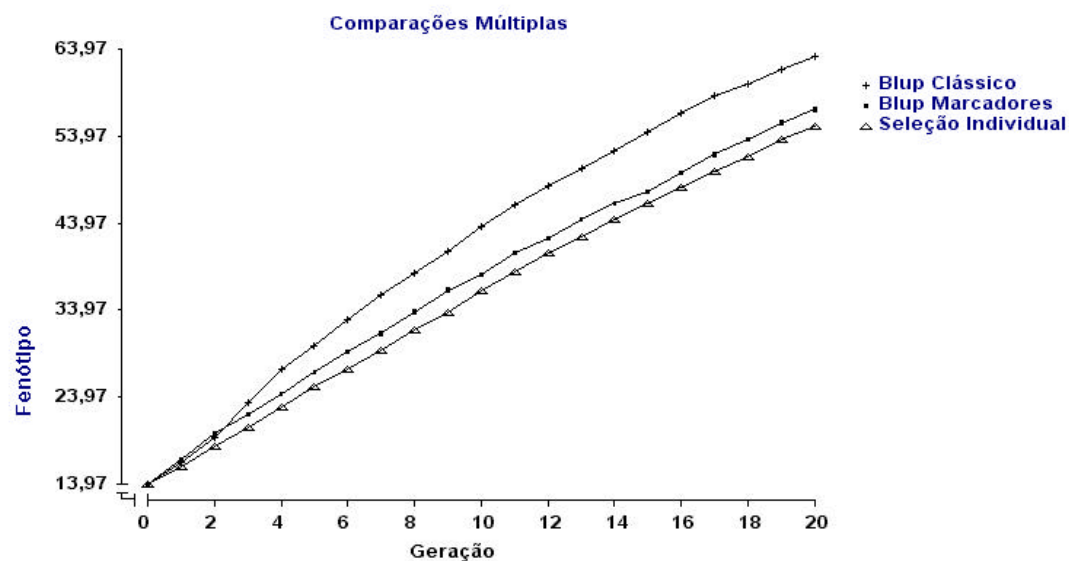


Figura 4.1 - Valores fenotípicos médios observados para reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA) utilizando BLUP, BLUPM e SI.

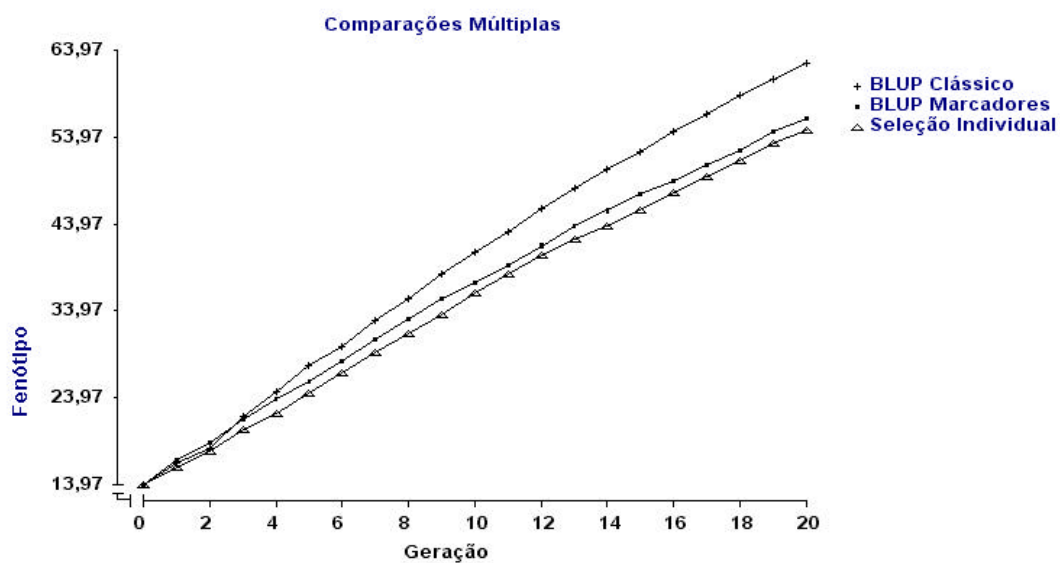


Figura 4.2 - Valores fenotípicos médios observados para exclusão de irmãos completos (EIC) utilizando BLUP, BLUPM e SI.

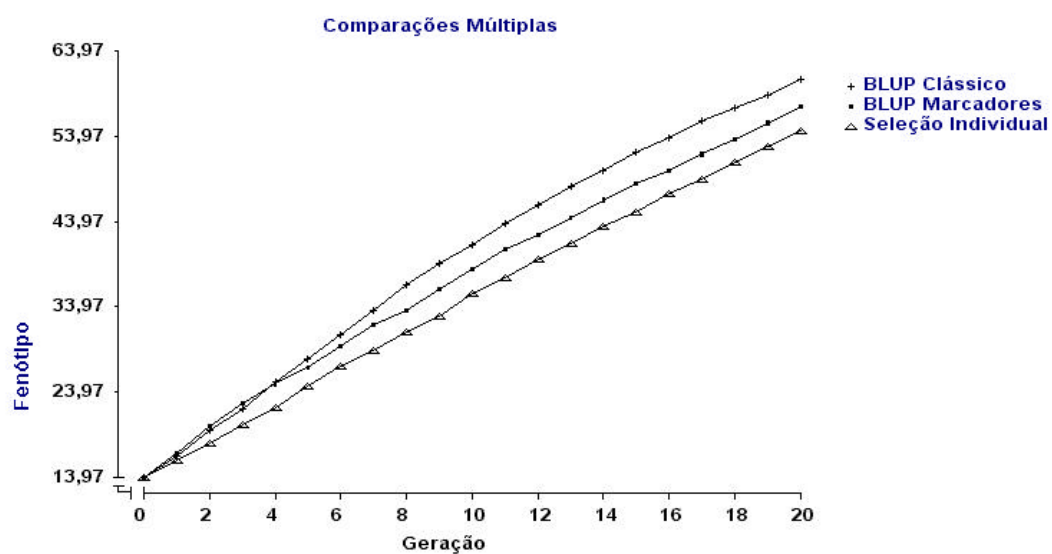


Figura 4.3 - Valores fenotípicos médios observados para exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI) utilizando BLUP, BLUPM e SI.

Quadro 4 - Comparação do progresso genético após 5 gerações de seleção

Sistema acasalamento	Método de Seleção		
	SI	BLUP	BLUPM
RAA	100,00	121,14	124,22
EIC	100,00	129,41	120,63
EICMI	100,00	130,64	127,75

SI – Seleção Individual, BLUP – BLUP Clássico, BLUPM – BLUP Marcadores

RAA – Reprodutores Acasalados ao acaso, EIC – Exclusão de Irmãos Completos, EICMI – Exclusão de Irmãos Completos e Meio-irmãos

Quadro 5 - Comparação do progresso genético após 20 gerações de seleção

Sistema acasalamento	Método de Seleção		
	SI	BLUP	BLUPM
RAA	100,00	121,00	103,81
EIC	100,00	119,89	105,85
EICMI	100,00	118,96	111,09

SI – Seleção Individual, BLUP – BLUP Clássico, BLUPM – BLUP Marcadores

RAA – Reprodutores Acasalados ao acaso, EIC – Exclusão de Irmãos Completos, EICMI – Exclusão de Irmãos Completos e Meio-irmãos

Os valores fenotípicos médios das populações aumentaram, ao longo das gerações, para todos os métodos de seleção e sistemas de acasalamento, mostrando que em todas as situações houve ganho genético, entretanto, em magnitudes diferentes.

Observou-se que o BLUP foi superior ao BLUPM e este superior à SI no decorrer das 20 gerações, independentemente do sistema de acasalamento dos reprodutores selecionados (Figuras 4.1 a 4.3). Pôde-se observar também que, nas gerações iniciais, da 1^a até aproximadamente a 5^a geração, os valores fenotípicos obtidos pelo BLUP e BLUPM são bastante semelhantes. Isso mostrou que o BLUPM tem potencial, já que superou a SI após 20 gerações de seleção e nas iniciais apresentou comportamento semelhante ao BLUP.

Outro fator que deve ser levado em conta é que neste estudo foi considerado o BLUP utilizando matriz de parentesco com 0% de erro de pedigree, e isto não é verificado nas populações reais, onde trabalhos, como o de GELDERMANN et al. (1986), mostram níveis de erros de identificação de paternidade de 4 a 23%, e RON et al. (1996) que citam que erros de paternidade podem atingir até 20% dos registros de animais em vários países. Os erros de pedigree reduzem o ganho genético esperado pela seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP, principalmente para características de baixa herdabilidade, na quais a informação correta de parentesco é de grande importância. Isso pode ser verificado nos trabalhos de

LONG et al. (1990) que observaram reduções médias na expectativa do ganho genético de 12,4% para característica com herdabilidade 0,13 quando se utilizou o BLUP com 20% de erro de pedigree e CARNEIRO (1998) que observou redução média em ganho genético por geração de 4,1, 5,3 e 8,9% para o BLUP com 10, 15 e 20% de erros de pedigree, respectivamente.

No Quadro 4 pode-se observar a grande superioridade do BLUP e BLUPM em relação à SI até a 5^a geração de seleção. O BLUP apresentou superioridade em ganho genético de 21,14, 29,41 e 30,64% e o BLUPM de 24,22; 20,63 e 27,75%, para os sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI, respectivamente.

