

PROGRESSO IMEDIATO E FIXAÇÃO DE GENES EM UM MÉTODO DE SELEÇÃO

MAURÍCIO BALLESTEIRO PEREIRA

Orientador: ROLAND VENCOVSKY

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas

PIRACICABA
Estado de São Paulo — Brasil
Outubro, 1980

À minha esposa ELIZABETH,

Ao meu pai

À minha mãe

In Memoriam

AGRADECIMENTOS

Ao professor ROLAND VENCOVSKY, pela orientação, estímulo e amizade durante todo o curso;

à MÁRCIA BALLESTEIRO PEREIRA, pela programação e processamento das equações;

aos professores e funcionários do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" pelos ensinamentos e apoio;

aos colegas do Curso de Pós-Graduação, pela amizade e estímulo;

à Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", por possibilitarem a realização do curso;

aos colegas do Departamento de Genética da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, pelo apoio e estímulo;

ao professor ALFREDO CÉSAR DO NASCIMENTO FILHO,
da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, pelo apoio e
confiança;

aos meus parentes e amigos que me incentivaram
e a todos que contribuíram para a conclusão deste trabalho.

"CURRICULUM VITAE"

MAURÍCIO BALLESTEIRO PEREIRA, nascido a 12 de julho de 1954, na cidade do Rio de Janeiro. Coursou Engenharia Agronômica de 1973 a julho de 1976 na Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, onde passou a exercer atividades como Auxiliar de Ensino, a partir de setembro do mesmo ano. Em 1978, ingressou no Curso de Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da Universidade de São Paulo.

Í N D Í C E

	Página
1. RESUMO -----	1
2. INTRODUÇÃO -----	4
3. REVISÃO DE LITERATURA -----	8
4. METODOLOGIA -----	27
4.1. Populações simuladas -----	27
4.2. Parâmetros utilizados -----	28
4.3. Estudo do loco isolado -----	31
4.4. Estudo do caráter quantitativo -----	32
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO -----	35
5.1. Coeficiente de seleção -----	35
5.2. Progresso imediato -----	37
5.2.1. Progresso imediato na frequência gênica do loco -----	37
5.2.2. Progresso imediato na média dos valores genotípicos do loco -----	37
5.2.3. Progresso imediato na média do caráter -----	38
5.3. Progresso final -----	42
5.3.1. Probabilidade final de fixação -----	43
5.3.2. Progresso final na frequência gênica do loco -----	46

5.3.3. Progresso final na média dos valores genotípicos do loco -----	47
5.3.4. Progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis -----	50
5.3.5. Progresso final esperado no valor genotípico do caráter -----	60
5.4. Efeitos dos parâmetros -----	63
5.4.1. Estrutura da população -----	63
5.4.2. Variância ambiental -----	69
5.4.3. Intensidade de seleção -----	71
5.4.4. Tamanho efetivo -----	73
5.4.5. Número e efeito dos genes -----	77
5.4.6. Efeito conjunto -----	78
5.5. Restrições ao modelo -----	93
6. CONCLUSÕES -----	98
7. SUMMARY -----	103
8. LITERATURA CITADA -----	107
9. ANEXO -----	114

LISTA DE TABELAS

	Página
Tabela 1. Progresso imediato na média do caráter, para as três populações, em kg por planta -----	41
Tabela 2. Valores de \underline{k} para que pelo menos 90% dos locos atinjam um valor de $u(p) = 0,8$	72
Tabela 3. Valores de N_e para que pelo menos 90% dos locos atinjam um valor de $u(p) = 0,8$	74
Tabela 4. Tamanho total da população para um determinado tamanho efetivo no esquema de seleção fenotípica em um só sexo, sem controle gamético (segundo VENCOVSKI, 1976) -----	76
Tabela 5. Valores de $N_e \bar{s}$ para diversas percentagens de progresso final médio ($\overline{\Delta p_I}$) nas três populações estudadas, de acordo com o modelo adotado -----	87
Tabela 6. Valores de \underline{u} , \underline{k} e N_e para ganho final de 80% do máximo, nas três populações, em diversos valores de h^2 e números de genes, para um processo de seleção recorrente fenotípica em um só sexo, sem controle gamético, com o total de 200 plantas -----	91

Tabela 7.	Proporção da área contida sob a curva até determinado valor de x para as <u>di</u> versas distribuições -----	117
Tabela 8.	Valores de \bar{s} para a população Beta (2; 2) -----	122
Tabela 9.	Valores de \bar{s} para a população Beta (2; 4) -----	123
Tabela 10.	Valores de \bar{s} para a população Beta (4; 2) -----	124

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Exemplos de valores de \bar{s} para as diversas frequências gênicas, para a população Beta (2;2) -----	36
Figura 2. Valores do ganho imediato na média do valor genotípico do loco, Δg_1 em gramas, para diversas frequências gênicas, para $k = 1,755$ e $h^2 = 0,2$, para caracteres controlados por 10, 20 e 50 genes, acompanhados das distribuições Beta (2;4); Beta (2;2) e Beta (4;2)-----	39
Figura 3. Valores da probabilidade final de fixação, $u(p)$, e da frequência gênica inicial, p , para a população Beta (2;2), com $k = 1,755$ e $a = 0,004472$ (ou 50 genes) -----	44
Figura 4. Progresso final no valor genotípico médio, Δg_T , em gramas, e frequência gênica inicial, p , para a população Beta (2;2), com $k = 1,755$ e $h^2 = 0,2$ -----	49
Figura 5. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_T , e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;4), com $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$).	53
Figura 6. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_T , e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;4), com $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,05$)	54
Figura 7. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_T , e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;2), com $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$).	55
Figura 8. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_T , e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;2), com $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,05$)	56

Figura 9.	Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, $\overline{\Delta p_I}$, e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (4;2), com $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 \cong 0,2$).	57
Figura 10.	Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, $\overline{\Delta p_I}$, e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (4;2), com $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 \cong 0,05$)	58
Figura 11.	Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, $\overline{\Delta p_I}$, e do tamanho efetivo, N_e .-----	59
Figura 12.	Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, em porcentagem do máximo possível em cada população, e do tamanho efetivo, N_e , para as três populações, com $k = 1,755$ e $a = 0,004472$ (ou 50 genes) -----	61
Figura 13.	Valores médios da frequência final, $\overline{p_I}$ e tamanho efetivo, N_e , para $k = 1,7550$ e $a = 0,004472$ (ou 50 genes) -----	66
Figura 14.	Configuração das distribuições Beta usadas.-----	115

1. RESUMO

Foram estudados o progresso imediato e a probabilidade de fixação de genes, considerando populações panmíticas com gerações contínuas, submetidas a processo de seleção recorrente fenotípica em um só sexo, com intensidade de seleção e tamanho efetivo constantes, ao longo do processo seletivo. No estudo, admitiu-se um caráter poligênico controlado por genes homodinâmicos sob um modelo totalmente aditivo. A fim de analisar a influência da estrutura genética populacional, sobre o processo, consideraram-se, ainda, três populações contrastantes e definidas pela distribuição de frequências alélicas, peculiar a cada uma.

Nas três populações, foram calculados os seguintes valores paramétricos: o progresso ou alteração na frequência alélica e na média dos valores genotípicos do loco, em uma geração de seleção; a probabilidade final de fixação do alelo favorável, o progresso total esperado na frequência alélica desse loco e no seu valor genotípico médio. Tomando o caráter

poligênico como um todo, obteve-se, ainda, o progresso esperado na média desse caráter num só ciclo de seleção, o progresso ou alteração total esperada na frequência dos alelos favoráveis, bem como na média genotípica do caráter, no final do processo seletivo.

Para o estudo, considerou-se como caráter básico a produção de grãos de plantas de milho. Desse modo, e a fim de produzir resultados mais próximos de condições reais, foram incorporados nos cálculos quantidades representativas da variabilidade genética esperada em populações de milho bem como das condições usuais de precisão nos ensaios experimentais.

Os resultados obtidos indicam ser possível compatibilizar os dois objetivos maiores da seleção recorrente e que são o máximo progresso imediato associado a um progresso total ou final razoável. Isso é possível pois o tamanho efetivo populacional, requerido para um progresso final razoável, não é crítico.

Nas condições do modelo ficou demonstrada a possibilidade de se determinar uma combinação ideal para a proporção de seleção, a intensidade de seleção e o tamanho efetivo para se atingir um progresso final aceitável. Para tanto, é preciso algum conhecimento sobre a estrutura da população sob seleção, sobre a natureza poligênica do caráter, o valor do coeficiente de herdabilidade e o número total de plantas que o melhorista tem condições de conduzir.

Ficou evidenciada ainda a existência de um ba

lanço entre os fatores que determinam a probabilidade final de fixação dos alelos favoráveis. Desse modo, se alguns fatores desfavorecem a fixação, o melhorista pode compensá-los mudando a intensidade dos demais, para garantir o sucesso da seleção. Assim por exemplo, se uma população tem estrutura inicial desfavorável, como ocorre com materiais ainda pouco melhorados, e se o caráter tem baixa herdabilidade, serão necessários maiores cuidados com o tamanho efetivo, a intensidade de seleção e a precisão experimental.

Pelos resultados ficou também evidente, que o tamanho efetivo necessário para garantir sucesso no progresso total da seleção, depende da estrutura da população. Para uma população típica de base ampla, em que as frequências alélicas oscilam em torno de 0,5 esse valor foi de aproximadamente $N_e = 40$. Para uma população já mais melhorada obtém-se do mesmo modo $N_e = 25$ e para outra inferior e pouco melhorada, $N_e = 50$.

Os resultados indicaram também que os tamanhos efetivos empregados na maioria dos programas de seleção recorrente, em populações de milho no nosso meio, estão muito acima do requerido para garantir sucesso a longo prazo nos progressos genéticos. Sugere-se uma diminuição do tamanho dos experimentos de seleção, o que traria uma redução dos gastos ou um aumento da intensidade de seleção que refletiria num maior ganho imediato na seleção.

2. INTRODUÇÃO

Uma das principais finalidades da genética quantitativa é prover elementos para o entendimento dos mecanismos da herança por meio de modelos genéticos e experimentais. Desta forma, muitos modelos têm sido utilizados para a avaliação de métodos de seleção, possibilitando a comparação dos métodos sem a necessidade de experimentos em campo. Os modelos comumente utilizados visam o ganho imediato em termos de acréscimo na média da população; no entanto, eles não conseguem estimar as modificações ao nível de frequência gênica, nem o potencial da seleção a longo prazo (VENCOVSKY, 1978a).

Há outros modelos que permitem visualizar as alterações provocadas pela seleção ao nível de gene e seus efeitos a longo prazo, através da probabilidade de fixação do gene. Estes modelos estão baseados na existência de duas forças principais afetando a frequência gênica num programa de seleção. A primeira é a oscilação genética ou efeito de amostragem. Es

ta força não é direcional, provocando alterações cuja média é zero e cuja variância é $\sigma_p^2 = p(1-p) / 2N_e$, sendo p a frequência de alelo favorável e N_e o tamanho efetivo da população (FALCONER, 1960). A segunda é a seleção. Esta é direcional, causando alterações que podem ser expressas como

$$\Delta p = (1/2) s p(1-p) / [1-s(1-p)],$$

sendo p a frequência do alelo favorável e s o coeficiente de seleção, para genes com efeitos aditivos (FALCONER, 1960). Portanto, esta alteração depende apenas do coeficiente de seleção, da frequência inicial do gene e da ação gênica.

A finalidade da seleção recorrente é o aumento da frequência dos alelos favoráveis, até a sua possível fixação. A oscilação genética, sendo não direcional, é uma força que pode perturbar a seleção, fazendo, em certos casos, com que o alelo desfavorável seja fixado. Em casos onde o produto $N_e \cdot k$ é baixo, sendo N_e o tamanho efetivo e k a intensidade de seleção em desvios padrões fenotípicos, os alelos que têm maiores efeitos relativos e maiores frequências iniciais são fixados facilmente, enquanto que alelos que têm pequenos efeitos relativos e frequências iniciais baixas podem não ser fixados, fixando-se para o loco o alelo desfavorável (ROBERTSON, 1960).

KIMURA (1957) apresentou uma expressão geral para a probabilidade de fixação de genes em uma população, baseado na equação retroativa de Kolmogorov (Fokker-Planck). Esta probabilidade, segundo o modelo apresentado, depende apenas da

frequência inicial do alelo, do tamanho efetivo da população, do coeficiente de seleção e da ação gênica. Esta expressão tem sido usada por diversos autores para estudar o processo de seleção e o limite do progresso esperado (ROBERTSON, 1960; RAWLINGS, 1970; COMSTOCK, 1974; VENCOVSKY e GODOI, 1976; e outros).

O objetivo do presente trabalho foi o de utilizar a expressão apresentada por KIMURA (1957), bem como outros recursos apresentados por outros autores, para estudar o acréscimo esperado na frequência dos alelos favoráveis em uma geração de seleção recorrente fenotípica em um só sexo e a probabilidade de fixação, em uma população panmítica, num modelo aditivo, fazendo variar conjuntamente a frequência inicial, a magnitude da ação do alelo no conjunto dos poligenes, o coeficiente de herdabilidade, a variância fenotípica, a intensidade de seleção e o tamanho efetivo da população. Poder-se-á, assim, visualizar o comportamento relativo desses fatores genéticos e ambientais sobre a eficiência, a curto e a longo prazo, da seleção. Foi dada maior atenção aos aspectos relativos à variância fenotípica, tamanho efetivo e intensidade de seleção, pois esses fatores são os que podem ser, de certa maneira, controlados pelo melhorista.

Foi feita, ainda, uma avaliação do ganho máximo em termos de frequência gênica e de média do caráter. Para isso, foi simulado um caráter quantitativo em três populações, usando para distribuição das frequências gênicas nos diversos locos que controlam o caráter as distribuições Beta (2;2), Be-

ta (2;4) e Beta (4;2). Este recurso foi aplicado anteriormente por CURNOW e BAKER (1968), RAMALHO (1977) e MIRANDA FILHO (1978).

Apesar de serem estudados somente casos de ação aditiva, poder-se-á ter uma idéia próxima da realidade, pois a probabilidade de fixação do alelo é menor em modelos aditivos que em modelos com dominância. Portanto, os resultados serão mais rigorosos com relação à ação gênica de dominância (COMSTOCK, 1974).

A fim de tornar mais palpáveis os resultados obtidos, foram empregados no estudo alguns parâmetros reais, obtidos de trabalhos com milho, disponíveis na literatura.

3. REVISÃO DE LITERATURA

Segundo WRIGHT (1937), o problema central da genética de populações é descobrir a distribuição da frequência gênica em determinada situação. Assim, várias tentativas foram feitas neste sentido desde a década de 1920 (FISHER, 1922, 1930; WRIGHT, 1929, 1931, etc., in WRIGHT, 1945). Soluções foram obtidas por WRIGHT (1937), que apresentou várias expressões para representar a distribuição da frequência gênica nos diversos casos em que processos naturais ou artificiais concorrem para a alteração da frequência gênica em um loco. Vários casos importantes para o estudo da genética de populações foram discutidos pelo autor.

WRIGHT (1945) usou a metodologia desenvolvida por KOLMOGOROV para descrever a distribuição das frequências gênicas nos locos. Esta metodologia foi empregada também para estudar o efeito conjunto da seleção e da oscilação genética, considerando a frequência gênica e o tempo em gerações como

sendo contínuos, por KIMURA (1957, 1962, 1970) e CROW e KIMURA (1970). Estes autores apresentam a fixação de genes em uma população como um processo estocástico contínuo. A probabilidade final de fixação é dada como uma função da frequência inicial e da média e variância das alterações da frequência gênica por geração. A expressão geral apresentada é

$$u(p) = \left[\int_0^p G(x) dx \right] / \left[\int_0^1 G(x) dx \right]$$

na qual $G(x) = e^{-2 \int (M\delta_x / V\delta_x) dx}$

sendo $u(p)$ a probabilidade de fixação do alelo, $M\delta_x$ a média das alterações da frequência gênica por geração e $V\delta_x$ a variância.

Fazendo $M\delta_x = (1/2) sp(1-p)$ e $V\delta_x = p(1-p)/2 N_e$, em que a sobrevivência de um dos homozigotos é 1, a do outro é $1-s$ e a do heterozigoto é $1-(1/2)s$, obtiveram a expressão para a probabilidade de fixação dos alelos, com seleção e oscilação gênica para casos de ausência de dominância,

$$u(p) = \left[1 - e^{-2N_e sp} \right] / \left[1 - e^{-2N_e s} \right].$$

A expressão geral apresentada demonstrou incluir resultados anteriores como casos especiais.

Outros autores têm estudado o processo de fixação de genes por métodos diferentes do de KIMURA, como CARR e NASSAR (1970), que fizeram um estudo sobre a fixação de genes como um processo descontínuo, isto é, considerando não haver sobreposição de gerações. Empregaram para o caso uma "Cadeia finita de Markov" ao invés da equação retroativa de Kolmogoro-

rov.

NASSAR e COOK (1973) usaram um processo estocástico homogêneo no tempo para derivar expressões exatas para a probabilidade final de fixação ou perda de um alelo e o tempo esperado até a fixação, em uma população haplóide cujo tamanho variava aleatoriamente segundo a distribuição de Poisson. O estudo incluiu seleção e alelos múltiplos.

Os mesmos autores (NASSAR e COOK, 1974) usaram um modelo diplóide discreto com sobrevivência variável para investigar o tempo e a probabilidade de fixação ou perda de genes.