Este comportamento bastante semelhante do BLUP e BLUPM em promover ganhos genéticos, pela seleção, até a 5^a geração, não foi observado até a 20^a geração, na qual o BLUPM apresentou eficiência bem menor (Quadro 5). Entre os fatores que podem estar provocando esse comportamento pode-se citar os fatos de o BLUPM ter promovido maior fixação de alelos, tanto favoráveis quanto desfavoráveis, induzido maior endogamia e ter sido o método que mais reduziu o limite da seleção. Entretanto, deve-se salientar que nas gerações iniciais de seleção, em torno da 5^a geração, todos os indivíduos das populações já devem ter a maioria das marcas utilizadas para calcular a similaridade genética, visto que se trata de característica de baixa herdabilidade (0,10) e o peso dado às informações de parentesco é muito grande. Assim deve-se, após as gerações iniciais, substituir essas marcas por outras para que se possa manter os ganhos por seleção próximos do BLUP.

Esse comportamento parece ser característico das técnicas que utilizam marcadores moleculares, seja na seleção assistida por marcadores (MAS), seja na utilização de marcadores para cálculo da similaridade genética para serem usados em métodos de seleção de características quantitativas, no qual os métodos baseados em marcadores, só são eficientes por poucas gerações. EUCLYDES (1996) mostrou que quando a característica estudada foi de baixa herdabilidade (0,10), o MAS conseguiu ser superior à Seleção Individual somente durante três a quatro gerações.

Nas Figuras 5.1 e 5.2 são apresentados os valores fenotípicos médios de 30 repetições nos três sistemas de acasalamento, obtidos pelo BLUP e BLUPM, respectivamente.

Pode-se observar que a população selecionada com base no BLUP e reprodutores selecionados acasalados aleatoriamente (RAA) proporcionaram valores fenotípicos médios ligeiramente superiores aos sistemas que faziam a exclusão do acasalamento entre irmãos (EIC e EICMI) (Figura 5.1).

CUNHA (2001), trabalhando com dados simulados, relata que os tipos de acasalamentos que apresentaram melhores resultados, quanto aos valores fenotípicos, foram os que excluíram acasalamentos entre irmãos. Entretanto, nesse estudo, o maior tamanho efetivo utilizado foi de 36,36 e foram avaliados os valores fenotípicos até a 50^a geração. No trabalho atual foram usadas populações com tamanho efetivo 66,66 e estas foram selecionadas apenas até a 20^a geração. No estudo desenvolvido por CUNHA (2001), até a 20^a geração, parece que a seleção, nos diferentes sistemas de acasalamento, não diferiu quanto aos ganhos proporcionados, muito embora, nesse trabalho, não se tenha colocado no mesmo gráfico, simultaneamente, os três sistemas de acasalamento (RAA, EIC e EICMI) para o mesmo método de seleção.

Com relação ao desempenho do BLUPM, nos diferentes sistemas de acasalamento, ao longo das 20 gerações, não foram observadas diferenças com relação aos valores fenotípicos médios (Figura 5.2).

Parece claro que os sistemas de acasalamento que excluem acasalamentos entre irmãos são mais efetivos em exercerem controle da taxa de endogamia (Figuras 6.1, 6.2 e 6.3), mas restringem os métodos que utilizam o BLUP (BLUP e BLUPM) que tem como grande vantagem a utilização da informação de parentesco, via matriz de parentesco ou de similaridade genética. QUINTON et al. (1992) citam que, para os mesmos níveis de endogamia, diferenças entre os métodos de seleção são muito menores, podendo a SI superar o BLUP. Os resultados apresentados no estudo atual mostram que os tamanhos efetivos das populações sob seleção são tão ou mais importantes que os sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados.

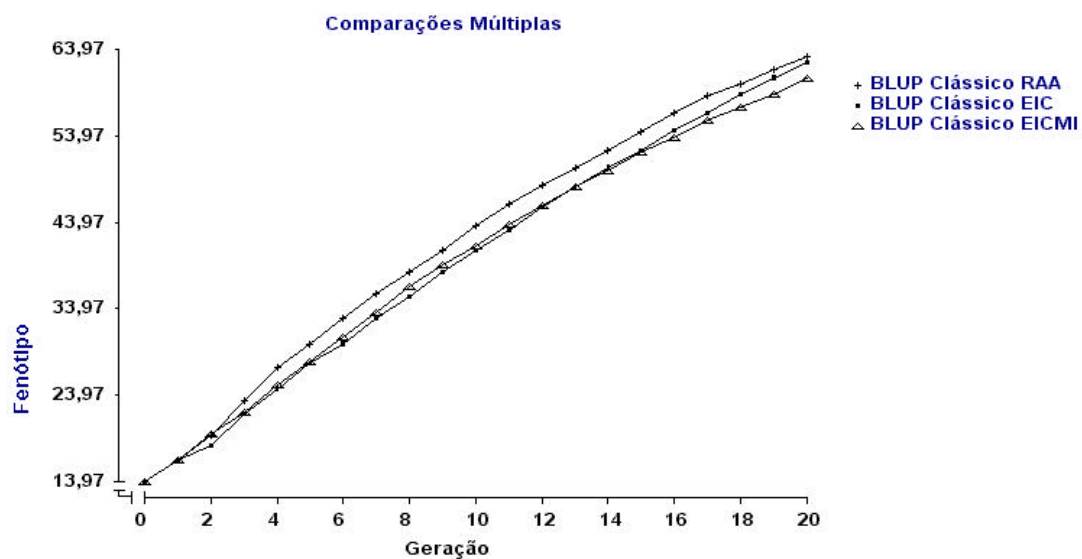


Figura 5.1 - Valores fenotípicos médios observados utilizando BLUP e os sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI.

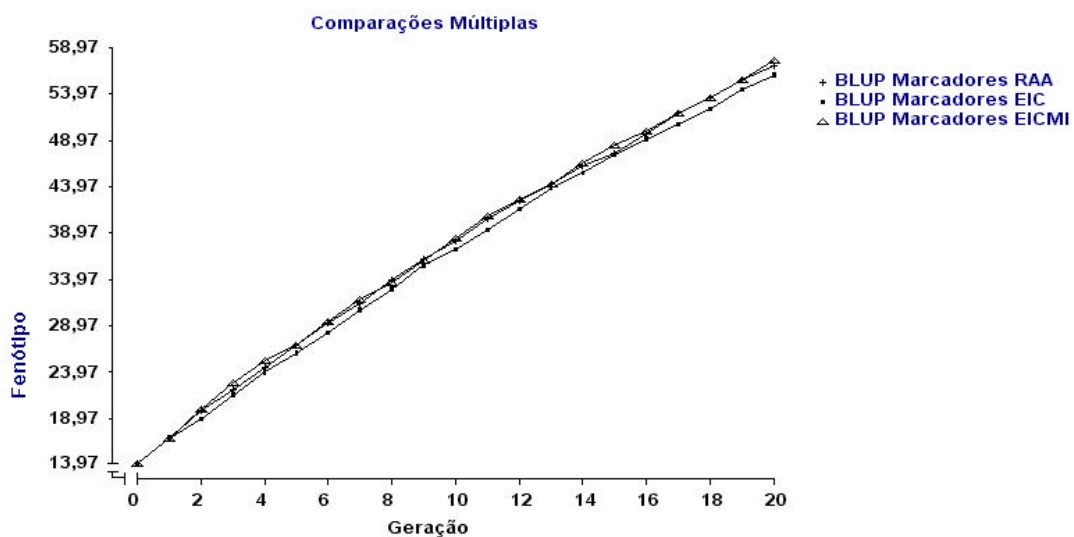


Figura 5.2 - Valores fenotípicos médios observados utilizando BLUPM e os sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI.

Endogamia média

Os valores da endogamia média obtidos de 30 repetições, ao longo de 20 gerações, são apresentados nas Figuras 6.1, 6.2 e 6.3, e referem-se a populações submetidas à seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP, pelo BLUPM e pela SI nos sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI, respectivamente.

Nas Figuras 7.1 e 7.2 são apresentados os valores da endogamia média, com os sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI, obtidos pelo BLUP e pelo BLUPM.

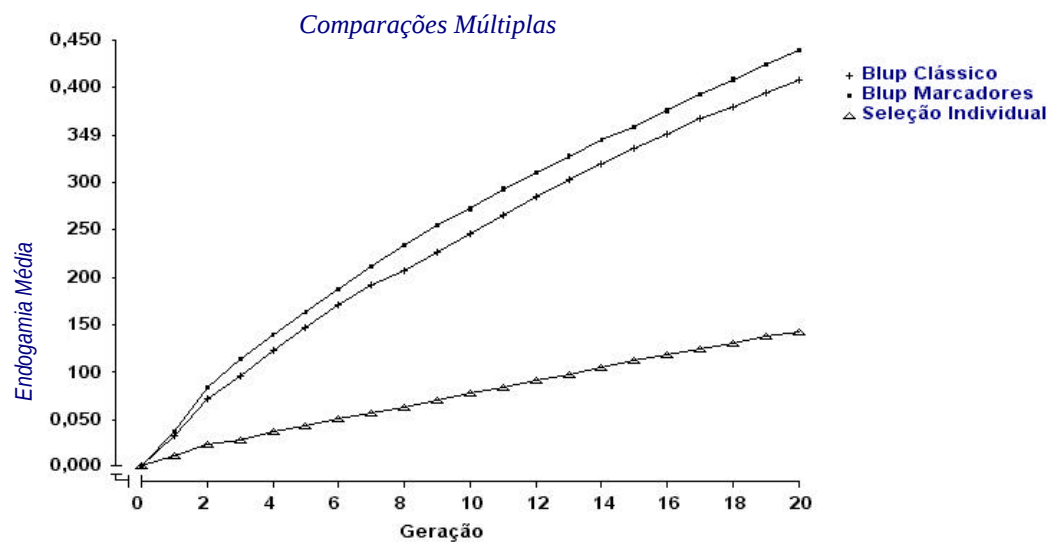


Figura 6.1 - Endogamia média obtida para reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), utilizando BLUP, BLUPM e SI.

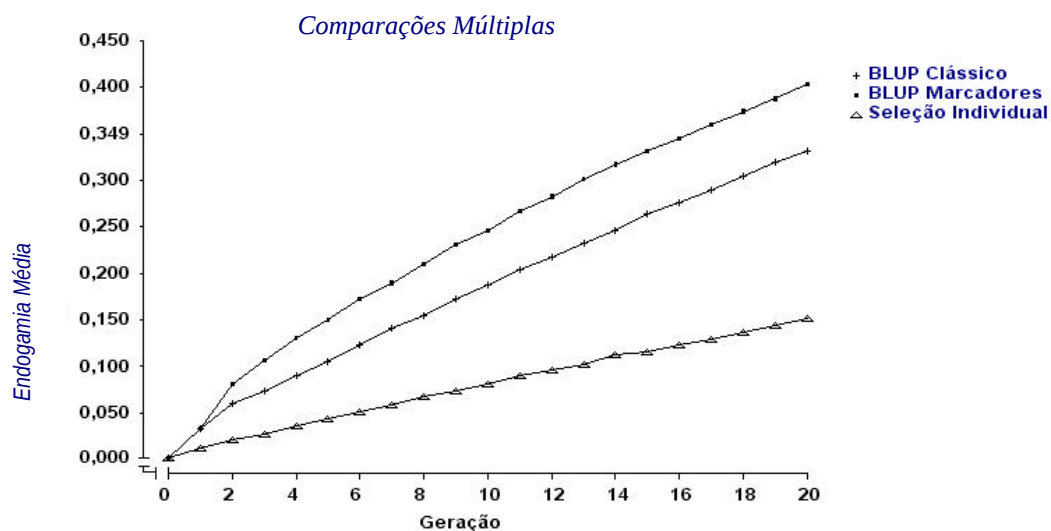


Figura 6.2 - Endogamia média obtida para exclusão de irmãos completos (EIC), utilizando BLUP, BLUPM e SI.

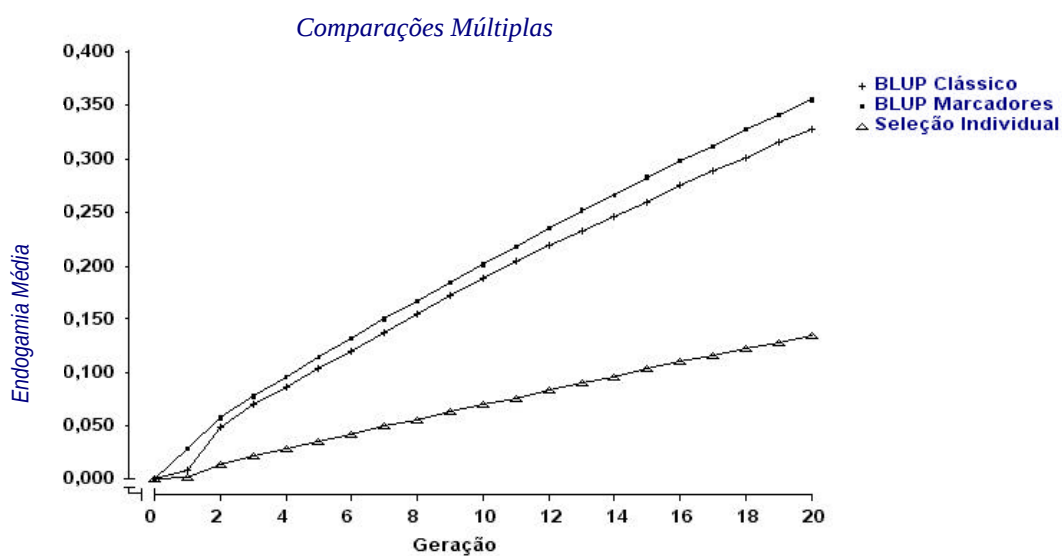


Figura 6.3 - Endogamia média obtida para exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), utilizando BLUP, BLUPM e SI.

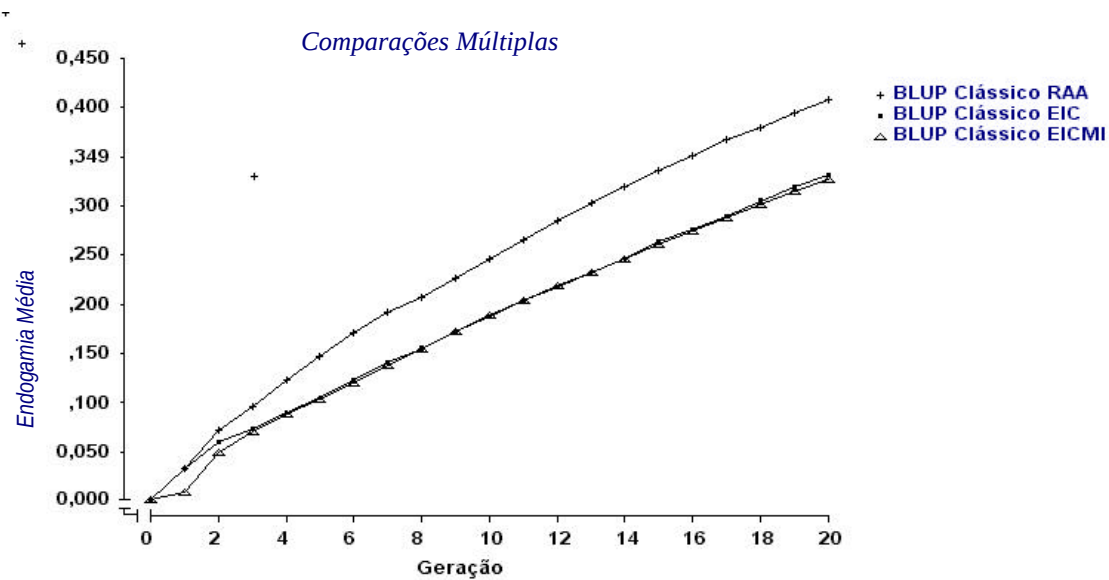


Figura 7.1 - Endogamia média utilizando BLUP nos sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI.

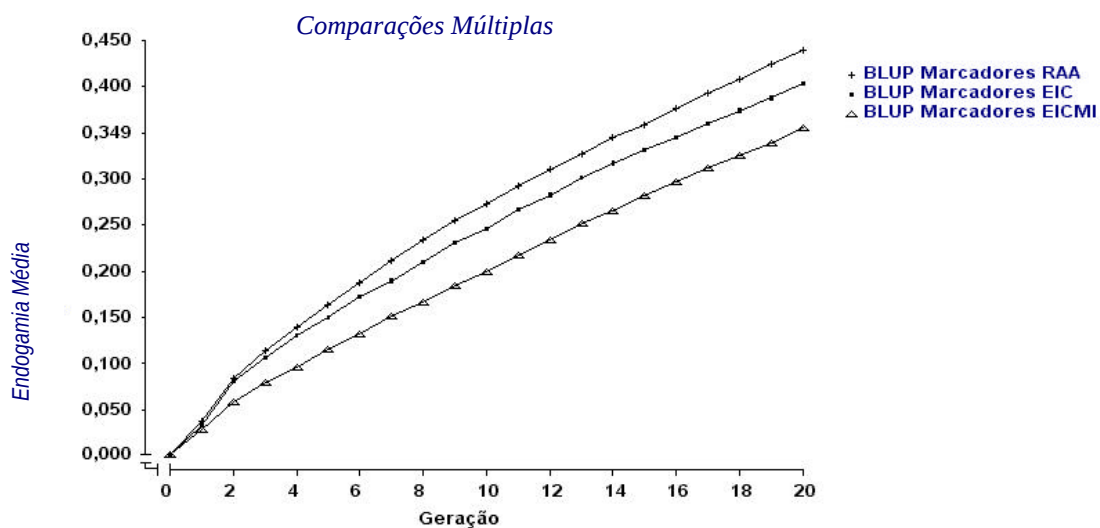


Figura 7.2 - Endogamia média utilizando BLUPM nos sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI.

Pode-se observar, pelas Figuras 6.1, 6.2 e 6.3, que houve aumentos nos valores da endogamia, no decorrer das gerações, para todos os métodos de seleção com os diferentes sistemas de acasalamento.

As taxas de aumento da endogamia foram maiores para o BLUPM, seguido pelo BLUP, sendo que o método que levou a menores taxas de endogamia foi a SI. Esse resultado era esperado, visto que os métodos que utilizam a metodologia de modelos mistos (BLUP e BLUPM) tendem a conduzir a maiores taxas de endogamia que a SI, em virtude desses métodos selecionarem indivíduos mais aparentados (BELONSKY e KENNEDY, 1988, KUHLEERS e KENNEDY, 1992, QUINTON et al., 1992, JEYARUBAN et al., 1995, QUINTON e SMITH, 1995 e MUIR, 2000).