NASSAR e SCOTT (1970) afirmaram que, em casos de tamanho variável da população e dois alelos por loco, com sobredominância, a seleção causa aceleração no tempo de fixação ou perda do alelo favorável quando a frequência de equilíbrio do gene é cerca de 0,8. No caso de vários locos, numa população de tamanho fixo derivada de uma população grande em equilíbrio de ligação, há também aceleração com alta intensidade de seleção e baixo efeito de sobredominância. O desequilíbrio inicial, repulsão ou associação, com independência entre os locos, não teve efeito observável de aceleração. No entanto, repulsão com ligação entre os locos causou retardamento no tempo de fixação ou perda dos alelos.

A expressão apresentada por KIMURA (1957, 1962, 1970) e CROW e KIMURA (1970) tem sido usada para estudar o processo de seleção artificial do ponto de vista do ganho fi

nal e do limite de seleção. Assim, a alteração esperada na frequência gênica em um ciclo de seleção e a probabilidade de fixação final de um gene foram usadas por VENCOVSKY e GODOI (1976) para investigar propriedades de três métodos de seleção recorrente intrapopulacional.

A expressão usada pelos autores para a alteração da frequência em um ciclo foi

$$E(\Delta p) = (d_j k_j) (1/\sigma_j) p(1-p) [a + (1+2p)h] ,$$

na qual d_j depende da covariância entre a unidade de seleção e os indivíduos que irão gerar a geração seguinte, k_j é a intensidade de seleção e σ_j é o desvio padrão da unidade de seleção j , a é a metade da diferença entre os homozigotos para o loco e h é o desvio do valor genotípico do heterozigoto em relação à média dos homozigotos.

O valor do coeficiente de seleção foi obtido pela expressão

$s_j = 2 d_j k_j a / \sigma_j$, em que $2a$ é a diferença entre os dois homozigotos para o loco.

VENCOVSKY (1978a) discute o uso, no melhoramento de plantas, de modelos que permitam visualizar as alterações causadas pela seleção ao nível da frequência gênica. Este autor usou as expressões de Δp e g , dadas por FALCONER (1960), com a introdução do valor d , o parentesco aditivo, juntamente com a expressão de $u(p)$, apresentada por CROW e KIMURA (1970), para determinar a probabilidade final de fixação do alelo favo

rável. Foi utilizado um artifício para determinar o valor de a/σ , isto é, $a/\sigma = (a/\bar{y}) / (\sigma/\bar{y})$, em que \bar{y} é a média do caráter. Assim, a/\bar{y} é a contribuição relativa do loco na média, e σ/\bar{y} , o coeficiente de variação da unidade de seleção. Com esses artifícios, o autor demonstrou que, crescendo o valor do coeficiente de variação, decresce a probabilidade de fixação dos genes sob seleção.

COMSTOCK (1974) estudou o efeito da ligação sobre o limite da resposta à seleção, com vista ao melhoramento animal.

O autor empregou a expressão

$$u(p) = [1 - e^{-2N_e s p}] / [1 - e^{-2N_e s}]$$

de Kimura, observando que, embora tenha sido desenvolvida para casos de ausência de dominância, esta expressão pode ser usada mesmo em casos de dominância parcial ou completa, isto porque, nestes casos, a probabilidade de fixação dos genes é maior que nos casos de ausência de dominância. Sendo assim, é dado tratamento mais rigoroso ao processo quando não se tratar de ausência de dominância.

O mesmo autor empregou a expressão

$$a/\sigma = \sqrt{(8h^2/m)},$$

na qual a é a diferença entre os homozigotos para o loco considerado. Esta expressão foi obtida assumindo-se que haja equilíbrio de ligação, ausência de dominância e de epistasia, dois alelos por loco, frequências gênicas iguais a 0,5 e sendo

$(1/m)\sigma_A^2$ a contribuição do loco para a variância aditiva. Neste caso, sabendo-se que

$$\sigma_A^2/m = 2 p(1-p) u^2,$$

sendo $u = a/2$, o autor demonstrou que $a^2/8 = \sigma_F^2 h^2/m$ e que $s = k\sqrt{8 h^2/m}$, para casos de seleção fenotípica nos dois sexos. Desse modo, o autor estabeleceu uma ligação entre a seleção no loco e a herdabilidade.

O autor argumentou que há alta correlação entre o limite da resposta e os níveis de resposta. Sugeriu que o tamanho efetivo, em programas de melhoramento animal, não seja menor que 60 e, se possível, chegue a 200 ou mais.

COMSTOCK concluiu ainda que a redução causada pela ligação gênica no limite de resposta à seleção varia de maneira inversa ao tamanho efetivo da população, e que aparentemente com genes aditivos e equilíbrio inicial de ligação a redução é pequena, se o tamanho efetivo for da ordem de 60 ou mais. Observou, ainda, que a redução do limite devida à ligação decresce quando há dominância dos alelos favoráveis.

Na opinião deste autor, o maior problema causado pela ligação gênica é encontrado nos programas em que o objetivo é transferir, para uma população superior, alguns alelos de outra população bastante inferior.

ROBERTSON (1960) apresentou uma teoria sobre o limite de seleção, baseada na expressão da probabilidade de fixação de um gene sob seleção e oscilação genética apresentada

por KIMURA (1957). O cálculo do limite é baseado no acréscimo total da frequência do alelo quando t , o tempo em gerações, tende a infinito. O valor apresentado para o caso de ação aditiva é

$$u(p) - p = N_e s p(1-p) \text{ aprox.}$$

A expressão apresentada para o acréscimo em t gerações é

$$p_t - p = N_e s p(1-p) (1 - e^{-t/2N_e}),$$

também para ação aditiva. O autor, através dessas expressões, estudou a meia vida do processo de seleção, que no caso de ação aditiva foi de $1,4 N_e$ gerações, e cerca de $2,12 N_e$ gerações para casos com dominância.

Usando a expressão $s = \bar{k} a / \sigma_F$, na qual \bar{k} é a intensidade de seleção e a é a diferença entre os valores genotípicos dos homozigotos (FALCONER, 1960), o autor obteve as expressões correspondentes a um caso de seleção num caráter quantitativo. Neste caso, o limite esperado na seleção de uma população é

$$\Sigma a u(p) = \Sigma a f(N_e \bar{k} a, p).$$

O autor observou que, para genes com efeitos aditivos, 70% do ganho possível pode ser obtido se $N_e \bar{k} a p > \sigma_F$. Nota-se que com valores baixos de $N_e \bar{k}$ só se podem fixar os genes com efeitos pronunciados ou com frequências iniciais altas.

A variação total esperada na média da população é

$$X_f - X_i = N_e \bar{k} 2 \sigma_A^2 / \sigma_F,$$

em que σ_A^2 é a variância aditiva e σ_F o desvio padrão fenotípico.

Para chegar a estas expressões, o autor adotou uma série de condições, que se constituem em restrições para seu uso. A primeira delas é que os valores de N_e sejam sempre baixos. A segunda é que a frequência média dos alelos mu de pouco durante o processo seletivo, e a terceira, que a proporção dos heterozigotos diminua de $1/2N_e$ em cada geração. Quando se trata de caráter poligênico, devem-se ainda acrescentar as seguintes restrições: a/σ permanecer constante durante o período de seleção, não haver ligação gênica nem seleção natural. Outro obstáculo ao uso das expressões é o fato de o tamanho efetivo (N_e) num programa de seleção artificial depender em parte da intensidade de seleção.

KIMURA (1962) acrescentou a estas restrições a condição de que $2 N_e s$ seja menor que $\pi (3,1415\dots)$.

O estudo do limite de seleção tem sido efetuado por alguns autores na forma de observações práticas em espécies de tempo de geração curto. Nem sempre as evidências têm apontado a fixação de genes como a causa da cessação de resposta à seleção. Assim, CLAYTON e ROBERTSON (1957), estudando os resultados da seleção para alto e baixo número de cerdas abdominais em *Drosophila melanogaster* por trinta gerações, observaram que a resposta em várias linhas cessou, apesar de se manter alta variabilidade genética. Os autores explicaram o fato como sendo o resultado de um balanço entre a seleção artificial, pa

ra o heterozigoto, e a seleção natural, contra o homozigoto, que era letal, resultando na prática em sobredominância.

Para este caso específico, os autores concluíram que os métodos clássicos de estudo e previsão de resultados para a seleção só podem ser usados nas gerações iniciais, não sendo válidos nas gerações finais.

A generalização dessas conclusões, no entanto, são discutíveis, pois a espécie estudada tem certas peculiaridades, como o pequeno número de unidades genéticas, ausência de "crossing-over" nos machos, etc.

ROBERTS (1966) analisou o caráter peso do corpo aos 6 dias em ratos, sob o ponto de vista do limite de seleção, obtendo estimativas para a meia-vida do processo de seleção em torno de $(1/2) N_e$ gerações. Este resultado é conflitante com o exposto por ROBERTSON (1960), obtido através de desenvolvimento matemático. Baseado neste fato, o autor sugere que a fixação de genes desfavoráveis, discutida por ROBERTSON, nem sempre seja o fator limitante para a seleção a longo prazo. No caso das linhas selecionadas para alto peso do corpo, o autor sugere que o limite tenha sido determinado pela exaustão da variância aditiva, devido à fixação de genes. Já nas linhas selecionadas para baixo peso, o autor sugere que a seleção natural pode agir contra a seleção artificial, visto que as linhas responderam positivamente à seleção reversa, mostrando não haver fixação de genes.

RAWLINGS (1970) estudou a seleção recorrente a

curto e longo prazo do ponto de vista da probabilidade da fixação de genes e do ganho imediato. Para isso usou a expressão

$$s = \bar{k} a^*,$$

na qual s é a vantagem seletiva de determinado alelo, \bar{k} é o diferencial de seleção médio em desvios padrões fenotípicos e a^* o efeito proporcional do loco ou a diferença entre os homozigotos para o loco dividida pelo desvio padrão fenotípico, expresso como

$$a^* = 2(h^2/m)/[p(1-p)],$$

em que h^2 é a herdabilidade no sentido restrito, p a frequência do alelo e m o número de locos controlando o caráter. Variando o valor de h^2/m , o autor pôde discutir grande número de situações quanto ao tipo de caráter.

O autor comentou ainda a expressão de $u(p)$ de KIMURA (1957), ressaltando que a concordância dos valores $u(p)$, obtidos pela expressão, com os valores reais, aumenta com o aumento de N_e e diminuição de s . Como N_e é geralmente grande em programas de melhoramento de plantas, o autor aceita a expressão como provendo um valor confiável, embora levemente tendencioso, para a estimativa da probabilidade de fixação.

Após obter uma série de valores de $u(p)$ variando os valores de h^2/m , o autor concluiu que se pode combinar a intensidade de seleção e o tamanho da população de modo a se obter um bom rendimento a curto prazo e a longo prazo. Assim, para os programas de seleção recorrente, um número efetivo em

torno de 30 poderia ser razoavelmente adequado para muitos sistemas genéticos.

O autor chama ainda a atenção para o fato de que, para dobrar o ganho a curto prazo, mantendo a "performance" para seleção a longo prazo, é necessário aumentar muito mais vezes o número total de indivíduos, havendo casos em que foram necessárias 50 vezes mais indivíduos.

A eficiência relativa, em termos de limite de seleção, entre seleção massal e seleção dentro de famílias, foi observada por YOUNG e SKAVARIL (1976), através de simulação em computador. Foi usado um modelo aditivo com 20 locos para simular um caráter quantitativo sob seleção. O autor supôs que 50-75% da variância genética na população básica era controlada por 4 genes maiores inicialmente em baixa frequência.

Em populações com $N_e = 100$ não foi encontrada perda de genes maiores com o uso de ambos os métodos. Quando N_e se reduziu a 50, a seleção dentro de famílias foi em geral superior à seleção massal, mas quando o número foi ainda reduzido para 10, a situação reverteu. Para $N_e = 30$, a seleção dentro de famílias foi mais eficiente somente sob alta intensidade de seleção ou alta herdabilidade.

KOJIMA (1961) apresentou um desenvolvimento da teoria da seleção massal para uma população finita, considerando um loco com um par de alelos. O autor chegou a expressões

gerais para a alteração esperada na freqüência gênica após um ciclo de seleção, e para sua variância.

A alteração esperada na freqüência por ciclo foi expressa como

$$E(\Delta p) = k p(1-p) [p(\bar{Y}_1 - \bar{Y}_2) + (1-p)(\bar{Y}_2 - \bar{Y}_3)],$$

sendo k o diferencial de seleção medido em desvios padrões fenotípicos, \bar{Y}_1 o valor fenotípico médio dos homozigotos para o primeiro alelo do loco, \bar{Y}_2 a média dos heterozigotos, e \bar{Y}_3 a média dos homozigotos para o segundo alelo. A expressão entre colchetes corresponde ao valor de uma substituição gênica, α ($\alpha = a + (1-2p)h$, conforme FALCONER, 1960). Para a variância das alterações da freqüência gênica por ciclo, o autor apresentou a expressão

$$V_{\Delta p} = [p(1-p)/2n] [1 + p(1-p)\beta k + (1-2p)\alpha k],$$

na qual n é o tamanho do grupo selecionado, β é igual a $-2h$, sendo h o desvio do heterozigoto em relação à média dos homozigotos e α o valor mencionado anteriormente.

O autor concluiu que, com ausência de dominância, a variância com seleção para determinado alelo é menor que a esperada para oscilação genética pura em uma população de igual tamanho efetivo, quando p é maior que 0,5, e será maior quando p for menor que 0,5.

A expressão descrita para o ganho esperado na média é

$$\Delta \bar{Y} = 2 E(\Delta p) + [E(\Delta p)^2] + V_{\Delta p}$$

$$= k \sigma_A^2 \pm (1/2) (k_A^2) k \sigma_D \pm \sigma_D/p(1-p),$$

dados em desvios padrões fenotípicos.

Assim, o valor usualmente utilizado para estimar o ganho esperado ($\bar{Y} = k\sigma_A^2$) resulta superestimado sempre que o gene selecionado for o dominante e subestimado sempre que o gene selecionado for o recessivo, só havendo concordância nos casos de ausência de dominância, ou quando se tratar de vários genes dominantes, mas com direção de dominância oposta, tal que o efeito se anule.

O efeito da seleção direcional heterótica sobre a variância estandarizada da frequência gênica ($f = \sigma_p^2 / \bar{p}(1-\bar{p})$) foi investigado por NICOLAS e ROBERTSON (1976). A seleção heterótica sempre resultou em valores abaixo dos obtidos por oscilação genética pura. A seleção direcional pode resultar em baixos valores para f , se houver ação aditiva com frequência gênica inicial baixa, ou quando a população se houver dividido há muito tempo, mas estes valores não serão menores que os obtidos por oscilação. O efeito da seleção sobre f provavelmente não será detectado se o valor observado de f for menor que 0,1.

PARK (1975, 1977) apresenta expressões para o cálculo da variância da frequência gênica em um processo de seleção recorrente. O autor apresentou, para o cálculo da variância da alteração na frequência gênica em um ciclo, a expressão

$$V(\delta_i) = \left[\frac{\bar{p}_{i+1}(1-\bar{p}_{i+1})}{2N_e} \right] - \frac{V(p_i)}{2N_e} + \frac{s^2}{4} \left[(1-2p_i)^2 - V(p_i) \right] V(p_i)$$

O autor apresenta ainda expressões para o cálculo da frequência gênica após t gerações de seleção recorrente, para casos de ausência de dominância. A primeira é deduzida negligenciando o efeito da oscilação genética nas mudanças direcionais da frequência gênica, a segunda inclui oscilação genética e não cai na exigência de $|2N_e s|$ ser maior que 1, da equação de ROBERTSON (1960) explicitada por KIMURA (1962).

O tamanho efetivo da população é fator importante na previsão da chance de fixação de um gene, e no limite de seleção. Segundo KIMURA (1962), a probabilidade de fixação de um gene é função da média das alterações na frequência gênica e da variância dessas alterações, que por sua vez é função do tamanho efetivo da população.

SENETA (1974) generalizou o modelo de Wright, de "flutuações aleatórias na frequência gênica em uma população de tamanho fixo" para populações com tamanho flutuando aleatoriamente.

Os resultados sugerem que em uma população com taxa de crescimento moderadamente forte, em um período longo, a variabilidade pode persistir durante este período, com probabilidade positiva, e no fim desse período, se a população estabilizar-se em um tamanho bem grande, contendo proporções consideráveis dos dois alelos, a variabilidade persistirá daí por

diante.

JAMES (1971) estudou a influência da restrição do número inicial de indivíduos em linhagens, na seleção subsequente. Segundo a teoria discutida pelo autor, alelos desejáveis e raros sofrem um drástico efeito no limite de seleção, se após o afinilamento as linhas selecionadas têm muitos reprodutores sob intensa seleção. O efeito é menos drástico, se as linhas são mantidas por poucos reprodutores com seleção frouxa. Já quando os alelos desejáveis são comuns, o afinilamento irá afetar o limite menos intensamente em linhas grandes e com seleção intensa do que em linhas pequenas e com pequena intensidade de seleção.

Estudando a endogamia em programas de seleção, ROBERTSON (1961) concluiu que quanto mais intensa a seleção, e maior a herdabilidade, maior será a endogamia em um programa de seleção.