Ao se avaliar o aumento na taxa de endogamia no BLUP e BLUPM, para os diferentes sistemas de acasalamento (Figuras 7.1 e 7.2) respectivamente, observou-se que, quando os reprodutores selecionados foram acasalados ao acaso (RAA), houve taxas maiores de endogamia até a 20^a geração. Já os métodos que excluíram o acasalamento de irmãos (EIC e EICMI) foram os que permitiram maior controle da taxa de aumento da endogamia. Vários trabalhos mostram que evitar acasalamento entre parentes pode reduzir a endogamia. Pode-se citar os trabalhos de TORO e PERES-ENCISO (1990), LEITCH et al. (1994), CABALLERO et al. (1996), WANG (1997) e CUNHA (2002).

Para o BLUP, não se observaram diferenças nas taxas de aumento da endogamia quando foram utilizados os sistemas de acasalamento EIC e EICMI. Entretanto, para o BLUPM, o sistema de acasalamento que excluía irmãos completos e meio-irmãos proporcionou maior controle da taxa de endogamia. Isso mostra que o BLUPM além de causar maiores aumentos nas taxas de endogamia em todos os sistemas de acasalamento é o que mais se beneficia dos sistemas que restringem os acasalamentos entre irmãos.

O BLUPM, que utiliza a matriz de similaridade genética calculada por meio de marcadores, é mais eficiente em identificar alelos em comum entre indivíduos do que o BLUP, que utiliza o parentesco médio. Desta forma, o BLUPM conduz a maiores taxas de endogamia (Figuras 6.1, 6.2 e 6.3) e a restrição de acasalamento entre irmãos completos e meio-irmãos torna-se mais

eficiente no controle do aumento da taxa de endogamia do que a restrição apenas de irmãos completos.

Perdas e ganhos por fixação de alelos

Os valores, em percentagem, de perdas por fixação de alelos desfavoráveis e ganhos por fixação de alelos favoráveis, respectivamente, são apresentados da Figura 8.1 à 8.6, para seleção baseada nos valores genéticos preditos pelo BLUP, pelo BLUPM e pela SI, para cada um dos diferentes sistemas de acasalamento utilizados (RAA, EIC e EICMI).

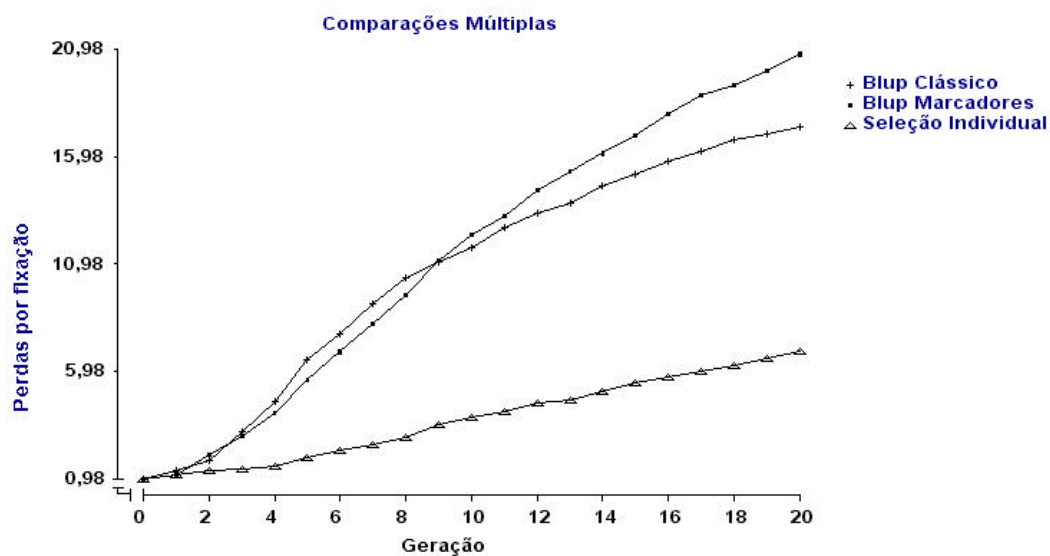


Figura 8.1 - Valores médios, em percentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis com RAA utilizando BLUP, BLUPM e SI.

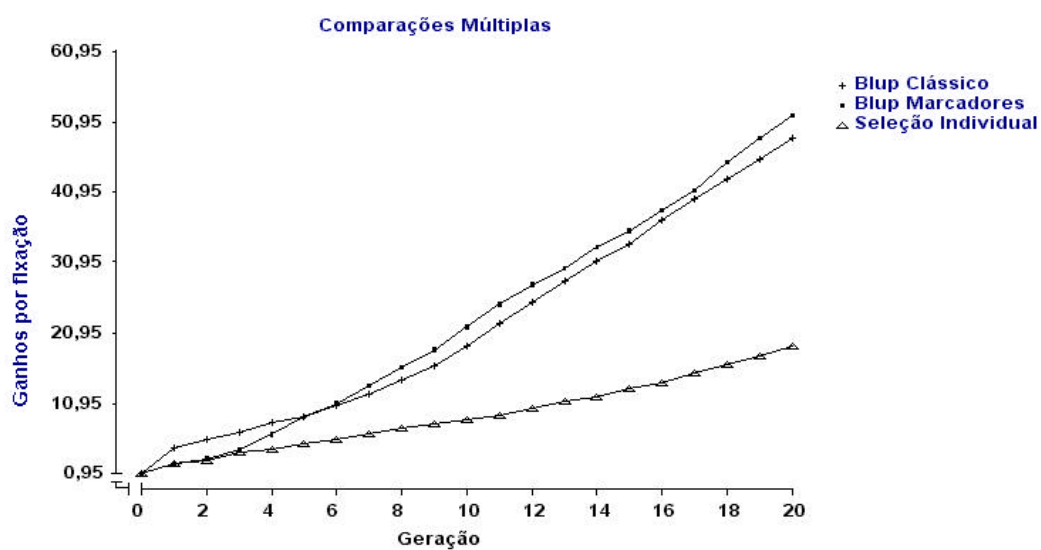


Figura 8.2 - Valores médios, em percentagem, dos ganhos por fixação de alelos favoráveis com RAA utilizando BLUP, BLUPM e SI.

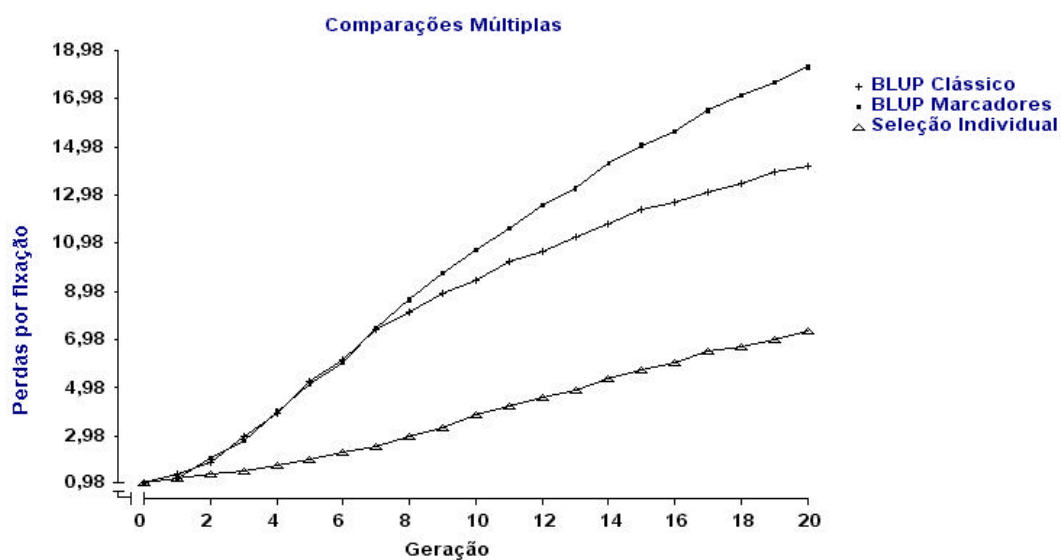


Figura 8.3 - Valores médios, em percentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis com EIC utilizando BLUP, BLUPM e SI.

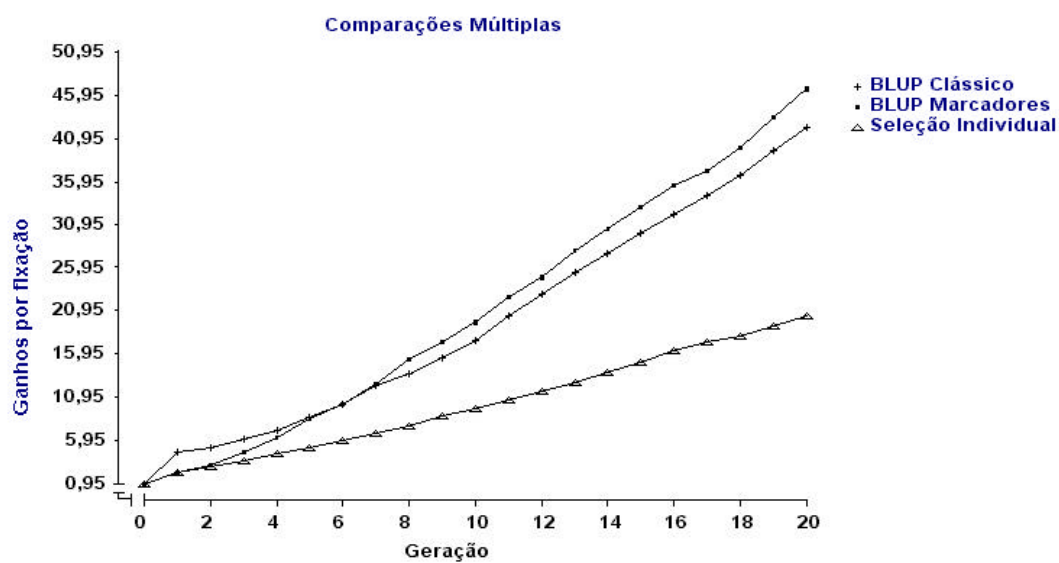


Figura 8.4 - Valores médios, em percentagem, dos ganhos por fixação de alelos favoráveis com EIC utilizando BLUP, BLUPM e SI.

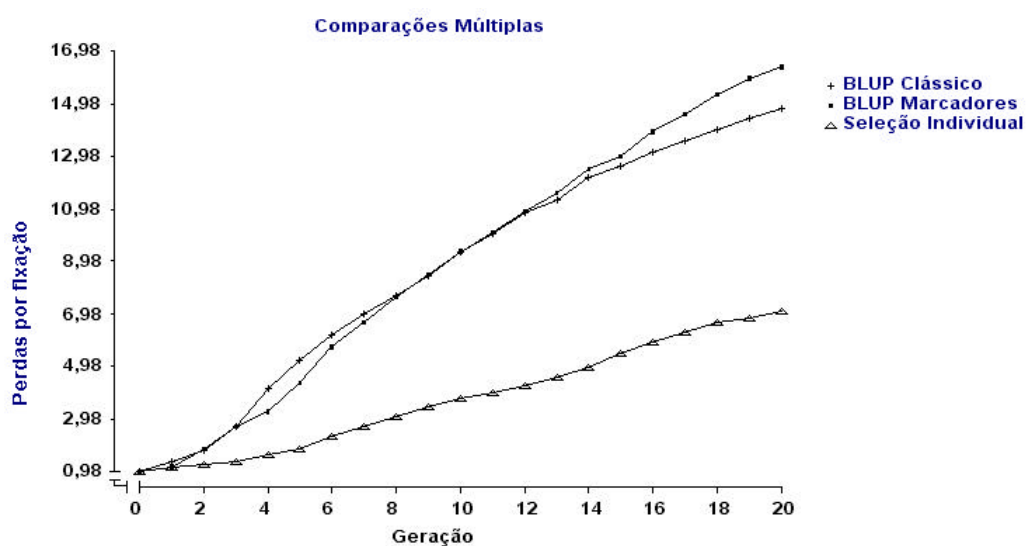


Figura 8.5 - Valores médios, em percentagem, das perdas por fixação de alelos desfavoráveis com EICMI utilizando BLUP, BLUPM e SI.

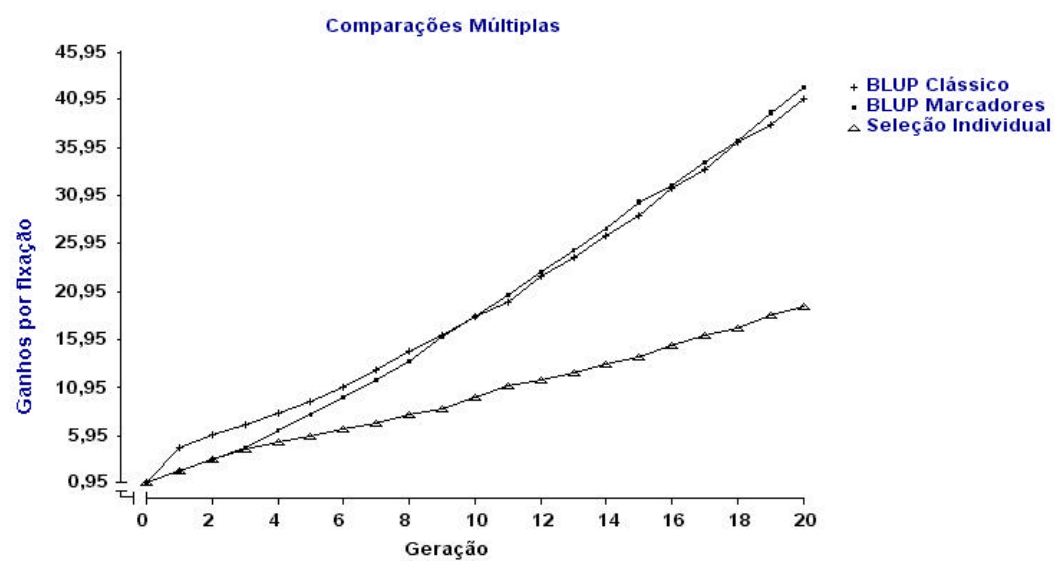


Figura 8.6 - Valores médios, em percentagem, dos ganhos por fixação de alelos favoráveis com EICMI utilizando BLUP, BLUPM e SI.

Observou-se que ocorreram aumentos nas taxas de fixação de alelos, tanto no sentido favorável quanto no sentido desfavorável, para todos os métodos de seleção nos diferentes sistemas de acasalamento, o que levou a perdas de variabilidade genética causadas pela fixação.

Entre os métodos de seleção, a SI foi o que levou a menores taxas de fixação de alelos, tanto favoráveis quanto desfavoráveis. Esse fato foi também observado por autores como EUCLYDES (1996), CARNEIRO (1998) e CUNHA (2001). Estes trabalhos mostraram que o uso da SI preserva mais a variabilidade genética das populações, o que permite que esse método venha a longo prazo, acima de 20 a 30 gerações, alcançar maiores ganhos que os métodos baseados no BLUP, quando se trata da seleção de uma característica quantitativa de baixa herdabilidade.

Os métodos BLUP e BLUPM foram os que apresentaram maiores taxas de fixação de alelos (favoráveis e desfavoráveis). Isso parece estar relacionado ao fato desses métodos atribuírem grande importância às informações da família, principalmente quando se consideram características de baixa herdabilidade, como foi o caso deste estudo. Isso conduz a taxas maiores de endogamia (Figuras 6.1, 6.2 e 6.3) o que, segundo FALCONER (1981), tende a aumentar a frequência de fixação de alelos desfavoráveis. Outro fato que pode contribuir para tal fenômeno é a existência de correlações genéticas positivas entre alelos favoráveis e desfavoráveis. Isso indica que ao fixar alelos favoráveis, os desfavoráveis também seriam fixados. EUCLYDES (1996) cita ainda que o BLUP é capaz de localizar indivíduos portadores de locos quantitativos “importantes” e fixá-los nos alelos favoráveis. Contudo, durante a fixação de alelos de maiores valores fenotípicos, ocorrem perdas, ou seja, fixações nos alelos desfavoráveis de locos de menor importância.

Com relação a perdas e ganhos pela fixação de alelos, o BLUPM tendeu a superar o BLUP no decorrer das gerações, levando a percentagens maiores de alelos fixados tanto favoravelmente quanto desfavoravelmente. Isso pareceu estar relacionado ao fato dos marcadores utilizados para calcular a similaridade genética serem jogados de forma aleatória no genoma, podendo marcar tanto regiões de similaridade favoráveis quanto desfavoráveis. O grande peso dado às informações de família pelos métodos baseados no

BLUP, principalmente para características de baixa herdabilidade, causa esse aumento nas taxas de fixação de alelos.

Para o BLUPM, a fixação de alelos desfavoráveis tornou-se mais intensa entre a 6^a e a 10^a de seleção, ultrapassando o BLUP (Figuras 8.1, 8.3 e 8.5), o que fez com que o BLUPM não apresentasse desempenho tão bom, em ganhos por seleção, quanto o BLUP, a partir das gerações iniciais (Figuras 4.1 a 4.3 e Quadros 3 e 4).

Os sistemas que excluíram o acasalamento entre irmãos levaram a menores perdas por fixação de alelos desfavoráveis, para os métodos BLUP e BLUPM. Pode-se observar, para o BLUPM, que as perdas por fixação de alelos desfavoráveis (Figuras 8.1, 8.3 e 8.5) chegaram em torno de 20,98, 18,98 e 16,98 unidades percentuais para os sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI, respectivamente. Entretanto, a seleção em populações que utilizaram esses sistemas de acasalamento, levou a menores ganhos por fixação de alelos favoráveis (Figuras 8.2, 8.3 e 8.6), nos quais o BLUPM chegou em torno de 52,00 47,00 e 42,00 unidades percentuais para os sistemas de acasalamento RAA, EIC e EICMI, respectivamente. Assim, a menor taxa de fixação de alelos desfavoráveis, nos sistemas que excluíram acasalamento entre irmãos (EIC, EICMI), não refletiu em maiores ganhos ao longo das gerações (Figura 5.2), pois são sistemas que limitam os métodos que utilizam a metodologia de modelos mistos, por restringir o acasalamento entre indivíduos aparentados.

4. CONCLUSÕES

Conclui-se que o BLUP Marcadores pode ser ferramenta útil, quando existem problemas na identificação correta do parentesco dos animais, principalmente nas gerações iniciais.