KIMURA e CROW (1963) e CROW e KIMURA (1970) apresentam uma discussão teórica sobre o cálculo do tamanho efetivo. Os autores apresentam expressões para estimar o tamanho efetivo através da endogamia e através da variância amostral da frequência gênica. O tamanho efetivo medido pela endogamia é geralmente igual ao medido pela variância da frequência gênica, mas não sempre. As exceções podem ser justificadas pelo fato de que o tamanho efetivo medido pela endogamia depende principalmente do número de indivíduos na população paterna enquanto o medido pela variância da frequência gênica depende

principalmente do número de indivíduos na progênie.

Para o cálculo do tamanho efetivo através da variância da frequência gênica, os autores apresentaram a expressão

$$N_e = \frac{2 N_t}{(S_k^2/\bar{k}) (1+\alpha_{t-1}) + (1-\alpha_{t-1})},$$

na qual N_t é o número total de indivíduos na população na geração t , α_{t-1} é um parâmetro que depende do desvio da população paterna em relação ao equilíbrio de Hardy-Weimberg, \bar{k} é a média de gametas que cada pai fornece para a nova geração e sendo

$$S_k^2 = \frac{N_{t-1}}{N_{t-1}-1} V_k,$$

em que N_{t-1} é o número total de indivíduos na geração paterna e V_k a variância do número de gametas dado por cada pai.

Para populações de espécies dióicas, os autores apresentaram a expressão

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

As expressões apresentadas não têm uso imediato em programas de seleção, o que levou VENCOWSKY (1976, 1978b,c) a discutir esse assunto para monóicas e dióicas, submetidas a programas de melhoramento.

Este autor desenvolveu expressões mais próprias

para serem usadas por melhoristas para o cálculo do tamanho efetivo. Apresentou expressões para o cálculo de V_k em diversas situações específicas do melhoramento vegetal e discutiu o efeito do controle gamético sobre o tamanho efetivo. O autor apresentou um quadro de expressões para o tamanho efetivo, em diversos casos de seleção massal, em um ou ambos os sexos, com ou sem controle gamético.

NASSAR (1970) estudou um modelo genético envolvendo dois alelos por loco, com seleção dependente da frequência gênica e sobredominância, com respeito à probabilidade e ao tempo esperado para a fixação de um alelo em face da variação aleatória da frequência devida ao tamanho da população.

O autor chama a atenção para a evidência da ocorrência de seleção controlada pela frequência gênica.

FALCONER (1960) apresentou expressões para Δp , a variação na frequência gênica devida à seleção, nas diversas ações gênicas. No caso de ausência de dominância a expressão pode reduzir-se a

$$(1/2) s p(1-p),$$

na qual \underline{s} é o coeficiente de seleção. Esta expressão somente fornece valores seguros se \underline{s} for pequeno.

Para casos de seleção em caracteres quantitativos, o autor demonstrou que

$$\Delta p = k p(1-p) \alpha / \sigma_F,$$

em que k é a intensidade de seleção, α é o efeito médio de uma substituição gênica e α_F é o desvio padrão fenotípico da unidade de seleção. Usando essas duas expressões, o autor demonstrou que

$$s = k \frac{2a}{\sigma_F},$$

em que $2a$ é a diferença entre os dois homozigotos para o loco.

RAMALHO (1977) comparou métodos de seleção intrapopulacionais com uso de famílias não endogamas. Para isso fez uma revisão dos valores dos componentes genéticos da variância, determinados em famílias de meios irmãos, encontrados na literatura. O autor apresentou uma tabela de valores de σ_A^2 , $\sigma_{D_{MI}}^2$, σ_E^2 e h^2 para produção (kg por planta) em milho. O valor de σ_E^2 variou de $1,5 \times 10^{-4}$ a $6,5 \times 10^{-4}$. O valor de σ_A^2 variou de 5×10^{-5} até $7,5 \times 10^{-4}$. O valor da herdabilidade calculado pela expressão

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{[\sigma_A^2 + \sigma_{P_{MI}}^2 + \sigma_{D_{MI}}^2 + \sigma_E^2]}$$

variou de 2% a 30% aproximadamente. A variância dentro de famílias de meios irmãos, $\sigma_{D_{MI}}^2$, foi considerada igual a 10 vezes o valor da variância ambiental, σ_E^2 , com base em observações práticas.

Ainda para facilitar a comparação dos métodos, o autor deduziu as expressões das variâncias aditiva e dominante, supondo uma distribuição para a frequência gênica nos lo

cos controlando o caráter. Segundo ele, uma população não melhorada teria uma distribuição Beta (2;4) aproximadamente. Uma população média, tipo um composto ou uma população resultante da recombinação de um F_2 , teria uma distribuição Beta (2;2). E uma população já melhorada teria uma distribuição Beta (4;2). Este mesmo recurso foi usado anteriormente por CURNOW e BAKER (1968) e posteriormente por MIRANDA FILHO (1978).

O conhecimento sobre a probabilidade de fixação de genes e o limite de seleção, baseado em modelos teóricos, já é bem vasto, tendo esse tema sido explorado por muitos autores sob diversos aspectos. No entanto, devido à simplicidade dos modelos usados em relação aos fatos reais, a transposição dos resultados para o campo da prática torna-se difícil, havendo poucos trabalhos com aplicação direta para o melhoramento.

O trabalho básico mais importante para este asunto foi o de KIMURA (1957), que apresentou uma metodologia relativamente simples para calcular a probabilidade de fixação de um alelo sob seleção. A partir daí, muitos outros trabalhos surgiram aplicando as expressões deduzidas por KIMURA. Entre estes destaca-se o apresentado por ROBERTSON (1960), pois pela primeira vez a expressão da probabilidade de fixação foi aplicada para calcular o limite de seleção.

São dignos de nota também os trabalhos de RAWLINGS (1970), COMSTOCK (1974) e VENCovsky e GODOI (1976). Estes trabalhos apresentam aspectos teóricos aplicando-os na obtenção de informações úteis ao melhoramento.

4. METODOLOGIA

Muitos estudos em genética quantitativa são realizados primeiramente para um loco isolado, e depois os resultados são estendidos para o caráter como um todo. Semelhantemente, este estudo foi feito para um loco somente, e depois estendido para um caráter poligênico. No entanto, mesmo no estudo isolado, os genes foram vistos como pertencentes a um conjunto de poligenes controlando um caráter em determinada população teórica. Assim, os parâmetros genéticos necessários ao estudo foram obtidos de três populações simuladas, que serão apresentadas a seguir.

4.1. Populações simuladas

Foram usadas três populações para fornecer os parâmetros para o estudo. Estas populações foram definidas pelas distribuições da frequência gênica ao longo dos locos con

trolando o caráter estudado. Assim, à primeira população atribuiu-se a distribuição Beta (2;2), que tem média 0,5. A segunda população teve a distribuição Beta (2;4), que tem média 0,333. A terceira população teve a distribuição Beta (4;2), que tem média 0,667. Estas populações representam, respectivamente, uma população ampla, como um composto ou uma população resultante da recombinação de um F_2 , uma população pouco melhorada e de média baixa e uma população já melhorada (RAMALHO, 1977; MIRANDA FILHO, 1978).

Os genes fixados em cada população não foram levados em consideração, pois não interferem na variância do caráter nem no progresso esperado na seleção intrapopulacional.

As formas adotadas aqui pela distribuição Beta e sua expressão geral podem ser encontradas em pequena exposição no Anexo ou, mais minuciosamente, em KEMPTHORNE e FOLKS (1971).

4.2. Parâmetros utilizados

Os parâmetros utilizados para obter os resultados das expressões foram os seguintes:

m, o número de locos segregantes controlando o caráter,

a, efeito do loco, equivalendo à metade da diferença entre os valores fenotípicos médios dos homozigotos para o loco,

σ_A^2 , variância aditiva,

σ_E^2 , variância ambiental

σ_F^2 , variância fenotípica, que é igual a $\sigma_A^2 + \sigma_E^2$,
por se tratar de ausência de dominância e a
epistasia ser considerada inexistente,

k , diferencial de seleção em desvios padrões fe-
notípicos,

N_e , tamanho efetivo da população,

p , frequência do alelo favorável.

Os valores atribuídos a \underline{m} serão 50, 20 e 10.

Os valores de \underline{a} foram obtidos através da expres-
são $\sigma_A^2 = 2a^2/5$, que expressa a variância aditiva média por loco
para a população Beta (2;2) (RAMALHO, 1977). Como esta popula-
ção é de base ampla, com média da frequência gênica 0,5, atri-
bui-se a ela o valor médio de σ_A^2 que, de acordo com RAMALHO
(1977), é aproximadamente 4×10^{-4} para produção em kg/ planta
no milho. Assim, já que foi admitido que houvesse homodinâmica,

$$\frac{\sigma_A^2}{m} = \frac{2a^2}{5} \quad e \quad a = \sqrt{\frac{5 \sigma_A^2}{2m}}$$

Fazendo-se \underline{m} assumir os valores mencionados anteriormente, obti-
veram-se os valores de \underline{a} : 0,004472, 0,007071 e 0,01. Estes va-
lores obtidos para a população Beta (2;2) podem ser usados para
as demais, pois trata-se de um valor inerente ao gene.

Como foi dito anteriormente, o valor de σ_A^2 para

a população Beta (2;2), foi fixado em 4×10^{-4} , que é a média de muitas populações, sendo esta estratégia conveniente por tratar-se de uma população de base ampla. Para as demais populações foram atribuídos valores condizentes com os valores de \underline{a} e com a expressão da variância aditiva média por loco, σ_A^2/m , que nos dois casos é $40a^2/105$ (RAMALHO, 1977). Assim, nas duas populações seguintes, σ_A^2 teve valor igual a $3,80929 \times 10^{-4}$.

Quanto aos valores de σ_E^2 , foram usados dois, $1,6 \times 10^{-3}$ e $7,6 \times 10^{-3}$. É possível encontrar estes valores em experimentos com milho, quando se mede a produção em kg por planta, conforme RAMALHO (1977).

Isto resultou, para a população Beta (2;2), em um valor de 2×10^{-3} para a variância fenotípica e 0,2 para a herdabilidade, h^2 , no primeiro caso. No segundo caso obteve-se 8×10^{-3} para σ_F^2 e 0,05 para h^2 .

Para as populações Beta (2;4) e Beta (4;2), obteve-se, no primeiro caso, $\sigma_F^2 = 1,980929 \times 10^{-3}$ e $h^2 = 0,192$. No segundo caso, σ_F^2 foi $7,980929 \times 10^{-3}$ com herdabilidade 0,048.

Foram usados três valores para o diferencial de seleção em desvios padrões fenotípicos, \underline{k} : 1,3998, 1,7550 e 2,4209. Isto corresponde à seleção de 20%, 10% e 2% das melhores plantas respectivamente.

O tamanho efetivo da população, N_e , assumiu os valores 25, 50 e 100 para o estudo de locos isolados e 5, 10,

15, 20, 25, 30, 40, 50, 75 e 100 para o estudo do caráter poligênico.

A frequência gênica, p , assumiu para o estudo de locos isolados, os seguintes valores: 0,01, 0,1, 0,2, 0,3, 0,4, 0,5, 0,6, 0,7, 0,8, 0,9 e 0,99.

Estas variáveis foram usadas para obter resultados das expressões que serão apresentadas a seguir

4.3. Estudo do loco isolado

Foram estudados genes com características diversas, de acordo com parâmetros das três populações simuladas, abrangendo toda a gama de variação de frequência.

Basicamente, os parâmetros estudados foram o progresso na frequência gênica em uma geração, Δp_1 , o progresso na média dos valores genotípicos do loco estudado em uma geração, Δg_1 , a probabilidade final de fixação do gene, $u(p)$, o progresso total na frequência gênica, Δp_I , e o progresso total no valor genotípico médio do loco estudado, Δg_I .

Para a determinação do progresso na frequência gênica em uma geração, Δp_1 , foi usada a expressão

$$\Delta p_1 = \frac{sp(1-p)}{2[1-s(1-p)]} \quad (\text{FALCONER, 1960}),$$

na qual p é a frequência do alelo favorável e s é o coeficiente de seleção, que é dado pela expressão

$$s = \frac{ka}{\sigma_F + ka(1-p)},$$

para seleção massal em um só sexo (vide Anexo).

Para o estudo do progresso no valor genotípico médio do loco em uma geração, Δg_1 , foi usada a expressão

$$\Delta g_1 = \Delta p_1 \times 2a \text{ (KOJIMA, 1961).}$$

Para o cálculo da probabilidade final de fixação do alelo favorável, $u(p)$, foi usada a expressão

$$u(p) = \frac{(1 - e^{-2N_e s p})}{(1 - e^{-2N_e s})} \text{ (KIMURA, 1957),}$$

em que "e" é a base dos logaritmos naturais.

O cálculo do progresso final na frequência genética, Δp_I , foi efetuado pela expressão

$$\Delta p_I = u(p) - p.$$

O cálculo do progresso final no valor genotípico médio do loco foi feito por meio da expressão

$$\Delta g_I = \Delta p_I \times 2a \text{ (KOJIMA, 1961).}$$

4.4. Estudo do caráter quantitativo

No estudo do caráter quantitativo como um todo, foram determinados os seguintes parâmetros: o ganho genético em um ciclo de seleção, G_{s1} , o progresso final médio na fre

quência dos alelos favoráveis e o ganho genético a longo prazo.

O ganho genético em um ciclo de seleção foi estimado pela expressão

$$Gs_I = (1/2) k \frac{\sigma_A^2}{\sigma_F} \quad (\text{VENCovsky, 1978d}).$$

O progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis por loco, $\overline{\Delta p_I}$, para as três populações, foi dado pela integração

$$\Delta p_I = \int_0^1 [u(p) - p] f(p) dp,$$

em que $u(p)$ é a probabilidade de fixação final do alelo com frequência inicial p , e $f(p)$ é a função de densidade da distribuição da frequência gênica para o caráter na população.

O valor de \underline{s} , a intensidade de seleção, não é constante para as frequências gênicas, já que sua expressão é

$$s = \frac{k a}{\sigma_F + k a(1-p)}.$$

Porém, para simplificar a expressão de $u(p)$, que depende de \underline{s} , este parâmetro foi considerado como constante e igual ao valor da média para os locos, ou seja,

$$\bar{s} = \int_0^1 s f(p) dp.$$

Assim foi possível chegar ao valor de $\overline{\Delta p_I}$ por meio de uma integral com resolução conhecida.

O ganho genético na média, a longo prazo, Gs_I ,

foi obtido pela expressão

$$Gs_I = \overline{\Delta p_I} \times 2a \times m \text{ (KOJIMA, 1961).}$$

Por fim, deve-se adicionar que, em alguns casos, tanto no estudo do caráter poligênico como do gene isolado, o valor do progresso final na frequência do alelo foi transformado em percentagem do progresso máximo. Como progresso máximo entende-se aquele que é atingido quando todos os alelos favoráveis são fixados em todos os locos. Usou-se para isso a expressão

$$\Delta p_{I\%} = \frac{\Delta p_I}{1-p} \times 100.$$

5. RESULTADOS E DISCUSSÕES

5.1. Coefficiente de seleção

Os valores para \underline{s} mostram que o uso da expressão simplificada, $s = ka/\sigma_F$ (FALCONER, 1960), ao invés de $s = ka/[\sigma_F + ka(1-p)]$, pode ser considerado válido para valores baixos de \underline{s} , isto é, quando \underline{k} e \underline{a} forem baixos e σ_F for alto. Com valores de \underline{s} acima de 0,2 a diferença causada pela correção $ka(1-p)$ no denominador torna-se muito grande para ser desprezada, como pode ser visto na Figura 1, que mostra valores de \underline{s} para os diversos valores de \underline{p} , para a população Beta (2;2), com diversos valores de \underline{k} , σ_F e \underline{a} . Para as populações Beta (2;4) e Beta (4;2), a situação é praticamente a mesma, pois todos os parâmetros são mantidos iguais, exceto σ_F , que sofre um pequeno decréscimo. Assim, os valores de \underline{s} se apresentam, para estas populações, com um pequeno acréscimo em relação aos da população Beta (2;2), mas com tendências idênticas.