Os diferentes sistemas de acasalamento dos reprodutores selecionados não levaram a grandes diferenças em ganho genético para os métodos baseados no BLUP ao longo das 20 gerações de seleção. Com relação à endogamia, os sistemas que excluem o acasalamento entre irmãos proporcionaram menores taxas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGGREY, S.E., LIN, C.Y., CHENG, K.M. Size of breeding populations required for selection programs. **Theor. Appl. Genet.**, v. 91, p. 553-556, 1995.
- ALMEIDA, S.E.M., MACHADO, M.S.N., STEIGLEDER, C.S., et al. Genetic diversity in a Brazilian bovine herd on four microsatellite loci. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, n. 2, p. 347-350, 2000.
- BELONSKY, G. M., KENNEDY, B. W. Selection on individual phenotype and best linear unbiased predictor of breeding value in a closed swine herd. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v. 66, p.1124-1131, 1988.
- BERGMANN, J. A. Avaliação genética – Conceitos básicos. In: CONGRESSO BRASILEIRO DAS RAÇAS ZEBUINAS, 1, 1994, Uberaba. **Anais**. Uberaba: ABCZ, 1994. p. 34-41
- BULMER, M. G. The effect of selection on genetic variability. **The American Naturalist**, v. 105, n. 943, p. 201-211, 1971.
- CABALLERO, A. Developments in the prediction of effective population size. **Heredity**, v. 73, p.657-679, 1994.
- CABALLERO, A., SANTIAGO, E., TORO, M. A. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. **Animal Science**, v. 62, p. 431-442, 1996.
- CARNEIRO, A. P. S. *Efeito do grau de conexidade dos dados sobre a avaliação genética animal*. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1999. 62 p. Tese (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1999.

- CARNEIRO, P. L. S. *Efeito de erros de pedigree na avaliação genética animal*. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1998. 79 p. Tese (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, 1998.
- CARNEIRO, P. L. S., CORRÊA, F. J. C., CARNEIRO JÚNIOR, J. M., EUCLYDES, R. F., PEREIRA, C. S., TORRES, R. A., SILVA, M. G. M. Efeito do tamanho da população na resposta à seleção. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**. (no prelo).
- CORRÊA, F. J. C. *Avaliação de métodos de seleção tradicionais, assistida por marcadores moleculares e por genes candidates, com dados simulados*. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2001. 54 p. Tese (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 2001.
- CROW, J. F.; KIMURA, M. **An Introduction to Population Genetics Theory**. New York: Harper and Row, 1970.
- CUNHA, E. E. *Avaliação de tipos de acasalamentos em populações selecionadas, utilizando-se dados simulados*. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2001. 104 p. Tese (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 2001.
- DEKKERS, J.C.M. Asymptotic response to selection on best linear unbiased predictors of breeding values. **Anim. Prod.**, v. 54, p. 351-360, 1992.
- EISEN, E. J., HANRAHAN, J. P., LAGATES, J. E. Effects of population size and selection intensity on correlated responses to selection for postweaning gain in mice. **Genetics**, v. 74, p. 157-170, 1973.
- EISEN, E. J. Population size and selection intensity effects on long term selection response in mice. **Genetics**, v. 79, p. 305-323, 1975.
- EISEN, E. J. Conclusions from long-term selection experiments whit mice. **Journal Series of North Carolina Agricultural Research Service**. Raleigh, N. C. USA, p. 305-319, 1980.
- EUCLYDES, R.F. *Uso do sistema para simulação **Genesys** na avaliação de métodos de seleção Clássicos e associados a marcadores moleculares*. Viçosa, MG, Universidade Federal de Viçosa, 1996. 149 p. Tese (Doutorado em zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, 1996.

EUCLYDES, R. F., GUIMARÃES, S.E.F. Associação dos métodos tradicionais de seleção à seleção assistida por marcadores moleculares. **Rev. Bras. Reprod. Anim.**, Belo Horizonte, v. 21, n. 3, p. 89-96, 1997. (Anais do I Fórum Nacional de Equideocultura. XII Congresso Brasileiro de Reprodução Animal)

FALCONER, D.S. **Introdução a genética quantitativa**. Tradução de M. A. Silva e J. C. Silva. Viçosa, MG: UFV, Impr. Univ., 1981. 279p.

FALCONER, D.S., MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. ed. 4, Longman, London. 1996.

FAMULA, R. F. Simple and rapid inversion of additive relationship matrices incorporating parental uncertainty. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v. 70, p.1045-1048, 1992.

FAMULA, R. F. The contribution of progeny of uncertain paternity to the accuracy of sire evaluation . **J. Anim. Sci.**, Champaign, v. 71, p.1136-1141, 1993.

FARIA, F.J.C., VERCESI FILHO, A.E., MADALENA, F.E., PENNA, V.M., JOSAHKIAN, L.A. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Guzerá. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001a. p.480-481.

FARIA, F.J.C., VERCESI FILHO, A.E., MADALENA, F.E., JOSAHKIAN, L.A. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Gir Mocho. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001b. p.482-483.

FARIA, F.J.C., VERCESI FILHO, A.E., MADALENA, F.E., JOSAHKIAN, L.A. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Nelore Mocho. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001c. p.483-484.

FARIA, F.J.C., VERCESI FILHO, A.E., MADALENA, F.E., JOSAHKIAN, L.A. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Gir. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001d. p.484-485.

FARIA, F.J.C., VERCESI FILHO, A.E., MADALENA, F.E., JOSAHKIAN, L.A. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Indubrasil. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001e. p.485-486.

- FARIA, F.J.C., VERCESI FILHO, A.E., MADALENA, F.E., JOSAHKIAN, L.A. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Nelore. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001f. p.486-487.
- FARIA, F.J.C., VERCESI FILHO, A.E., MADALENA, F.E., JOSAHKIAN, L.A. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Tabapuã. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001g. p.488-489.
- FERREIRA, M.L. Inventário Tecnológico e Aplicações no Setor Agrícola e Florestal, 2001. <http://www.bdt.org.br/publicacoes/padct/bio/cap8/3/>
- FONSECA, R. *Efeito da violação de pressuposições da metodologia de modelos mistos na avaliação genética animal*. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1999. 57 p. Tese (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- GELDERMANN, H., PIEPER, U., WEBER, W. E. Effect of misidentification on the estimation of breeding value and heritability in cattle. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v. 63, p.1759-1768, 1986.
- GILBERT, D. A., PACKER, C., PUSEY, A.E., STEPHENS, J.C., O'BRIEN, S.J. Analytical DNA fingerprinting in Lions: Parentage, genetic diversity, and kinship. **J. of Heredity**, v. 82, p. 378-386, 1991.
- GODDARD, M.G., SMITH, C. Optimum number of bull sires in dairy cattle breeding. **J. Dairy Sci.**, v. 73, p. 1113-1122, 1990.
- HENDERSON, C.R. Rapid method for computing the inverse of a relationship matrix. **J. Dairy Sci.**, Champaign, v. 58, p.1727-1730, 1975.
- HENDERSON, C.R. Use of an average numerator relationship matrix for multiple-sire joining. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v. 66, n. 7, p.1614-1621, 1988.
- HILL, W.G. Effects of population size on response to short and long term selection. **J. Anim. Breed. Genet.**, v. 102, p. 161-173, 1985.
- ISRAEL, C., WELLER, J.I. Effect of misidentification on genetic gain and estimation of breeding value en dairy cattle populations. **J. Dairy Science**, v. 83, n.1, p. 181-187, 2000.

- JEYARUBAN, M. G., GIBSON, J. P., GOWE, R. S. Comparison of index selection and best linear unbiased prediction for simulated layer poultry data. **Poultry Science**, Champaign, v. 74, p.1566-1576, 1995.
- KEELE, J. W., JOHNSON, R. K., YOUNG, L. D., et al. Comparison of methods of predicting breeding values of swine. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v..66, p. 3040-3048, 1988.
- KENNETH, E.W. Conclusions from long-term selection experiments with mice. Presented to THE THIRTY-EIGHTH ANNUAL BREEDERS' ROUNDTABLE. St. Louis, Missouri, May 4, 1989.
- KERR, R. J., HAMMOND, K., KINGHORN, B. P. Effects of multiple-sire matings on genetic evaluations, selection response and rates of inbreeding. **Livest. Prod. Sci.**, Amsterdam, v. 38, p.161-168, 1994.
- KIMURA, M. **The Neutral Theory of Molecular Evolution**. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- KINGHORN, B., Van Der WERF, J., DEKKERS, J. Quantitative genetics for new technologies in animal breeding (course notes); Chapter 4 (Relationships, inbreeding and genetic drift), 28 june – 2 july 1999.
- KUHLERS, D. L., KENNEDY, B. W. Effect of culling on selection response using phenotypic selection or best linear unbiased prediction of breeding values in small, closed herds of swine. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v..70, p. 2338-2348, 1992.
- KUHNLEIN, U., DAWE, Y., ZADWORN, D., GAVORA, J.S. DNA fingerprinting: a tool for determining genetic distances between strains of poultry. **Theor Appl Genet**, v. 77, p. 669-672, 1989.
- LEITCH, H. W., SMITH, C., BURNSIDE, E. B., QUINTON, M. Genetic response and inbreeding with different selection methods and mating designs for nucleus breeding programs of dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, v. 77, n. 6, p. 1702-1718, 1994.
- LONG, T.E., JOHNSON, R.K., KEELE, J.W. Effects of errors in pedigree on three methods of estimating breeding value for litter size, backfat and average daily gain in swine. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v. 68, p. 4069-78, 1990.