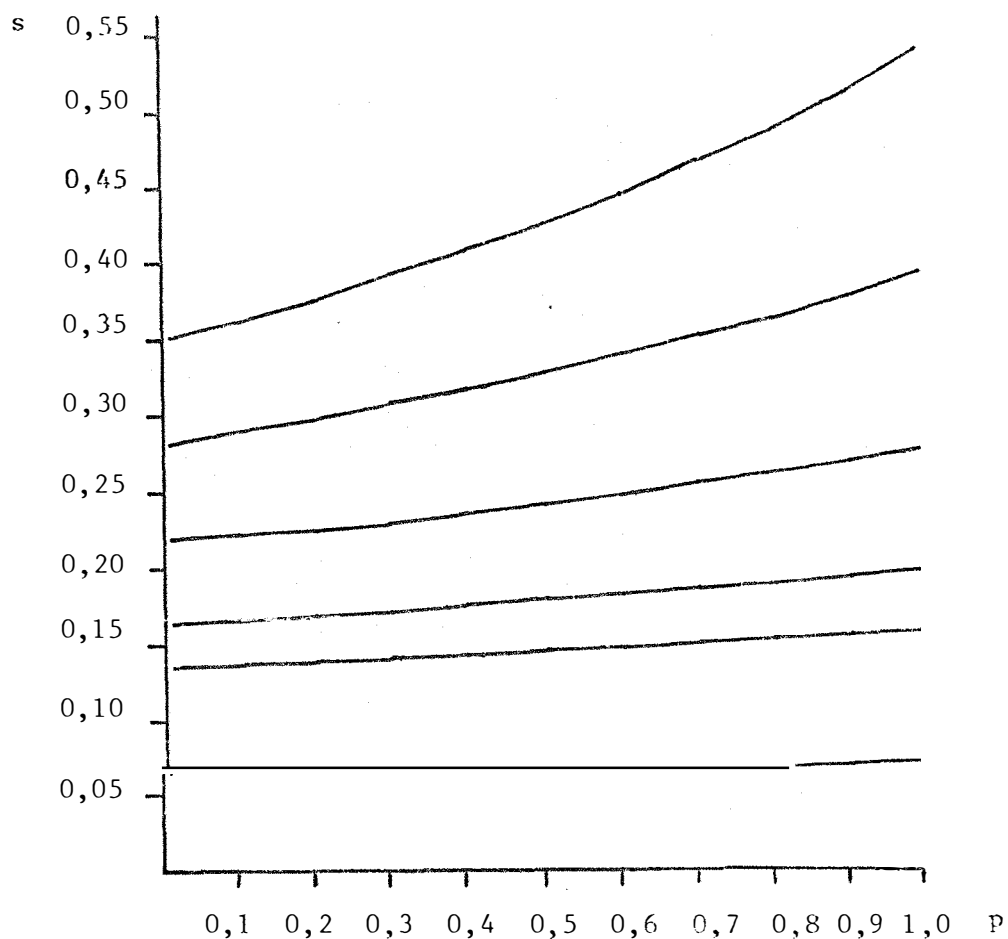


Figura 1. Exemplos de valores de \underline{s} para as diversas frequências gênicas, para a população Beta (2;2).

De cima para baixo

	k	h^2	a
1 ^a	2,4209	0,20	0,01
2 ^a	1,7550	0,20	0,01
3 ^a	1,7550	0,20	0,007071
4 ^a	1,7550	0,05	0,01
5 ^a	1,3998	0,05	0,01
6 ^a	1,3998	0,05	0,004472

Nota: h^2 e \underline{a} se referem à produção de grãos no milho em kg/planta.

\underline{a} igual a 0,01 corresponde a um caráter controlado por 10 genes, igual a 0,007071, 20 genes e 0,004472, 50 genes.

Observou-se ainda que os valores de \bar{s} (o coeficiente de seleção médio para os genes em uma distribuição de freqüências) obtidos pela integral $\int_0^1 s f(p) dp$, praticamente não diferiram dos valores de \underline{s} para a freqüência média da distribuição, portanto não há prejuízo se este for usado no lugar do primeiro (compare-se a Tabela 7 com a Figura 1).

5.2. Progresso imediato

5.2.1. Progresso imediato na freqüência gênica do loco

A distribuição dos valores de Δp_1 pelas freqüências gênicas mostrou-se simétrica, com maiores valores na freqüência central (0,5) e menores valores nos extremos 1 e 0. Apresentou tendência de aumentar seus valores quando \underline{k} e \underline{a} aumentavam e σ_F diminuía. As populações Beta (2;4) e Beta (4;2) apresentaram valores de Δp_1 , para um loco isolado, maiores que os apresentados pela população Beta (2;2). Isto se deve ao valor do desvio padrão fenotípico, σ_F , ligeiramente menor nas duas primeiras, porém, as diferenças foram desprezíveis.

5.2.2. Progresso imediato na média dos valores genotípicos do loco

A distribuição dos valores de Δg_1 pelas freqüências gênicas apresentou exatamente as mesmas tendências da distribuição de Δp_1 , pois trata-se do mesmo valor multiplicado

por 2a.

Os valores obtidos são compatíveis com experimentos reais. Por exemplo, para a população Beta (2;2), com k igual a 1,755 (10% dos melhores são mantidos), supondo-se que haja 50 genes segregantes e usando para σ_A^2 o valor 0,0004 e para σ_F^2 o valor 0,002 (herdabilidade igual a 20%), que são valores normais para produção em kg/planta em milho, um gene com frequência 0,5 teve o valor de Δg_1 igual a 0,0001962. Considerando-se os 50 genes homodinâmicos e de mesma frequência, obtém-se um valor para o progresso total na seleção igual a 0,00981 kg por planta. Para um hectare com 50.000 plantas, o valor correspondente seria 490,5 kg de avanço na seleção em um ciclo nesta população.

A Figura 2 mostra um exemplo do gráfico obtido para Δg_1 juntamente com as diversas distribuições adotadas para a frequência gênica.

Deve-se lembrar, mais uma vez, que os resultados para a população Beta (2;2) foram ligeiramente inferiores aos das populações Beta (2;4) e Beta (4;2), que têm valores idênticos, mas a diferença, assim como no caso dos valores de Δp_1 , são insignificantes.

5.2.3. Progresso imediato na média do caráter

O progresso imediato na média do caráter cresce

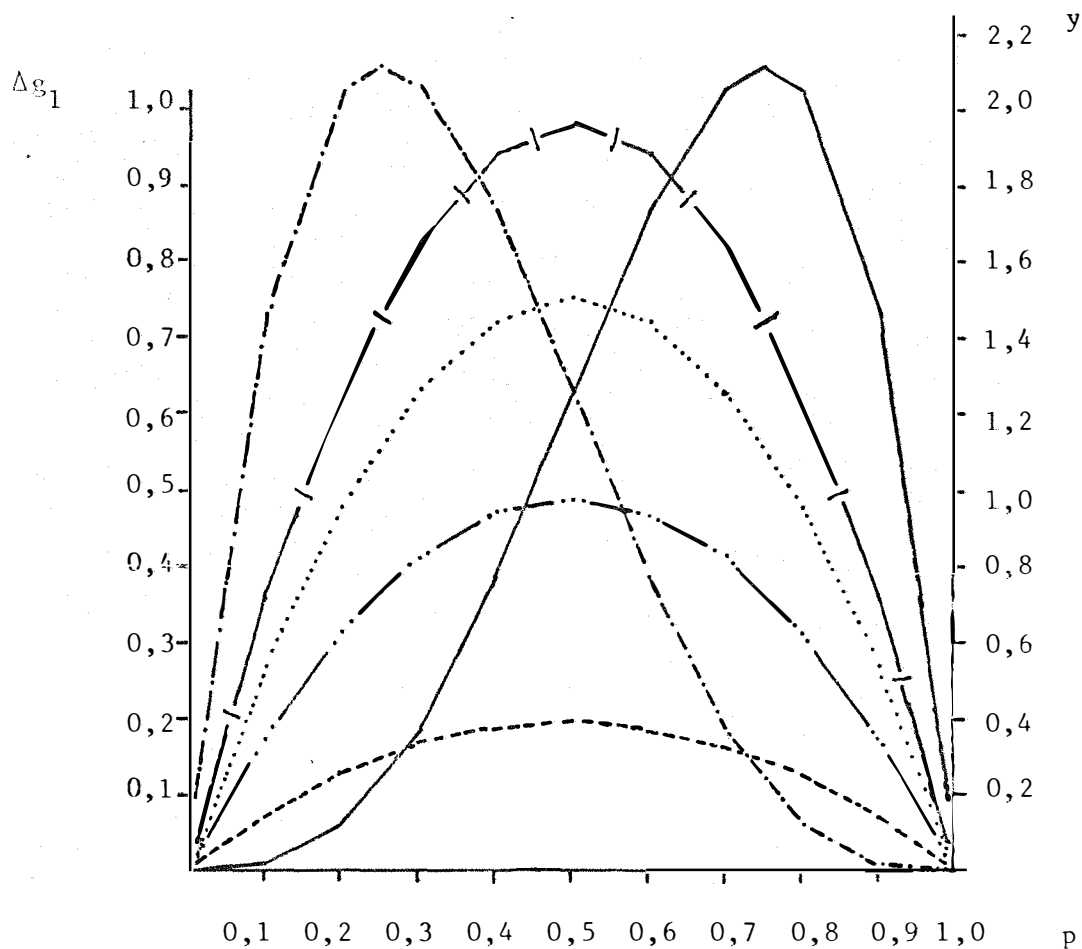


Figura 2. Valores do ganho imediato na média do valor genotípico do loco, Δg_1 em gramas, para diversas frequências gênicas, para $k = 1,755$ e $h^2 = 0,2$, para caracteres controlados por 10, 20 e 50 genes, acompanhados das distribuições Beta (2;4), Beta (2;2) e Beta (4;2).

- Δg_1 para caráter controlado por 50 genes
- ...- Δg_1 para caráter controlado por 20 genes
- |- Δg_1 para caráter controlado por 10 genes
- .-.- Distribuição Beta (2;4)
- Distribuição Beta (2;2)
- Distribuição Beta (4;2)

Nota: y é a ordenada da distribuição das frequências gênicas.

com o valor de k e com a herdabilidade, como é óbvio. O que precisa ser ressaltado dos resultados é que a população Beta (2;2) apresentou valores um pouco maiores que as demais para esse parâmetro, como é visto na Tabela 1, o que não é de estranhar, pois tinha o valor para h^2 ligeiramente mais elevado.

O que pode parecer contraditório, à primeira vista, é o fato de terem as populações Beta (2;4) e Beta (4;2) apresentado valores de Δp_1 e Δg_1 , para as várias frequências gênicas, maiores que os apresentados pela população Beta(2;2), e no entanto terem valores para o progresso imediato na média do caráter (Gs_1) menores que esta. A contradição neste caso é inexistente, pois os valores apresentados para Δp_1 e Δg_1 são valores absolutos, referentes a um gene qualquer da população que se encontre nas condições especificadas. Os valores de Gs_1 , no entanto, dependem não somente dos valores de Δg_1 para cada frequência específica, mas também da distribuição de frequências gênicas pelos locos que controlam o caráter. Trata-se, pois, de um somatório das contribuições de todos os genes. Assim, a população Beta (2;2), apesar de ter valores individuais menores para Δp_1 e Δg_1 , tem maior concentração de genes na gama de frequência que dá maiores valores de Δg_1 , resultando em um valor maior para Gs_1 . Esse efeito pode ser observado na Figura 2.

Os valores obtidos para Gs_1 , como se pode observar, são perfeitamente compatíveis com dados reais para produção em kg por planta em milho. Tomando como exemplo as mesmas

Tabela 1. Progresso imediato na média do caráter, para as três populações, em kg por planta

k	Populações	
	Beta (2;2)	Beta (2;4) e Beta (4;2)
$\sigma_E^2 = 0,0016$		
1,3998	0,0062601	0,0059914
1,7550	0,0078486	0,0075117
2,4209	0,0108266	0,0103618
$\sigma_E^2 = 0,0076$		
1,3998	0,0031300	0,0029849
1,7550	0,0039243	0,0037424
2,4209	0,0054133	0,0051623

Nota: $\sigma_E^2 = 0,0016$ equivale a $h^2 = 0,2$ para a população Beta (2;2) e $h^2 = 0,192$ para as demais, e $\sigma_E^2 = 0,0076$ equivale a $h^2 = 0,05$ para a população Beta (2;2) e $h^2 = 0,0048$ para as demais.

condições mencionadas no subtópico anterior ($k = 1,755$, $\sigma_A^2 = 0,0004$, $\sigma_F^2 = 0,002$) para a população Beta (2;2) verifica-se que o valor para Gs_1 é $0,0078486$ kg/planta. Para um hectare com 50.000 plantas, o valor correspondente seria 392,4 kg. Observa-se que este valor é menor que o obtido naquele subtópico, o que se justifica pelo fato de lá ter-se suposto que todos os genes teriam frequência igual a 0,5, enquanto neste caso se usou a distribuição de frequências para a população.

O valor do tamanho efetivo não afeta o ganho imediato para casos de ausência de dominância (KOJIMA, 1961), mas afeta a variância do ganho. Assim, em populações pequenas, as previsões do ganho imediato na seleção são menos confiáveis (RAWLINGS, 1970).

5.3. Progresso final

O progresso final é aquele obtido depois de in finitas gerações de seleção, ou após a fixação dos genes em to dos os locos. Obviamente, no melhoramento não se pode pensar em termos de número infinito de gerações, mas neste caso esse termo é usado para simbolizar o limite máximo da seleção, sem importar o número de gerações necessárias para a fixação dos genes, mas sim a probabilidade final de fixação. Estudos so bre o número de gerações para a fixação ou perda de genes po dem ser encontrados em NASSAR e COOK (1973), NASSAR e SCOTT (1970) e PARK (1977).

5.3.1. Probabilidade final de fixação

A probabilidade final de fixação de um gene, $u(p)$, pode ser encarada como a chance de um alelo atingir frequência 1 ao fim de um processo de seleção. Se forem consideradas várias subpopulações, $u(p)$ será a frequência do alelo no conjunto. Ou ainda, se forem considerados vários locos de características idênticas, $u(p)$ será a média de suas frequências no limite de seleção. O valor de $u(p)$ pode, então, ser considerado como sendo um limite para a seleção desse alelo em condições predeterminadas.

Os valores de $u(p)$ apresentados em um gráfico em "p" mostram uma curva que pode ser dita assintótica com relação à reta formada pelo valor 1 de $u(p)$, isto é, os valores sobem rapidamente nas frequências baixas e cada vez mais lentamente conforme p vai aumentando. Esta tendência é tanto mais acentuada quanto maior for o produto $N_e s$. Assim, quanto maior for o valor de N_e e s , maior será o valor de $u(p)$. Observa-se que a importância de um dos fatores aumenta quando o outro fator diminui. Este acréscimo de $u(p)$ com relação a $N_e s$ é mais acentuado no trecho onde as curvas mudam a inclinação mais rapidamente, isto é, nas frequências iniciais, até 0,4 aprox. Isto pode ser notado na Figura 3, que mostra um exemplo do comportamento de $u(p)$ em relação às frequências gênicas para diversos valores de N_e e σ_E^2 para $k = 1,755$ em um caráter controlado por 50 genes na população Beta (2;2), com σ_A^2 igual a 0,0004.

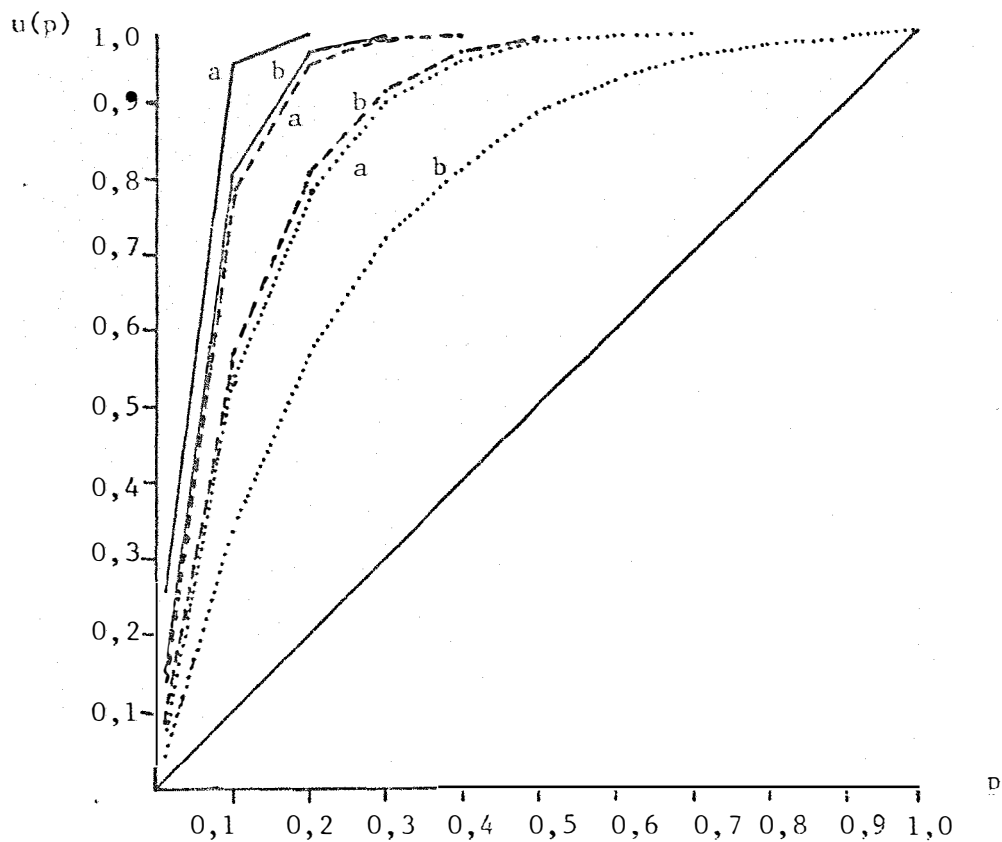


Figura 3. Valores da probabilidade final de fixação, $u(p)$ e da frequência gênica inicial, p , para a população Beta (2;2), com $k = 1,755$ e $a = 0,004472$ (ou 50 genes).

- $N_e = 100$
 - - - - $N_e = 50$
 $N_e = 25$
- a — $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$)
 b — $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,05$)

A diagonal representa a probabilidade de fixação dos genes sem seleção. A diferença entre as curvas e a diagonal representa o progresso final na frequência gênica (Δp_I).

Como \underline{s} depende de \underline{k} , a , σ_F (e h^2) e \underline{p} , os valores de $u(p)$ também se alteram com esses parâmetros, aumentando com o aumento de \underline{k} , \underline{a} e \underline{p} e diminuindo com o aumento de σ_F .

Observou-se que os valores de $u(p)$, em frequências específicas, para as populações Beta (2;4) e Beta (4;2) se apresentam ligeiramente maiores que os da população Beta (2;2). Isto é devido ao menor valor de σ_F nos dois primeiros casos. Porém, as diferenças são muito pequenas, podendo ser consideradas insignificantes.

Aparentemente, as mudanças na estrutura da população causaram alterações bem menores nos valores específicos de $u(p)$ que mudanças nos valores de N_e , \underline{k} , σ_F^2 (e h^2) e \underline{a} . Porém, deve-se lembrar que a alteração da estrutura da população não implica somente na diminuição de σ_F^2 , mas fundamentalmente em uma mudança na distribuição das frequências gênicas. O efeito das diferentes distribuições da frequência gênica será de novo abordado quando for discutido o progresso final médio.

Por último deve-se lembrar que $u(p)$ se refere a um gene isoladamente ou a cada um gene de um grupo com características semelhantes. Para se obter a probabilidade de fixação de um genótipo inteiro deve-se fazer o produto das probabilidades individuais de todos os genes que o compõem.

Observou-se ainda que há dificuldade de fixar genes com baixas frequências e pequenos efeitos, principalmente

se a herdabilidade for baixa. O mesmo já foi observado por outros autores anteriormente (ROBERTSON, 1960 e outros).

5.3.2. Progresso final na frequência gênica do loco

O progresso final na frequência do loco, Δp_I , depende fundamentalmente de \underline{p} e $u(p)$ ($\Delta p_I = u(p) - p$). Pode-se encarar como sendo o valor máximo para o ganho genético na seleção (ROBERTSON, 1960).

O valor de Δp_I pode ser visualizado na Figura 3 como sendo a diferença entre a curva de $u(p)$ e a reta de inclinação l que passa pela origem. Desta forma, as tendências observadas para $u(p)$ também são válidas para Δp_I , no que diz respeito a acréscimos sofridos devido a alterações de parâmetros, com exceção de \underline{p} . Para esse parâmetro, \underline{p} , Δp_I tem o seu máximo em valores diferentes, conforme sejam os demais parâmetros, mas sempre em valores baixos, a saber, entre 0,1 e 0,4. Observa-se que quanto mais fácil for a fixação de um gene, mais baixa será a frequência referente ao valor máximo de Δp_I .

Comparando os valores obtidos neste trabalho com os que seriam obtidos se fosse empregada a expressão para o progresso máximo de ROBERTSON (1960), $\Delta p_I = N_e s p(1-p)$, notaram-se discrepâncias. Os valores obtidos pela expressão de Robertson tendem a se apresentar subestimados quando \underline{s} é baixo, passando a superestimados com o aumento de \underline{s} , para valores baixos de \underline{p} . Para valores altos de \underline{p} eles sempre se apresen

tam superestimados. Isto pode-se explicar pelo fato de serem os valores de N_e sempre muito grandes no presente trabalho, enquanto que a expressão sugerida por ROBERTSON, como ele próprio ressaltou, foi deduzida supondo valores baixos de N_e s.

5.3.3. Progresso final na média dos valores genotípicos do loco

O valor do progresso final na média dos valores genotípicos do loco, Δg_I , é diretamente proporcional ao progresso final na frequência gênica do loco, portanto apresenta as mesmas tendências.

Os valores observados, quando correlacionados com valores reais, fornecem expectativas do progresso bastante razoáveis. Nas mesmas condições do exemplo dado no subtópico 5.2.2., isto é, na população Beta (2;2), com $k = 1,755$, supondo que haja 50 genes segregantes, com variância aditiva igual a 0,0004, variância fenotípica igual a 0,002 ($h^2 = 0,2$) e frequência gênica igual a 0,5, o valor observado para Δg_I foi 0,0043163 kg. Se forem considerados locos homodinâmicos de mesma frequência e 50.000 plantas por hectare, este valor corresponderia a um progresso máximo de 10.790,75 kg/ha, para o tamanho efetivo de 25. Se o tamanho efetivo fosse 50, o valor seria 11.173 kg/ha. Se fosse 100, o valor seria 11.180 kg/ha.

Observa-se que nas condições dadas no exemplo o aumento do tamanho efetivo não foi muito importante no progresso final. Isto pode ser explicado pelo fato de a frequência

tomada já ser bastante grande em se tratando de fixação de genes nas condições especificadas.

Se for considerado agora um outro exemplo com frequência 0,1, mantidas todas as demais condições, para N_e igual a 25 tem-se um valor para o progresso final igual a 9.649,75 kg/ha. Para N_e igual a 50 o valor é 15.211,75 kg/ha. E para N_e igual a 100 é 19.045 kg/ha.

Pode-se observar que, para genes com frequências menores, o valor do tamanho efetivo é bem mais importante que para aqueles com frequências mais altas. O mesmo foi observado por ROBERTSON (1960) e outros.

Pelos dois exemplos dados pode-se pensar que o resultado final da seleção seria maior quando a frequência inicial do gene considerado fosse baixa. Deve-se lembrar que o valor Δg_I é o acréscimo máximo na média genotípica do loco. Esse valor se irá somar à média inicial do loco. Como a média depende da frequência dos genes, isto é, ela é igual a $(2p - 1)a + 2p(1-p)d$, então a média no primeiro caso é bem maior que no segundo. Assim, quando a frequência inicial for menor, o progresso realmente será maior, mas o valor atingido será menor, como será de novo discutido adiante.

A Figura 4 mostra um exemplo de curva de Δg_I sobre p para as condições usadas no exemplo.

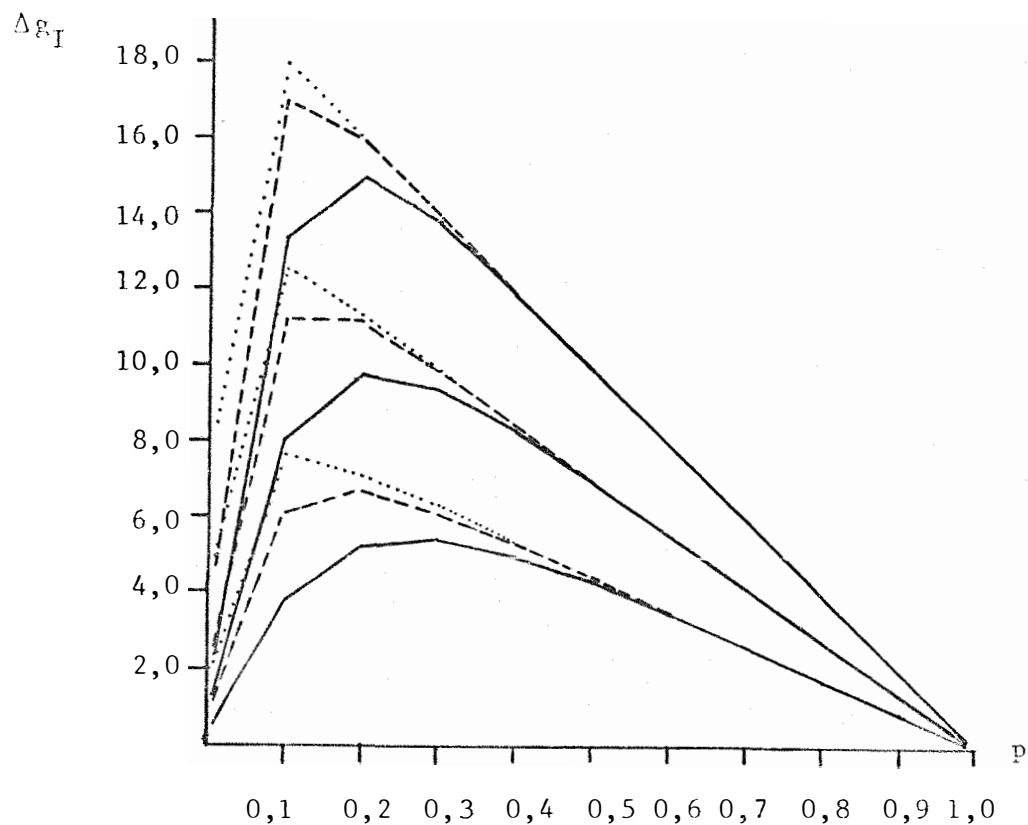


Figura 4. Progresso final no valor genotípico médio, Δg_I , em gramas, e frequência gênica inicial, p , para a população Beta (2;2), com $k = 1,755$ e $h^2 = 0,2$.

De cima para baixo as três primeiras curvas correspondem a 10 locos controlando o caráter, as três centrais a 20 locos e as três últimas a 50 locos.

— $N_e = 25$, - - - - $N_e = 50$ e $N_e = 100$

5.3.4. Progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis

O progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, $\overline{\Delta p_I}$, depende não só do tamanho efetivo e do valor do coeficiente de seleção, como também da distribuição da frequência gênica nos locos que controlam o caráter na população. Assim, para cada uma das populações simuladas, foi desenvolvida uma expressão para o valor de $\overline{\Delta p_I}$ pela integração de $\int_0^1 |u(p) - p| f(p) dp$.

O resultado da integral para a população Beta (2;2) foi

$$\overline{\Delta p_I} = \frac{1}{1-e^{-B}} \left\{ 1 + \frac{6}{B^3} [2 - B - e^{-B}(B+2)] \right\}^{-1/2}.$$

Para a população Beta (2;4) foi

$$\overline{\Delta p_I} = \frac{1}{1-e^{-B}} \left\{ 1 + \frac{20}{B^5} [24 - 18B + 6B^2 - B^3 - e^{-B}(6B+24)] \right\}^{-1/3}$$

E para a população Beta (4;2) foi

$$\overline{\Delta p_I} = \frac{1}{1-e^{-B}} \left\{ 1 + \frac{20}{B^5} [24 - 6B - e^{-B}(B^3 + 6B^2 + 18B + 24)] \right\}^{-2/3},$$

sendo $B = 2 N_e \bar{s}$.

O valor usado para \bar{s} foi obtido pela integral

$$\bar{s} = ka \int_0^1 \left[\frac{f(p)}{\sigma_F + ka(1-p)} \right] dp$$

em que $f(p)$ é a função de densidade da distribuição das frequências gênicas em cada população (Vide anexo).

Verificou-se que o valor de \bar{s} obtido pela integral praticamente não diferiu do valor de \underline{s} para a frequência média da distribuição (s_p).

Os resultados obtidos aqui se referem ao caráter poligênico como um todo, e podem ser interpretados como valores médios para todos os locos controlando o caráter, isto é, podem ser vistos como a média das alterações ocorridas em cada gene até a fixação ou perda de todos.

Considerando-se os valores absolutos de $\overline{\Delta p_I}$, nota-se que são sempre bem elevados, como seria de se esperar, pois são o resultado de infinitas gerações de seleção. Os valores para a população Beta (2;4) são os maiores, sendo os da população Beta (2;2) intermediários e os da população Beta (4;2) os menores. Este fato era esperado pois as populações começaram o processo de seleção com frequências médias diferentes. Assim, a população Beta (2;4), que tinha inicialmente frequência média 1/3, até atingir a fixação poderia caminhar até 2/3. A população Beta (2;2) que começou com frequência 1/2, poderia caminhar 1/2. A população Beta (4;2), com frequência inicial de 2/3, só poderia caminhar no máximo 1/3. Obviamente, o tempo requerido para a fixação dos genes deve ser bem maior na população que apresenta maiores alterações. Assim, a observação dos valores absolutos de $\overline{\Delta p_I}$ não pode ser considerada conclusiva.

Se, porém, for considerado o valor de $\overline{\Delta p_I}$ em percentagem do máximo possível em cada caso, vê-se que a população Beta (4;2) exhibe os melhores resultados, a população Beta (2;2) resultados intermediários e a população Beta (2;4) os piores resultados. Portanto, a situação se inverteu. Esta posição relativa das populações é mais lógica, pois uma população com média de frequência mais elevada deve apresentar maior facilidade de fixação do que uma com média mais baixa.

Além de variar com o tipo de população, os valores de $\overline{\Delta p_I}$ variaram também com os valores de N_e , apresentando rápido aumento com o aumento desse valor.

Com relação a aumentos nos valores de k e a , estes também determinaram aumentos nos valores de $\overline{\Delta p_I}$, enquanto σ_E^2 , quando aumentado de 0,0016 ($h^2 = 0,2$ aprox.) para 0,0076 ($h^2 = 0,05$ aprox.), determinou diminuição acentuada deste valor.

Observou-se que quanto mais complexo foi o caráter, mais difícil foi a fixação dos genes.

As Figuras 5, 6, 7, 8, 9 e 10 mostram a relação entre $\overline{\Delta p_I}$ em valores absolutos e N_e para as populações Beta (2;4), Beta (2;2) e Beta (4;2), para os dois níveis de σ_E^2 , respectivamente. Cada figura apresenta ainda variação para valores de k e a (ou número de genes).

A Figura 11 mostra um exemplo onde se vêem valores absolutos de $\overline{\Delta p_I}$ em relação a N_e para as três populações

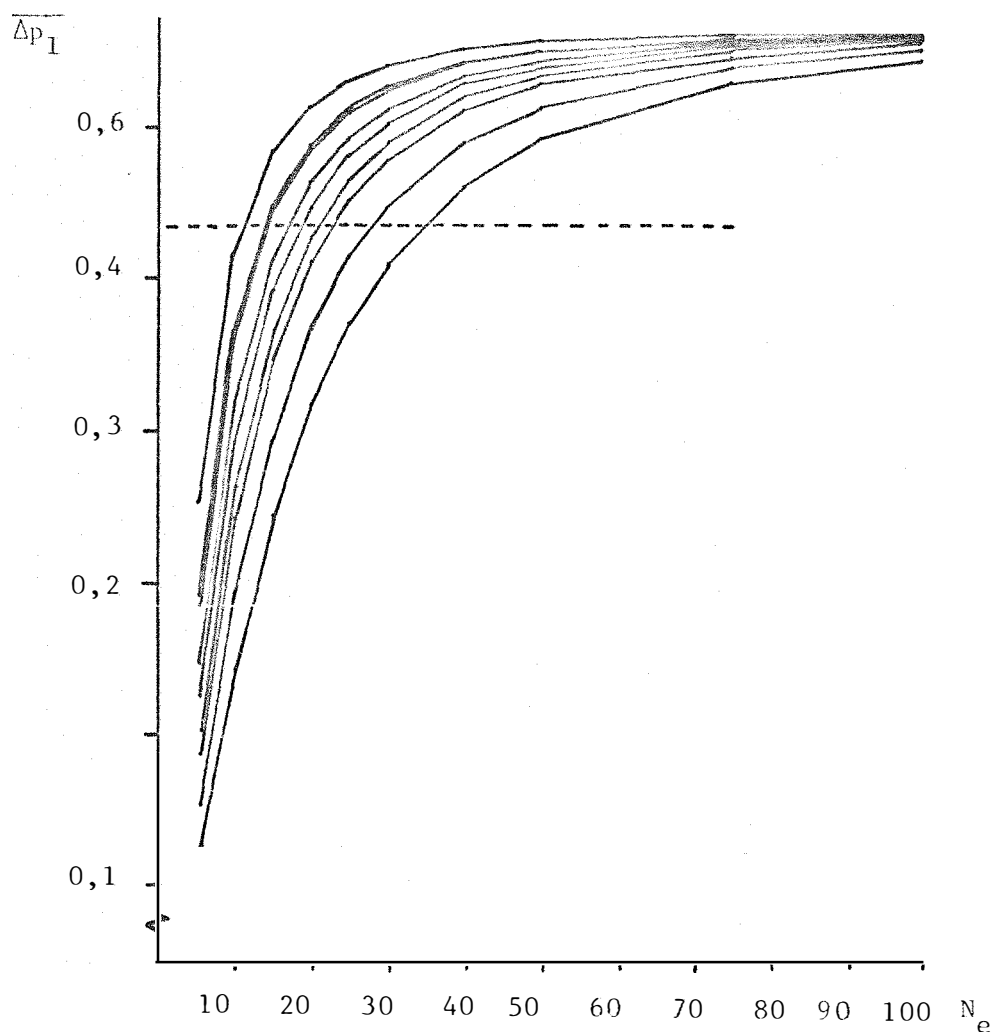


Figura 5. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_I , e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;4), com $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 \approx 0,2$).

De baixo para cima

		Nº de locos		
		50	20	10
k	1,3998	1. ^a	3. ^a	6. ^a
	1,755	2. ^a	5. ^a	8. ^a
	2,4209	4. ^a	7. ^a	9. ^a

Observa-se que a 7.^a e 8.^a curvas praticamente se confundem.

Nota: A linha tracejada corresponde a 80% do progresso máximo possível para a população.