- LUSH, J.L. Melhoramento genético dos animais domésticos. Centro de Publicações Técnicas da Aliança – USAID. 1964. 507p.
- MABRY, J.W., BENYSHEK, L.L., JOHNSON, M.H. et al. A comparison of methods for ranking boards from different central test station. **J. Anim. Sci.**, v. 65, p. 56-63, 1987.
- MABRY, J. W. e SEE, M. T. Selection with animal model versus selection within contemporary groups for swine. **J. Dairy Sci.**, Champaign, v.73, p.2657-2665, 1990.
- MANNEN, H., TSUJI, S., GOTO, N. OHTAGAKI, S. Genetic similarity using DNA fingerprinting in cattle to determine relationship coefficient. **J. of Heredity**, v. 84, p. 166-169, 1993.
- MARTINEZ, M.L., VUKASINOVIC, N. Algoritmo para calculo da proporção de genes idênticos por descendência (IBD), para mapear QTL em famílias de meio-irmãos. **Rev. Bras. Zootec.** v. 29, n. 02, p. 443, 2000.
- MEUWISSEN, T.H.E. A deterministic model for the optimization of dairy cattle breeding. **Anim. Prod.**, v. 49, p. 193-202, 1989.
- MEUWISSEN, T.H.E. Reduction of selection differentials in finite populations with a nested full half sib family structure. **Biometrics**, v. 47, p. 195-203, 1990.
- MEUWISSEN, T. H. E., WOOLLIAMS, J. A. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. **Theor Appl Genet**, v. 89, p. 1019-1026, 1994.
- MIGLIOR, F., BURNSIDE, E.B. Inbreeding of Canadian Holstein cattle. **J Dairy Sci.** v.78, p. 1163-1167, 1995.
- MUIR, W. M. The interaction of selection intensity, inbreeding depression, and random genetic drift on short and long-term response to selection: Results using finite locus and finite population size models incorporating directional dominance. **Proceeding of the American society of Animal Science**, 2000 (<http://www.google.com.br/search?hl=pt&ie=UTF8&oe=UTF8&q=blup+and+genetic+drift&lr>).
- OLIVEIRA, D.A.A. *Identificação de fenogrupos do sistema B e de grupos sanguíneos presentes, em zebuínos e em mestiços*. Belo Horizonte: UFMG, Escola de Veterinária. 1994. 79 p. Tese (Doutorado em Ciência Animal).

- PENNA, V. M., MADALENA, F. E., OLIVEIRA, D. A., LIMA, R. M. G. Testes de paternidade: investimento em credibilidade. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL, 2, 1998, Uberaba - MG. **Anais...** Uberada: 1998. p. 35-40.
- QUINTON, M., SMITH, C., GODDARD, M. E. Comparison of selection methods at the same level of inbreeding. **J. Anim. Sci.**, Champaign, v. 70, p.1060-1067, 1992.
- QUINTON, M., SMITH, C. Comparison of evaluation-selection system for maximizing genetic response at same level of inbreeding. **J. Anim. Sci.**, v. 73, n. 8, p.2208-2212, 1995.
- ROBERTSON, A. A theory of limits in artificial selection. **Proc. R. Soc. Lond. B.**, v. 153, p.234-249, 1960.
- ROBINSON, J. A. B., WILTON, J. W., SCHAFFER, L. R. Accuracy of selection index and best linear unbiased prediction for within-herd selection with assortative mating of beef cattle. **Can. J. Anim. Sci.**, Ottawa, v. 69, p. 315-322, 1989.
- RON, M., BLANC, Y., BAND, M. Misidentification rate in the Israeli dairy cattle population and its implications for genetic improvement. **J. Dairy Sci.**, Champaign, v.79, p.676-681,1996.
- ROSA, A. J. M., PACKER, I. U., REGITANO, L. C. A. Caracterização da raça Nelore e teste de paternidade por marcadores moleculares. In: REUNIÃO ANUAL DA REVISTA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34, 1997, Juiz de Fora. **Anais...** Juiz de Fora: EMBRAPA, 1997. v. 3, p. 62-64.
- SIEGEL, P. B., DUNNINGTON, E. A. Genetic selection strategies-population genetics. **Poultry Science**. V. 76, p. 1062-1065, 1997.
- SILVA, M.A. Melhoramento animal (Noções básicas de genética quantitativa). Viçosa – MG:UFV, 1993. 61p. (Publicação, 132).
- SILVA FILHO, J.L., BEARZOTI, E., RAMALHO, M.A.P., Uso de modelos mistos na análise de cruzamentos dialélicos de feijoeiro usando gerações F2. 2001 <http://www.nucleoestudo.ufla.br/gen/associados/resumoscongresso/joaoluissilvafilho.htm>

- SORENSEN, D.A. Effect of selection index versus mixed model methods of prediction of breeding value on response to selection in a simulated pig population. **Livest. Prod. Sci.**, Amsterdam, v. 20, p. 135-148, 1988.
- SORENSEN, D.A. e KENNEDY, B.W. The use of the relationship matrix to account for genetic drift variance in the analysis of genetic experiments. **Theor. Appl. Genet.**, v. 66, p. 217-220, 1983.
- TORO, M. A., PEREZ-ENCISO, M. Optimization of selection response under restricted inbreeding. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 22, p. 93-107, 1990.
- TROVO, J. B. F., RAZOOK, A. G., LÔBO, R. B., et al. Avaliações genéticas em bovinos de corte utilizando estruturas de dados não-convencionais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DAS RAÇAS ZEBUÍNAS, 2, 1996, Uberaba. **Anais...** Uberaba: ABCZ, 1996. Não paginado.
- VAN VLECK, L.D. 1970a Misidentification in estimating the paternal sib correlation. **J. Dairy Sci.**, 53:1469.
- VAN VLECK, L.D. 1970b Misidentification and sire evaluation. **J. Dairy Sci.**, 53:1697.
- VERRIER, E., COLLEAU, J. J., FOULLEY, J. L. Long-term effects of selection based on the animal model BLUP in a finite population. **Theor. Appl. Genet.**, Berlin, v. 87, p. 446-454, 1993.
- VIERLING, R.A., XIANG, Z., JOSHI, C.P., GILBERT, M.L., NGUYEN, H.T. Genetic diversity among elite Sorghum lines revealed by restriction fragment length polymorphisms and random amplified polymorphic DNAs. **Theor Appl Genet**, v. 87, p. 816-820, 1994.
- VILLANUEVA, B., WRAY, N.R., THOMPSON, R. Prediction of asymptotic rates of response from selection on multiple traits using univariate and multivariate best linear unbiased predictors. **Anim. Prod.**, v. 57, p. 1-13, 1993.
- YANG, L., ZHAO, S.H., LI, K., PENG, Z.Z., MONTGOMERY, G.W. Determination of genetic relationship among five indigenous Chinese goat breeds with six microsatellite markers. *Animal-genetics*, 30:6, p. 452-455, 1999.
- WANG, J. Effect of excluding sib matings on inbreeding coefficient and effective size of diploid populations. **Biometrics**, v.53, p. 1354-1365, 1997.

WEI, M., CABALERO, A. e HILL, W.G. Selection response in finite populations.
Genetics, v. 144, p. 1961-1974, 1996.

WRAY, N.R., HILL, W.G. Asymptotic rates of response from index selection.
Anim. Prod., v. 49, p. 217-227, 1989.

APÊNDICE

APÊNDICE

Variância genética aditiva

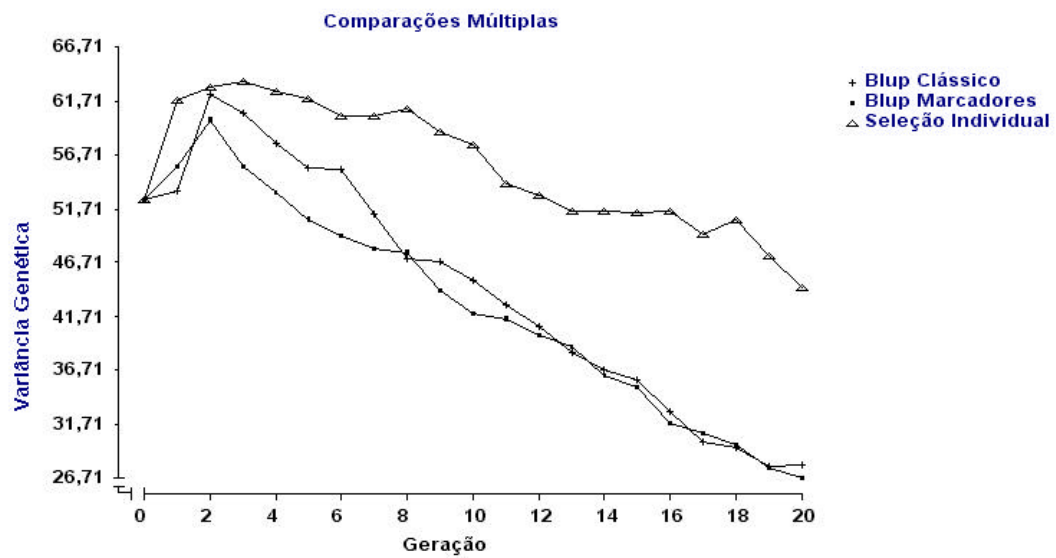


Figura 1A - Valores da variância genética aditiva com 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), utilizando BLUP Clássico, BLUP Marcadores e Seleção Individual.

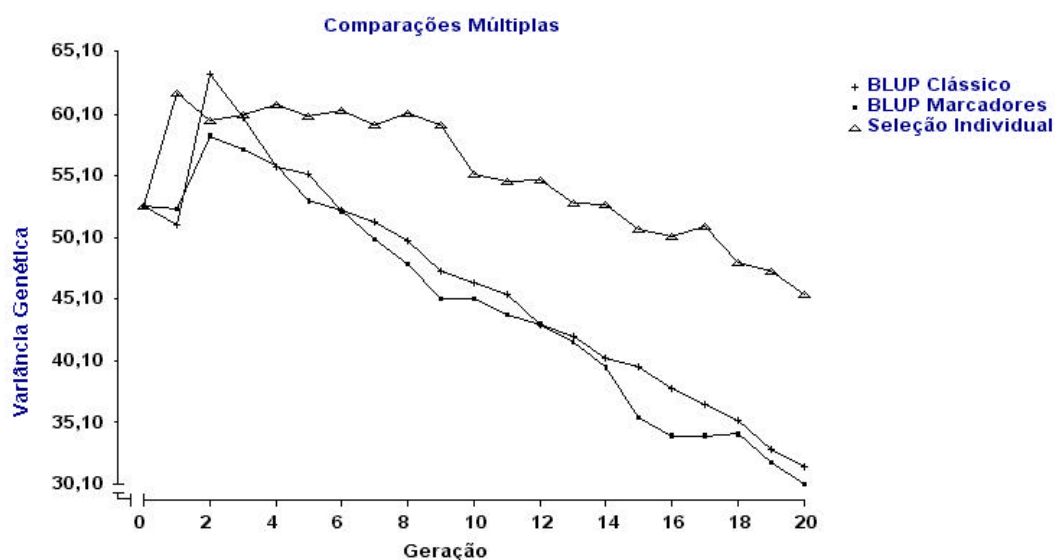


Figura 2A - Valores da variância genética aditiva com 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos (EIC), utilizando BLUP Clássico, BLUP Marcadores e Seleção Individual.

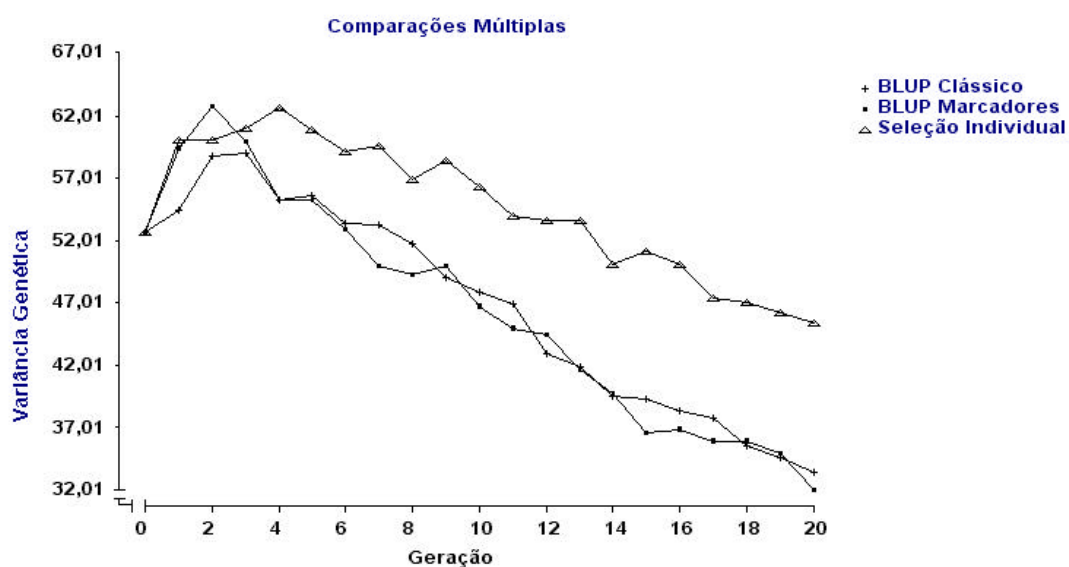


Figura 3A - Valores da variância genética aditiva com 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), utilizando BLUP Clássico, BLUP Marcadores e Seleção Individual.

Limite da seleção

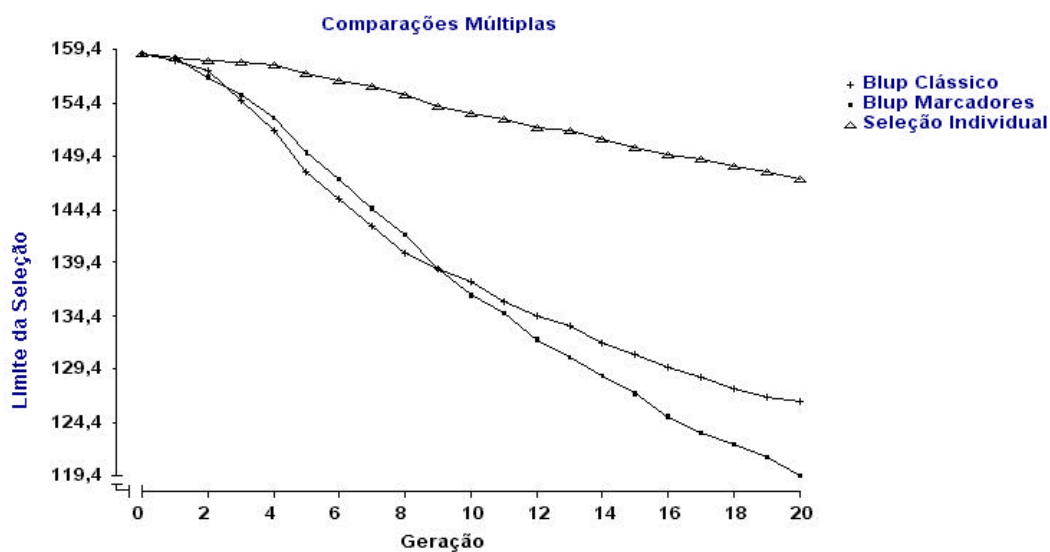


Figura 4A - Limite da seleção com 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), reprodutores acasalados aleatoriamente (RAA), utilizando BLUP Clássico, BLUP Marcadores e Seleção Individual.

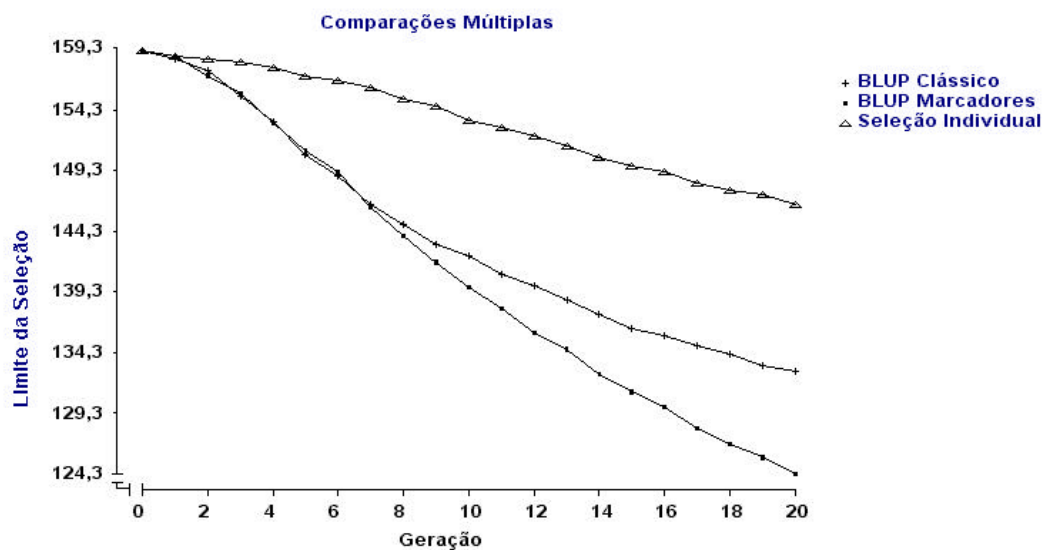


Figura 5A - Limite da seleção com 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos (EIC), utilizando BLUP Clássico, BLUP Marcadores e Seleção Individual.

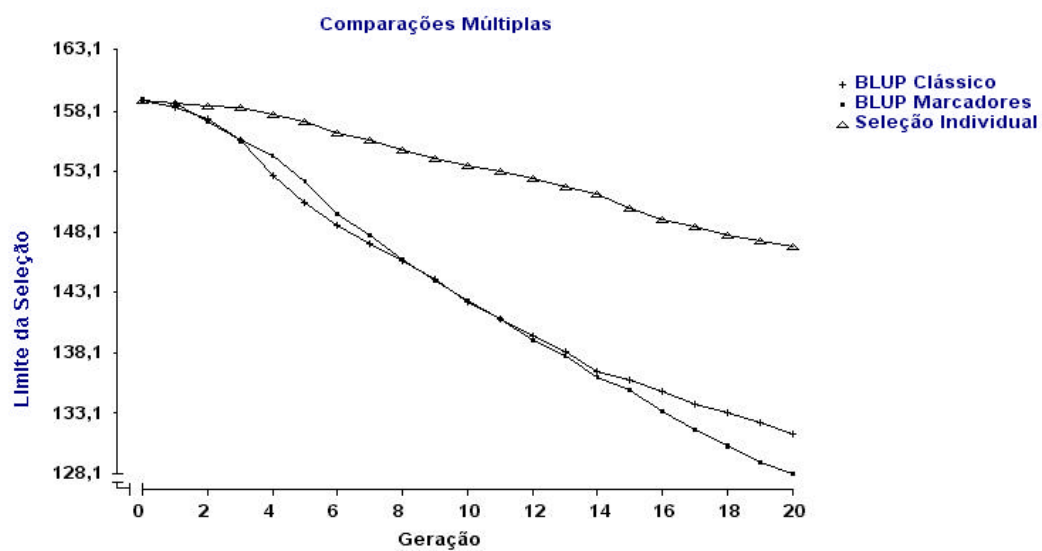


Figura 6A - Limite da seleção com 30 repetições, população com tamanho efetivo 2 (TE2), exclusão de irmãos completos e meio-irmãos (EICMI), utilizando BLUP Clássico, BLUP Marcadores e Seleção Individual.