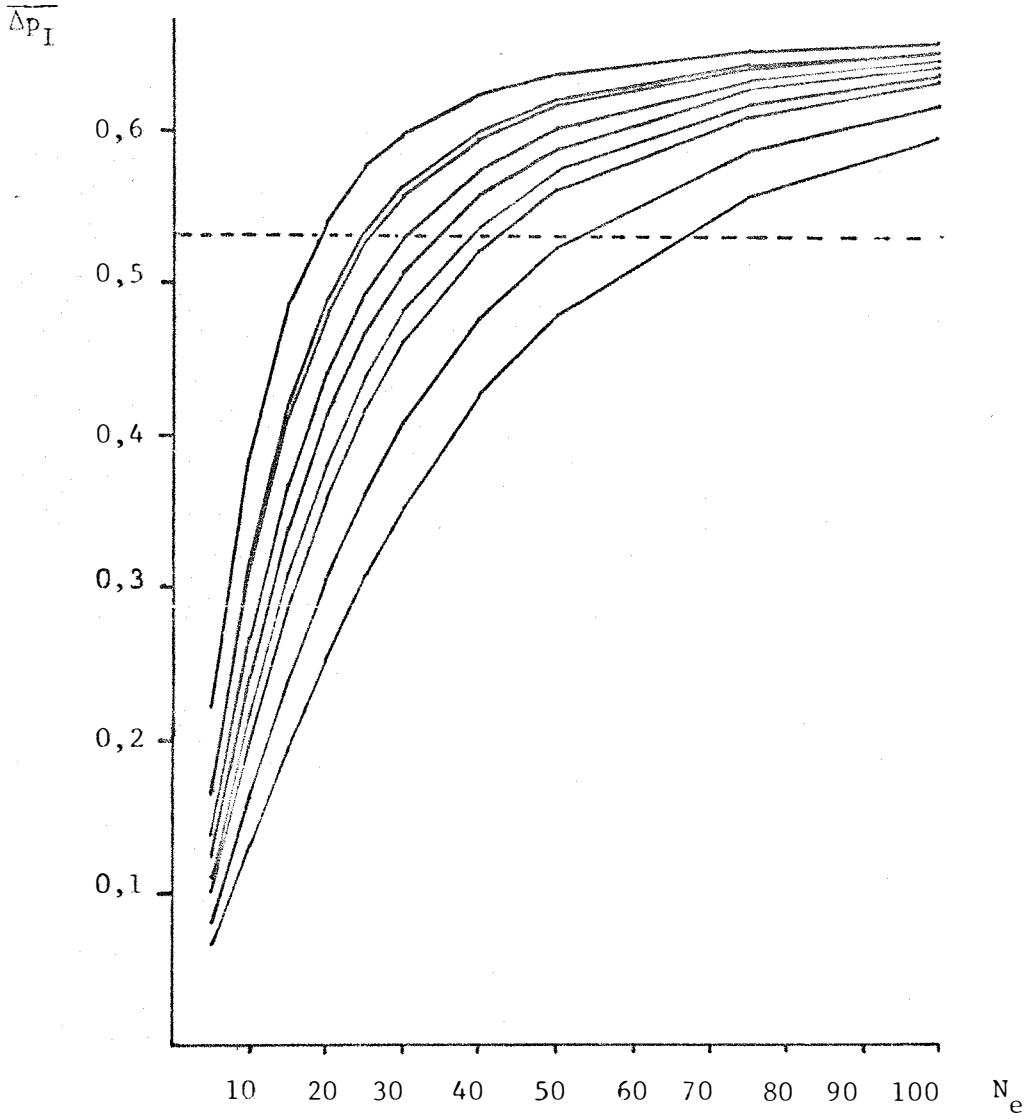


Figura 6. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, $\overline{\Delta p_I}$, e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;4) com $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 \approx 0,05$).

De baixo para cima

	Nº de locos		
	50	20	10
k	1,3998	1. ^a	3. ^a
	1,755	2. ^a	5. ^a
	2,4209	4. ^a	7. ^a
			9. ^a

Observa-se que a 7.^a e 8.^a curvas praticamente se confundem.

Nota: A linha tracejada corresponde à 80% do progresso máximo possível para a população.

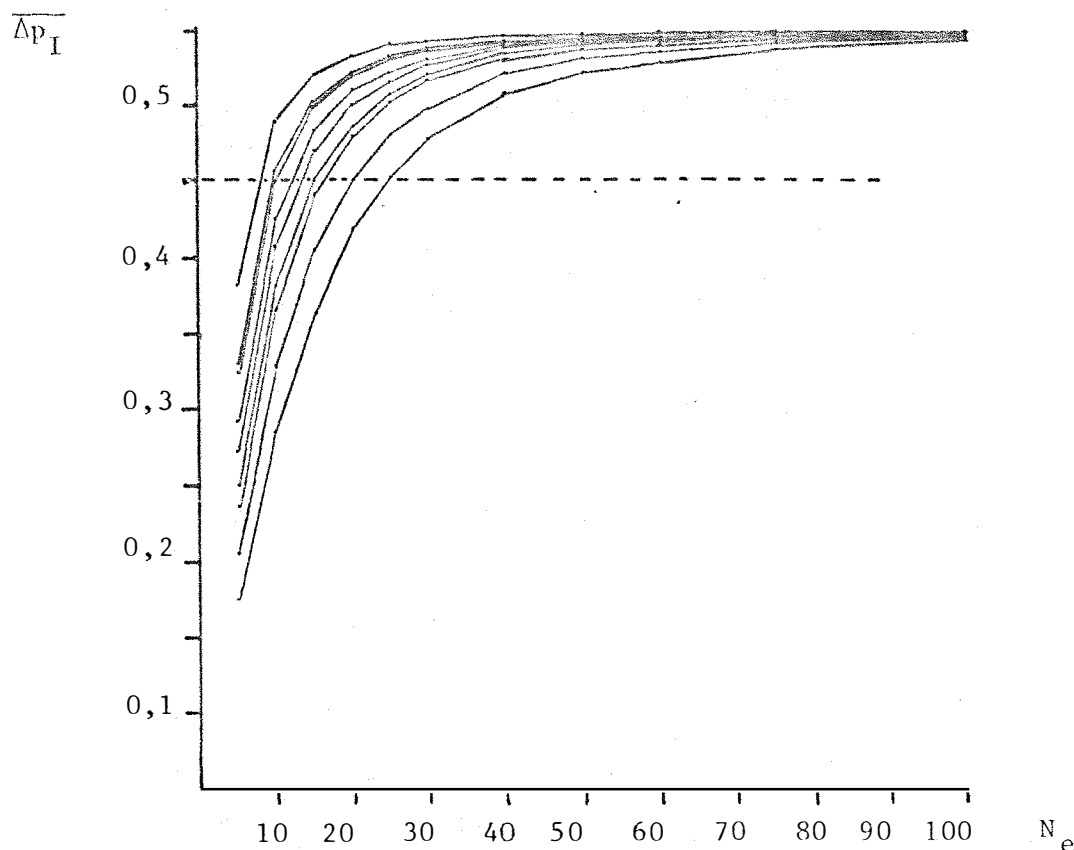


Figura 7. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_I , e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;2), com $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$).

De baixo para cima

		Nº de locos		
		50	20	10
k	1,3998	1. ^a	3. ^a	6. ^a
	1,755	2. ^a	5. ^a	8. ^a
	2,4209	4. ^a	7. ^a	9. ^a

Observa-se que a 7.^a e 8.^a curvas praticamente se confundem.

Nota: A linha tracejada corresponde à 80% do progresso máximo possível para a população.

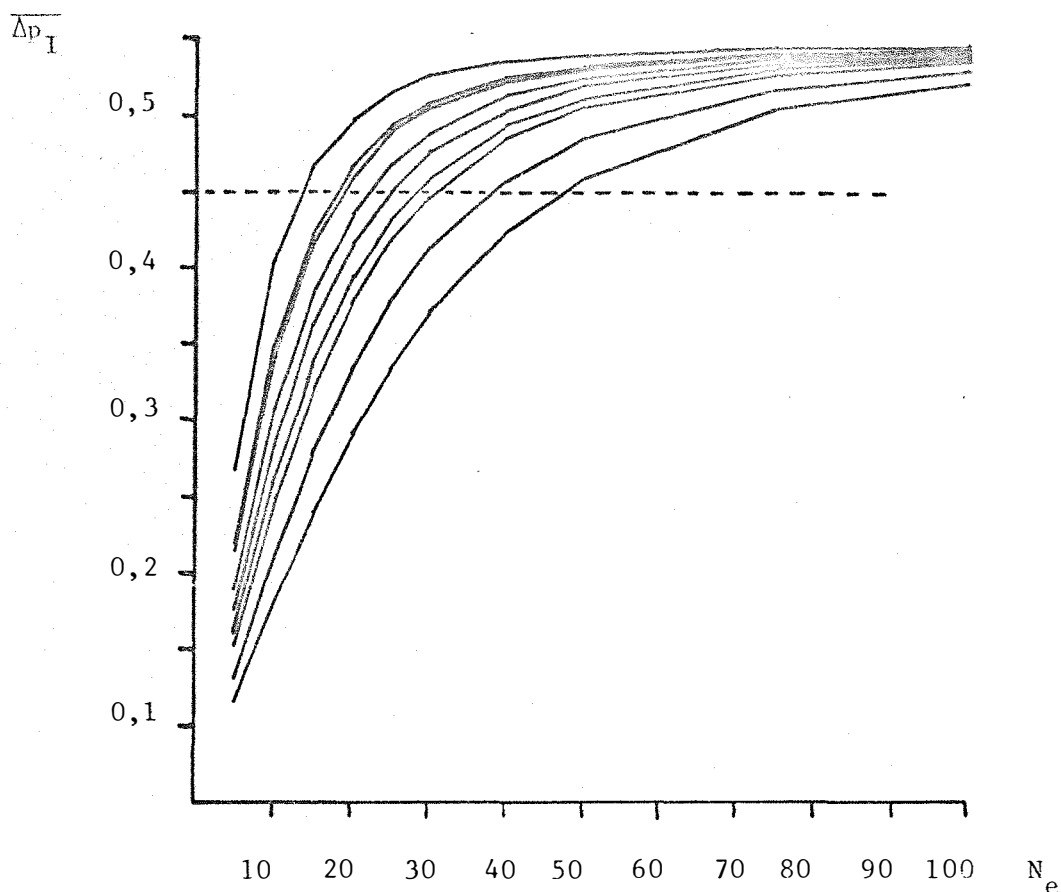


Figura 8. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_I , e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (2;2), com $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,05$).

De baixo para cima

	Nº de locos		
	50	20	10
k	1,3998	1. ^a	3. ^a
	1,755	2. ^a	5. ^a
	2,4209	4. ^a	7. ^a
			6. ^a
			8. ^a
			9. ^a

Observa-se que a 7.^a e 8.^a curvas praticamente se confundem.

Nota: A linha tracejada corresponde à 80% do progresso máximo possível para a população.

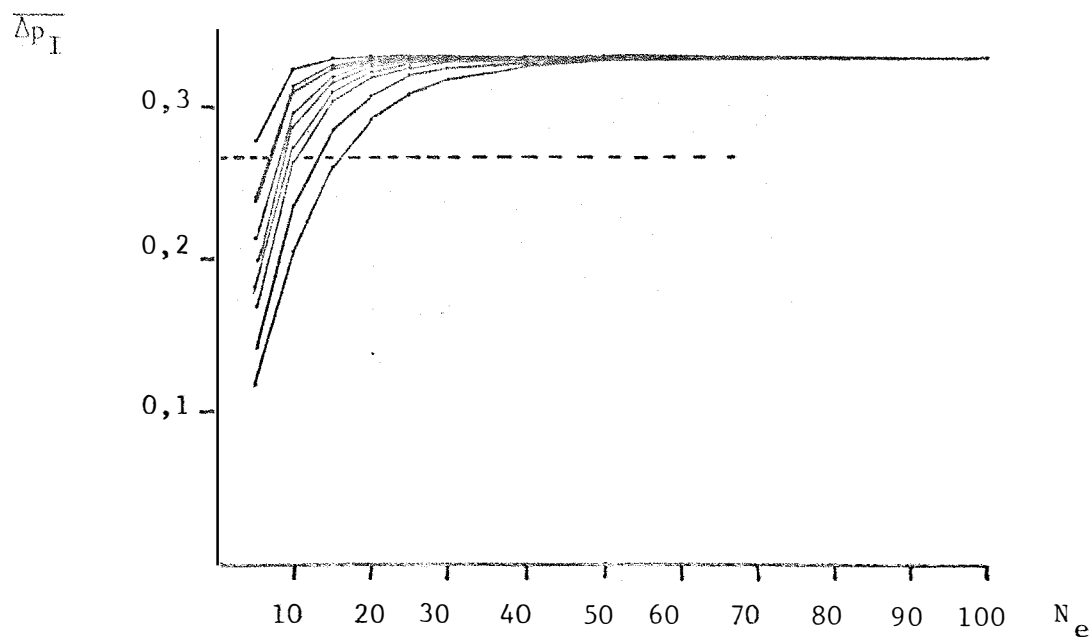


Figura 9. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, $\bar{\Delta p}_I$, e do tamanho efetivo, N_e , para a população Beta (4;2), com $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 \approx 0,2$).

De baixo para cima

	Nº de locos		
	50	20	10
k	1,3998	1. ^a	3. ^a
	1,755	2. ^a	5. ^a
	2,4209	4. ^a	7. ^a
			8. ^a
			9. ^a

Observa-se que a 7.^a e 8.^a curvas praticamente se confundem.

Nota: A linha tracejada corresponde à 80% do progresso máximo possível para a população.

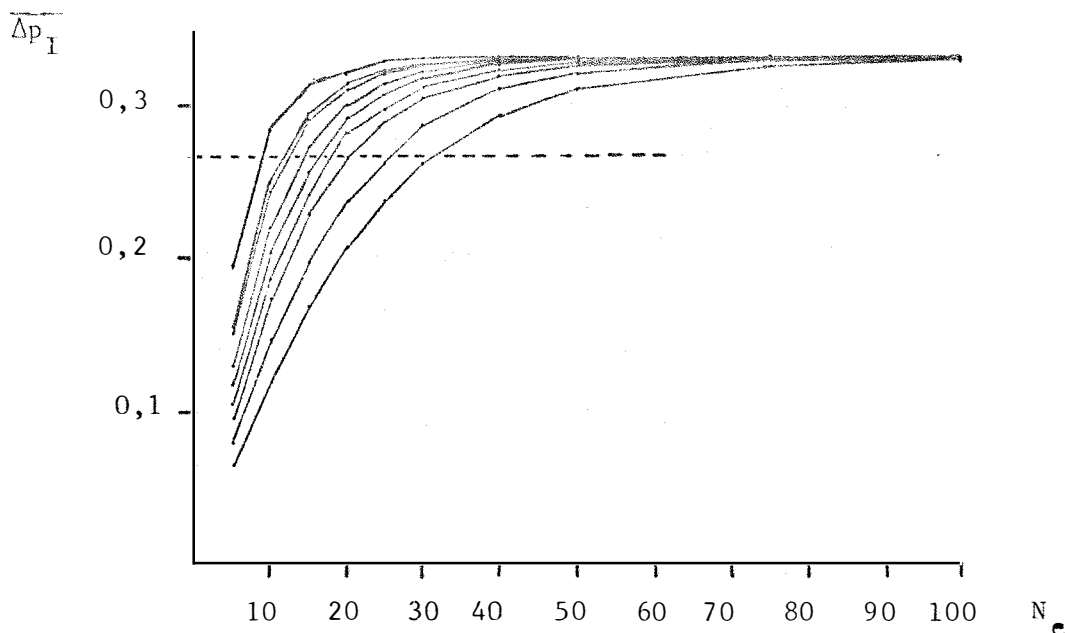


Figura 10. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, Δp_I , e do tamanho efetivo, N_e , para a população I Beta (4;2), com $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 \approx 0,05$).

De baixo para cima

		Nº de locos		
		50	20	10
k	1,3998	1. ^a	3. ^a	6. ^a
	1,755	2. ^a	5. ^a	8. ^a
	2,4209	4. ^a	7. ^a	9. ^a

Observa-se que a 7.^a e 8.^a curvas praticamente se confundem.

Nota: A linha tracejada corresponde à 80% do progresso máximo possível para a população.

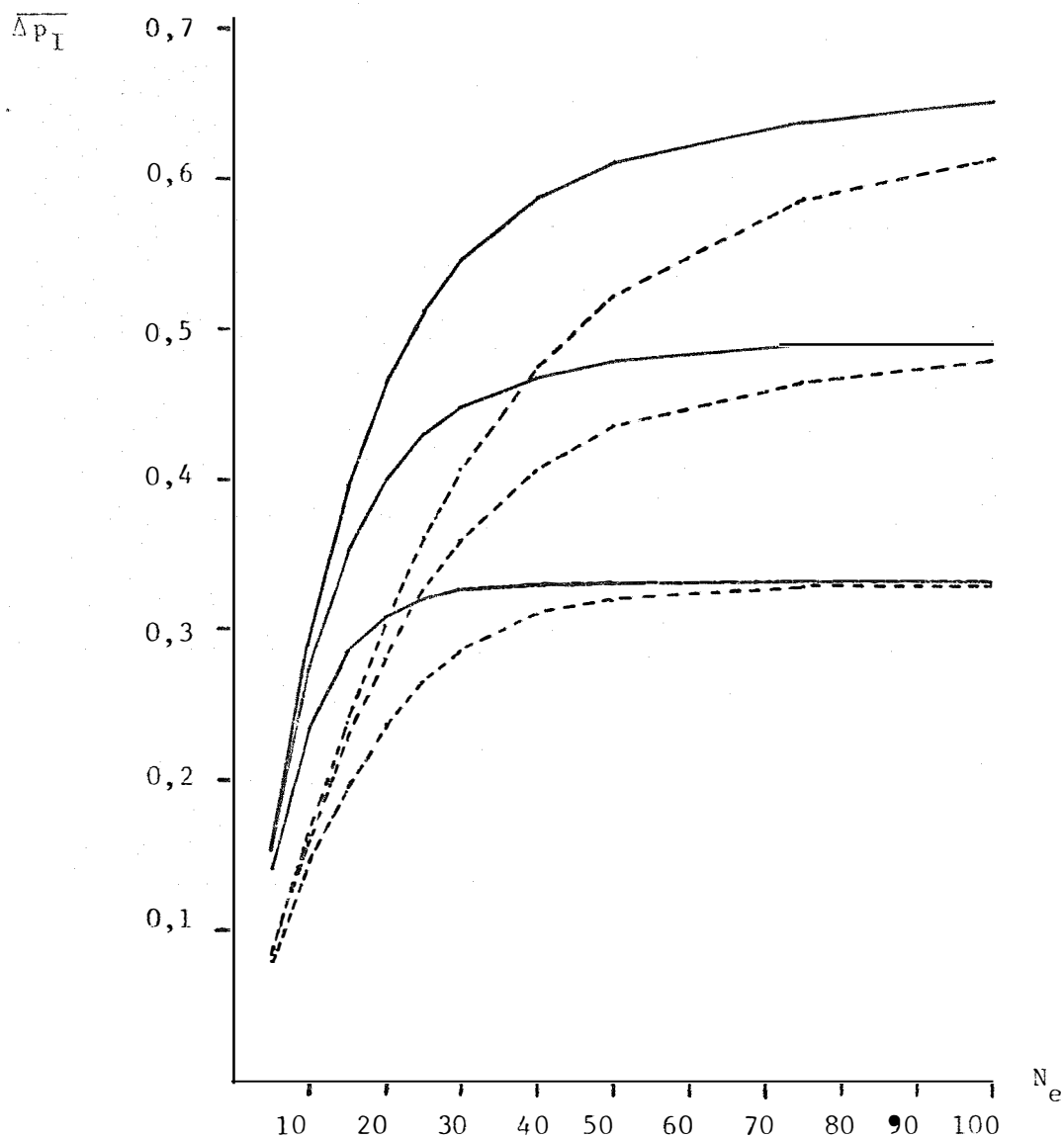


Figura 11. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, $\overline{\Delta p_I}$, e do tamanho efetivo, N_e .

As duas primeiras curvas, de baixo para cima, correspondem à população Beta (4;2), as duas centrais à população Beta (2;2) e as duas de cima, à população Beta (2;4).

O valor de k para todas as curvas é 1,7550 e de a é 0,004472 (ou 50 genes). As curvas em traço cheio correspondem a $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 \approx 0,2$) e as tracejadas a $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 \approx 0,05$).

ções ao mesmo tempo, para $k = 1,755$ e $a = 0,004472$ (50 genes) para dois níveis de σ_E^2 (h^2).

A Figura 12 mostra a mesma situação, porém, com valores de $\overline{\Delta p_I}$ em percentagem do máximo possível.

Comparando os valores absolutos de $\overline{\Delta p_I}$ com os de Δp_I para freqüências específicas, nota-se que estes são maiores para as populações Beta (2;4) e Beta (4;2) (iguais) que para a população Beta (2;2), enquanto os primeiros são maiores para a população Beta (2;4), intermediários para a Beta (2;2) e menores para a Beta (4;2). Isto pode ser explicado, pois, enquanto Δp_I depende de $u(p)$ e p específicos, $\overline{\Delta p_I}$ depende das distribuições das freqüências nos locos e suas médias.

5.3.5. Progresso final esperado no valor genotípico do caráter

Os resultados seguem as mesmas tendências de $\overline{\Delta p_I}$, pois esses valores são diretamente correlacionados.

Esses valores podem ser considerados como limite máximo para a seleção nas condições estabelecidas. Assim, retomando o exemplo mencionado anteriormente, isto é, seleção recorrente fenotípica em milho, na população Beta (2;2), com intensidade de seleção 1,755, 50 genes segregantes, σ_A^2 igual a 0,0004 e σ_E^2 igual a 0,0016 ($h^2 = 0,2$), para dados em kg/planta, com tamanho efetivo igual a 25, tem-se o valor 0,1930251 kg/planta para G_{s_1} . Para 1 hectare com 50.000 plantas isto

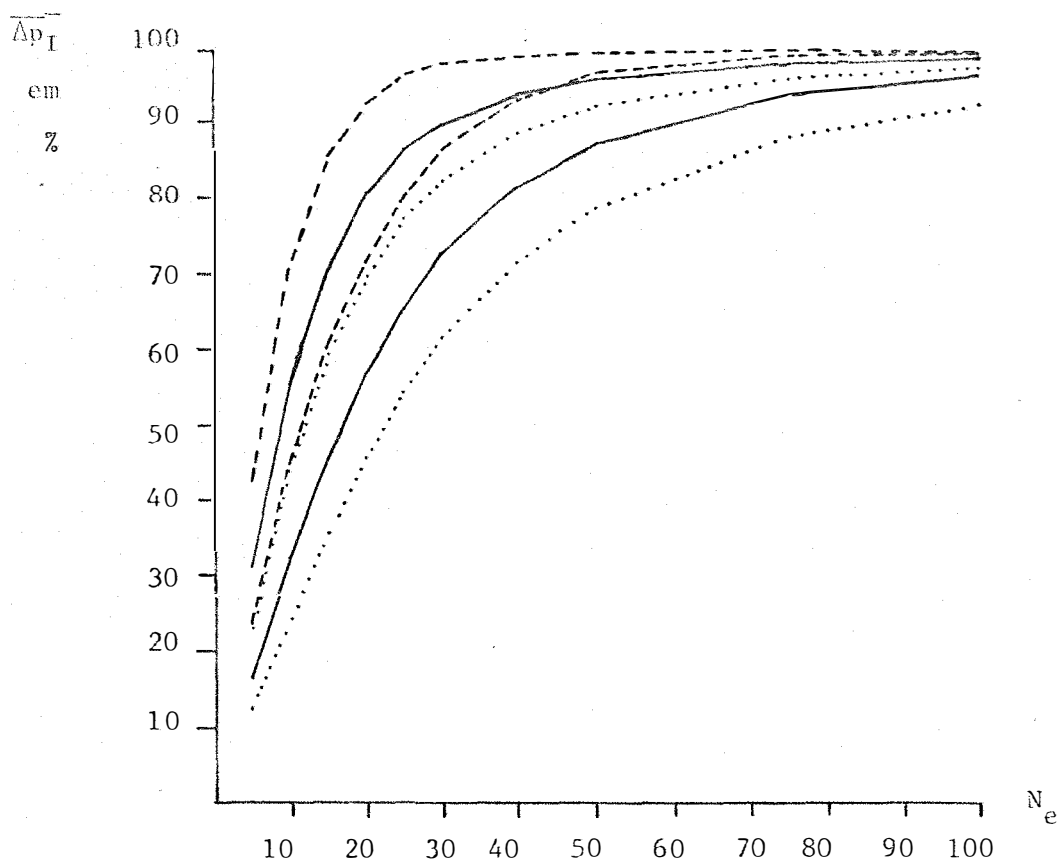


Figura 12. Valores do progresso final médio na frequência dos alelos favoráveis, em percentagem do máximo possível em cada população, e do tamanho efetivo, N_e , para as três populações, com $k = 1,755$ e $a = 0,004472$ (ou 50 genes).

..... Beta (2;4)
 ————— Beta (2;2)
 - - - - - Beta (4;2)

Nota: Para cada população, a curva superior corresponde a $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 \approx 0,2$) e a inferior a $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 \approx 0,05$).

corresponderia a 9.651,2 kg/ha de progresso genético. Se o tamanho efetivo fosse 50, ter-se-ia um progresso final igual a 10.733,7 kg/ha. Se fosse 100, o progresso final seria 11.060,6 kg/ha.

As mesmas considerações feitas para $\overline{\Delta p_I}$ em relação a Δp_I são válidas para Gs_I em relação a Gs_1 . Retornando-se ao exemplo dado no item 5.3.3., observa-se que os valores obtidos para o progresso final por hectare naquele exemplo são maiores que os obtidos pelo uso de Gs_I . Este fato pode ser explicado pois no primeiro caso foi suposto que a frequência em todos os locos era 0,5, enquanto no segundo caso usou-se a distribuição Beta (2;2), que também tem média 0,5, mas apresenta uma gama de valores maiores e menores.

Se as mesmas condições forem consideradas para a população Beta (2;4), ter-se-á um valor igual a 11.504 kg/ha para o progresso final com um tamanho efetivo 25, 13.691 kg/ha para N_e igual a 50 e 14.540 kg/ha para N_e igual a 100.

Se a população fosse a Beta (4;2), esses valores seriam 7.173,8 kg/ha, 7.427 kg/ha e 7.451 kg/ha, respectivamente.

Observa-se que os valores absolutos para Beta (2;4) são maiores que para Beta (2;2), os quais por sua vez são maiores que os de Beta (4;2). Deve-se lembrar que se fossem considerados valores em percentagem do valor máximo esta ordem se inverteria.

Notem-se, também, os diferentes efeitos da mudança no valor de N_e para as três populações. A primeira é a mais sensível à mudança do valor de N_e , enquanto a última é a menos sensível.

5.4. Efeitos dos parâmetros

5.4.1. Estrutura da população

Por estrutura da população entende-se aqui o tipo de distribuição adotado para as frequências gênicas. A estrutura da população afeta basicamente o valor da variância aditiva, pois esta depende dos valores das frequências gênicas nos locos. O valor $2p(1-p)a^2$, variância aditiva para um loco com ausência de dominância, é máximo para p igual a 0,5. Portanto, populações com maior concentração de genes em frequências distantes de 0,5 apresentam valores menores para esse parâmetro.

Como o valor da variância ambiental foi fixado em 0,0016 e 0,0076 para as três populações, as alterações na variância aditiva se refletem diretamente na variância fenotípica. Assim, como foi colocado no capítulo anterior, as variâncias fenotípicas para as populações Beta (2;4) e Beta (4;2) foram sempre ligeiramente menores que as da população Beta (2;2), bem como a herdabilidade. Em consequência, todos os parâmetros que dependiam do valor de σ_F , mas não eram tomados co

mo média para a distribuição, se apresentam ligeiramente mais elevados nas populações Beta (2;4) e Beta (4;2) do que na população Beta (2;2). Essas alterações, no entanto, são quase nulas, de ordem inferior a 1%, podendo-se considerar que a estrutura da população não causa alterações nos resultados para locos isolados.

Observa-se, quanto ao ganho imediato na média do caráter, que a população Beta (2;4), considerada pouco melhorada, revela os mesmos resultados que a população Beta (4;2), considerada melhorada. Isto já era de se esperar visto que ambas apresentam a mesma herdabilidade. Já a população Beta (2;2), intermediária, apresenta resultados ligeiramente melhores, como era esperado.

A igualdade entre os ganhos imediatos das populações Beta (2;4) e Beta (4;2) só é verificada em ausência de dominância. Neste caso, a distribuição da variância aditiva, $2p(1-p)a^2$, pelas frequências gênicas, é simétrica. Sendo as distribuições das frequências gênicas nas duas populações simétricas entre si, a variância aditiva nas duas é a mesma. Se for examinada a curva da variância aditiva para casos de dominância completa, $2p(1-p)(2a-2ap)^2$, pelas frequências gênicas, verifica-se que ela é assimétrica e tem o seu máximo em $p = 0,25$, se p for a frequência do alelo dominante, e em $p = 0,75$, se p for a frequência do alelo recessivo (FALCONER, 1960). Neste caso, as variâncias aditivas e os ganhos imediatos das populações Beta (2;4) e Beta (4;2) seriam diferentes.

Quanto à fixação de genes e progresso final, a população Beta (2;4) teve o pior comportamento. Isto se deve ao fato de ter uma concentração de genes na gama de frequência mais crítica quanto à probabilidade de fixação. Observa-se que, embora os valores absolutos de $\overline{\Delta p_I}$ sejam maiores para esta população em relação às demais (Figura 11), os valores relativos são menores (Figura 12). Isto sugere que nesta população, embora o progresso obtido seja maior em valor absoluto, o limite final de seleção seja menor que nas demais, isto é, a média final obtida é menor. Pode-se confirmar isto observando a Figura 13, que mostra o valor médio da frequência gênica final para valores de N_e e σ_E variáveis de $k = 1,755$ com 50 genes segregantes nas três populações.

Observou-se também que esta população, Beta (2;4), é mais sensível a alterações nos demais parâmetros (k , N_e e σ_E).

Os resultados indicam que o conhecimento dos valores de N_e , k , σ_A^2 e σ_F^2 não é suficiente para o conhecimento do progresso final, ao contrário do que sugeriu ROBERTSON (1960). É importante, também, conhecer a estrutura da população, pois, como foi visto, duas populações com parâmetros idênticos, Beta (2;4) e Beta (4;2), apresentaram grande diferença nos resultados.

Os resultados sugerem ainda, como estratégia de melhoramento, evitar o uso de populações do tipo Beta (2;4) para programas de seleção intrapopulacional. Isto pode ser con

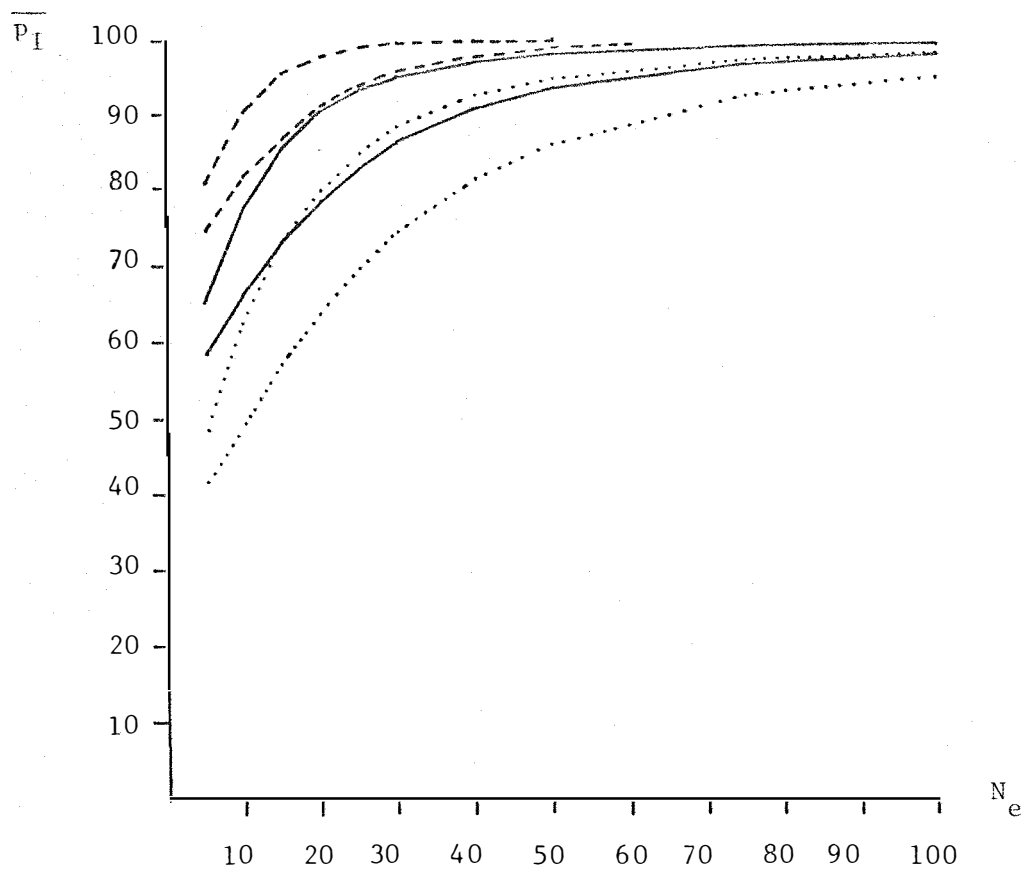


Figura 13. Valores médios da frequência final, $\overline{p_I}$, e tamanho efetivo, N_e , para $k = 1,7550$ e $a = 0,004472$ (ou 50 genes).

..... Beta (2;4)
 ————— Beta (2;2)
 - - - - - Beta (4;2)

Nota: Para cada população, a curva superior corresponde a $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 \approx 0,2$) e a inferior a $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 \approx 0,05$).

seguido pela formação de compostos, os quais se aproximam mais do tipo Beta (2;2). Isto significa que, se o melhorista tiver em suas mãos certo número de populações semelhantes a Beta (2;4), ou seja, pouco melhoradas e de média baixa, é preferível formar um composto para então iniciar a seleção intrapopulacional, do que iniciar imediatamente a seleção nas populações isoladamente. Os compostos trazem ainda a vantagem de ampliar a variância aditiva, beneficiando o ganho imediato.

Convém, no entanto, lembrar que a simples combinação de certo número de populações do tipo Beta (2;4) não dará necessariamente origem a uma população de distribuição Beta (2;2), isto porque a frequência gênica no grupo resultante da reprodução aleatória de vários indivíduos de populações diferentes será igual à média aritmética ponderada pelo número de indivíduos, das frequências gênicas nas populações. Ora, se a distribuição em cada uma das populações for a Beta (2;4), cada loco assumirá em cada população uma frequência qualquer, de acordo com esta distribuição. Se for considerada a frequência de um mesmo loco para muitas populações, a distribuição observada será a mesma Beta (2;4). Portanto, juntando-se um grande número de populações Beta (2;4), com os mesmos genes segregantes, o composto resultante terá para cada loco uma média ao redor da média da distribuição Beta (2;4), $1/3$.

As populações do tipo Beta (2;4) apresentam médias baixas por terem uma concentração de locos com frequências baixas para o alelo favorável. Mais de 80% dos locos têm

frequências abaixo de 0,5 para alelo favorável (vide Tabela no Anexo). Isto, considerando-se os locos segregantes.

Além desses locos segregantes, existe em cada população grande número de locos fixados, isto é, em que a frequência do alelo favorável é 1 ou zero.

Como foi mencionado, se for posto a se cruzar aleatoriamente um grupo de populações do tipo Beta (2;4) com os mesmos locos segregando, a frequência nestes locos tenderá para a média da distribuição, 1/3. Se, adicionalmente, os locos fixados tiverem grande coincidência de alelos entre as populações, a formação do composto não trará vantagem alguma.

Portanto, só haverá sucesso na formação de um composto, com vista a formar uma população Beta (2;2) a partir de populações Beta (2;4), se houver complementação entre elas, isto é, os locos segregantes não forem coincidentes e houver tendência de locos com alta frequência do alelo favorável em uma população terem baixa frequência na outra, inclusive para os locos fixados. É mais provável conseguir esta complementação a partir de populações de origens diferentes, que devem ser testadas em dialélicos, para determinar quais têm maiores capacidades específicas de combinação.

A população obtida dessa maneira deverá ter distribuição das frequências gênicas mais próxima da distribuição Beta (2;2), sendo, portanto, mais promissora para melhoramento a curto e longo prazo.

A população Beta (2;2) apresentou resultados intermediários com relação ao progresso final e a população Beta (4;2) apresentou os melhores resultados.

5.4.2. Variância ambiental

Neste trabalho, σ_E^2 representa a parte da variância fenotípica exclusivamente de origem ambiental. Este valor pode ser correlacionado com o coeficiente de variação experimental, já que este é o quociente de σ_E^2 sobre a média. Como a média não foi considerada no trabalho, isto é, no modelo a média dos efeitos genotípicos da população Beta (2;2) é zero, enquanto as populações Beta (4;2) e Beta (2;4) apresentam desvios de $+(1/3)ma$ e $-(1/3)ma$, respectivamente, o valor de σ_E^2 pode ser usado como indicativo do coeficiente de variação. Outra maneira de estabelecer uma ligação com parâmetros práticos é correlacioná-lo com a herdabilidade. Isto é possível pois a variância aditiva foi constante para cada população; assim, pode-se usar o valor de h^2 para referir-se a um valor de σ_E^2 . Foram usados dois valores para σ_E^2 , um para representar condições precárias de experimentação, e outro para condições boas.

A variância ambiental teve seu principal efeito na diminuição do coeficiente de seleção, s . Assim, causou diminuição em todos os parâmetros estudados.

Para o progresso imediato na média genotípica

seu efeito é maior para populações com variância aditiva menor, como é fácil de compreender observando a expressão do progresso. A Tabela 1 mostra valores do progresso imediato na média do caráter, Gs_I , para as populações estudadas em diversas situações, para os dois valores de σ_E^2 .

Para o progresso final, Δp_I e Gs_I , o efeito de σ_E^2 é mais pronunciado nas populações piores, isto é, Beta (2;4) e Beta (2;2), sendo mais severo na primeira. Pode-se verificar isto observando as Figuras de 5 a 13.

Deve-se ressaltar que em todos os casos o aumento de σ_E^2 prejudicou grandemente o progresso genético, sendo portanto um fator que deve ser levado em conta no processo do melhoramento, principalmente nas populações menos melhoradas.

Observa-se também que o efeito da variância ambiental é mais pronunciado quando as demais condições são ruins.

O importante no melhoramento não é exatamente a magnitude da variância ambiental, mas sim sua relação com a variância aditiva, σ_A^2 . É necessário, então, lembrar que há casos em que interações genótipo-ambiente determinam variações no valor de σ_A^2 de um ambiente para outro. Isto ficou evidente em experimentos com milho em condições normais e de cerrado. No cerrado, algumas populações de milho apresentaram variância aditiva menor que em solos normais, sendo o ganho esperado também inferior (VENCOVSKY, comunicação pessoal). Assim, o melhorista, quando tiver condições precárias de experimentação, de

ve tomar redobrado cuidado.

5.4.3. Intensidade de seleção

O valor da intensidade de seleção, \underline{k} , contribui positivamente tanto para o progresso imediato como para o progresso final. Seu efeito fundamental é aumentar o valor do coeficiente de seleção, o qual interfere nos demais parâmetros.

Observando a Tabela 2, que fornece valores de \underline{k} para que pelo menos 90% dos locos atinjam um valor de $u(p)$ igual ou maior que 0,8, e Figuras 5 a 10, pode-se perceber que a importância da intensidade de seleção cresce à medida que as populações pioram em estrutura, σ_E^2 aumenta, N_e diminui e o número de genes aumenta.

De modo geral, pode-se dizer que, mantidos os demais fatores, o progresso imediato alto está correlacionado com ganho final alto, pois ambos dependem dos valores de h^2 e \underline{k} .

Deve-se lembrar, no entanto, que, se o número total de indivíduos for fixado, um aumento no valor de \underline{k} acarreta uma diminuição no valor de N_e . Esta situação será discutida no item 5.4.6.

O valor de \underline{k} tem importância fundamental pois é proveniente exclusivamente de uma decisão do melhorista, baseado no conhecimento da população com que trabalha e nos objetivos do seu trabalho.

Tabela 2. Valores de k para que pelo menos 90% dos locos atinjam um valor de $u(p) = 0,8$

Efeito do gene	Pop. N _e	Beta (2;2)		Beta (2;4)		Beta (4;2)	
		(h ² = 0,2)	(h ² = 0,05)	(h ² = 0,192)	(h ² = 0,048)	(h ² = 0,192)	(h ² = 0,048)
4,472 x 10 ⁻³ (50 genes)	25	1,755 < k < 2,4209	2,4209 < k	2,4209 < k	2,4209 < k	k < 1,3998	1,3998 < k < 1,755
	50	k < 1,3998	1,3998 < k < 1,755	1,3998 < k < 1,755	2,4209 < k	k < 1,3998	k < 1,3998
	100	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	1,3998 < k < 1,755	k < 1,3998	k < 1,3998
7,071 x 10 ⁻³ (20 genes)	25	k < 1,3998	1,755 < k < 2,4209	2,4209 < k	2,4209 < k	k < 1,3998	k < 1,3998
	50	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	1,755 < k < 2,4209	k < 1,3998	k < 1,3998
	100	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998
1 x 10 ⁻² (10 genes)	25	k < 1,3998	1,3998 < k < 1,755	1,755 < k < 2,4209	2,4209 < k	k < 1,3998	k < 1,3998
	50	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	1,3998 < k < 1,755	k < 1,3998	k < 1,3998
	100	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998	k < 1,3998

5.4.4. Tamanho efetivo

O valor do tamanho efetivo, N_e , contribuiu em todos os casos para o aumento do progresso final e da probabilidade de fixação dos alelos.

A Tabela 3 mostra valores do tamanho efetivo para que pelo menos 90% dos locos controlando o caráter atinjam um valor de $u(p)$ maior que ou igual a 0,8. Para a população Beta (2;2), um tamanho máximo entre 25 e 50 parece ser suficiente para todos os valores de k usados, quando σ_E^2 for 0,0016 ($h^2 = 0,2$), e também para σ_E^2 igual a 0,0076 ($h^2 = 0,05$), se a intensidade de seleção for acima de 1,755. Para a população Beta (4;2), um tamanho efetivo igual a 25 parece ser suficiente em todos os casos estudados, exceto quando σ_E^2 for 0,0076 e k for 1,3998. Já para a população Beta (2;4), só quando os genes tiveram grande efeito (número pequeno de genes), com σ_E^2 baixo ($h^2 = 0,2$) e intensidade de seleção alta, acima de 1,755, pôde-se observar 90% de locos com $u(p) = 0,80$, com valor de N_e igual a 25. Nos demais casos, N_e precisa ser maior, chegando a ser necessário um valor maior que 100 para o caso de $\sigma_E^2 = 0,0076$, $k = 1,3998$ para 50 genes controlando o caráter (genes com pequenos efeitos).

Observou-se que o valor de N_e é mais importante para populações em condições mais precárias, isto é, do tipo Beta (2;4), para caráter controlado por muitos genes (genes com pequenos efeitos) e com baixa herdabilidade.

Voltando agora a atenção para os gráficos de

Tabela 3. Valores de N_e para que pelo menos 90% dos locos atinjam um valor de $u(p) = 0,8$

Efeito do gene	Pop. k	σ_E^2	Beta (2;2)			Beta (2;4)			Beta (4;2)		
			0,0016	0,0076	0,0016	0,0016	0,0075	0,0016	0,0016	0,0076	
0,004472 (50 genes)	1,3998	$25 < N_e < 50$	$50 < N_e < 100$	$50 < N_e < 100$	$100 < N_e$	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$N_e < 25$	
	1,755	$25 < N_e < 50$	$25 < N_e < 50$	$25 < N_e < 50$	$50 < N_e < 100$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	
	2,4209	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$25 < N_e < 50$	$50 < N_e < 100$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	
0,007071 (20 genes)	1,3998	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$25 < N_e < 50$	$50 < N_e < 100$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	
	1,755	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$25 < N_e < 50$	$50 < N_e < 100$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	
	2,4209	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	
0,010000 (10 genes)	1,3998	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$25 < N_e < 50$	$50 < N_e < 100$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	
	1,755	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	
	2,4209	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$25 < N_e < 50$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	$N_e < 25$	

Nota: σ_E^2 igual a 0,0016 equivale a $h^2 = 0,2$ para a população Beta (2;2) e $h^2 = 0,192$ para as demais, e 0,0076 equivale a $h^2 = 0,05$ para a primeira e $h^2 = 0,048$ para as demais.

$\overline{\Delta p_I}$ versus N_e (Figuras 5 a 10), observa-se a linha tracejada em cada gráfico representando o nível de 80% de progresso em relação ao máximo possível em cada caso.

Para a população Beta (4;2), este nível foi sempre atingido em valores de N_e abaixo de 30, qualquer que fosse o valor de σ_E^2 .

Pela verificação dos gráficos da população Beta (2;2), observa-se que em apenas três casos esse valor foi atingido em valores de N_e acima de 30, porém, não acima de 50.

Na população Beta (2;4), com σ_E^2 igual a 0,0016, três valores estão acima de 30, mas abaixo de 40. Com σ_E^2 igual a 0,0076 ($h^2 = 0,048$), muitos valores estão acima de 30, porém, a maior parte está abaixo de 50, sendo o máximo cerca de 68.

Esses dados parecem confirmar o que foi afirmado por RAWLINGS (1970), que sugeriu que um valor de N_e em torno de 30 seria razoável para a maior parte dos programas de melhoramento vegetal.

É oportuno lembrar que o valor do tamanho efetivo é geralmente menor que o tamanho total da população. A relação entre os dois depende do sistema de cruzamentos, do número médio de gametas por indivíduo e sua variância, além de depender do estado da população quanto ao equilíbrio de Hardy-Weimberg (KIMURA e CROW, 1963). A Tabela 4 mostra os valores do tamanho total N_t para se conseguir um determinado valor de N_e , em um programa de seleção massal, em um só sexo, sem con-

Tabela 4. Tamanho total da população para um determinado tamanho efetivo no esquema de seleção fenotípica em um só sexo, sem controle gamético (segundo VENCOSKI, 1976)

Tamanho efetivo	Porcentagem da população que é retida		
	20%	10%	2%
25	50	82	332
50	100	163	663
100	200	325	1.325

trole gamético e com recuperação do mesmo número de indivíduos ao final do processo, para as proporções de seleção usadas, segundo VENCovsky (1976).

Tal como os outros parâmetros, N_e também têm sua importância aumentada à medida que os demais parâmetros ficam piores, sugerindo que deva ser procurado um equilíbrio entre eles.

O tamanho efetivo, tal como a intensidade de seleção, tem importância fundamental neste estudo, pois está também sob a vontade direta do melhorista. Assim, sua escolha deve ser orientada para garantir progresso a longo prazo, obtendo ao mesmo tempo o máximo de ganho imediato.

5.4.5. Número e efeito dos genes

Neste estudo, o efeito relativo do gene ficou condicionado ao número de genes, pois foram considerados genes homodinâmicos com um valor fixo para a variância aditiva. Este recurso foi usado por não haver outra forma prática de se efetuar o estudo.

Este parâmetro está completamente fora do controle do melhorista, por isso poderia parecer que não merecesse nenhuma atenção. No entanto, os resultados deste trabalho indicam que genes com efeitos maiores, o que aqui está representado por um caráter controlado por menor número de locos, são muito mais facilmente fixados do que os que têm efeitos

menores. Esse mesmo resultado foi observado por ROBERTSON (1960), YOUNG e SKAVARIL (1976) e outros.

Assim, embora esteja fora do controle do melhorista, é importante o seu conhecimento como subsídio para a tomada de decisão sobre os fatores controláveis. Infelizmente não existe uma metodologia prática e segura para estimar estes parâmetros. WRIGHT (1968) e FALCONER (1960) apresentam expressões para o número de genes controlando um caráter. Estas expressões contêm muitas condições limitantes e fornecem um valor que é considerado o número mínimo. Mesmo assim, essas expressões poderão ser de certa utilidade para se ter uma idéia desse parâmetro.

5.4.6. Efeito conjunto

O resultado do processo de melhoramento depende da interação de uma série de fatores. Alguns destes estão sob o controle ou influência do melhorista, como, por exemplo, a intensidade de seleção, o tamanho efetivo e o esquema de seleção utilizado. Outros, como a variância ambiental e a estrutura da população, estão sob influência parcial do melhorista. E ainda há outros que independem da vontade deste, como o número de genes, o efeito dos genes, a variância aditiva, etc. Para executar trabalho que dê bons resultados a curto e longo prazo, o melhorista precisa conhecer os fatores que independem de sua vontade, para assim poder tomar decisões sobre aqueles que

podem ser por ele alterados, de acordo com seus objetivos e conveniências.

Os resultados mostraram que há um equilíbrio entre todos os fatores que influem no processo de seleção e fixação de genes, aumentando a importância de uns à medida que os valores dos outros forem desfavoráveis. Como exemplo, pode-se citar, com respeito à fixação de genes, que a diminuição no valor da herdabilidade, h^2 , pode ser compensada pelo aumento no tamanho efetivo, N_e , aproximadamente proporcional à diminuição sofrida por h (raiz quadrada da herdabilidade). Isto pode ser facilmente compreendido levando-se em conta que a probabilidade de fixação dos genes, $u(p)$, depende somente do produto $N_e s p$. Sendo $s \approx ka/\sigma_F^2$, para o tipo de seleção em questão, e $a = \sqrt{2p(1-p)\sigma^2/m}$ (vide Anexo), pode-se dizer que $s \approx kh\sqrt{2p(1-p)/m}$. Portanto, se h^2 for diminuído, o produto $N_e s p$ ficará também diminuído na razão da alteração em h . Isto pode ser observado nos gráficos que mostram o progresso final e a probabilidade de fixação de genes (Figura 3 e de 5 a 10).

Os fatores que influem no progresso imediato são os mesmos que influem no progresso final, à exceção de N_e , isto é, o progresso imediato depende do valor de k , do efeito dos genes (ou número de genes), do valor de σ_A^2 , do valor de σ_F^2 (e portanto de h^2) e das frequências dos genes. O progresso final depende desses mesmos fatores e de N_e . Dessa forma, pode-se afirmar que, fixado o valor do tamanho efetivo, N_e , o progresso imediato alto está relacionado com o progresso final

também alto (COMSTOCK, 1974).

No entanto, dado um tamanho total, N_t , o tamanho efetivo, N_e , será tanto menor quanto maior for o valor de k escolhido, pois ambos dependem da proporção de seleção, mas de maneira inversa. Assim, aparentemente existe incompatibilidade entre o ganho imediato, que depende de k , e ganho final, que depende de N_e e k .

De fato, se for considerado como número total inicial fixo o de 100 plantas, supondo-se que seja feita seleção massal em um só sexo sem controle gamético, e supondo-se ainda que a população seja um composto, isto é, semelhante à população Beta (2;2), podemos calcular o tamanho efetivo para a população pela expressão apresentada por VENCOSKY (1976),

$$N_e = 4 u N_t / (1 + 3u),$$

na qual u é a proporção de seleção. Assim, com $k = 1,3998$, o valor de N_e seria 50. Verificando-se a Figura 7, $\overline{\Delta p_I}$ versus N_e para $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$), tem-se 0,47 para ganho final na frequência e um caráter controlado por 50 locos, 0,485 para outro com 20 locos e 0,49 para outro mais com 10 locos.

Com $k = 1,755$, o valor de N_e seria 31 e $\overline{\Delta p_I}$, para as mesmas condições, com 50 locos, seria 0,45, para 20 locos seria 0,478, e para 10 locos, 0,487.

Para $k = 2,4209$, N_e seria 8 e $\overline{\Delta p_I}$, para um caráter controlado por 50 locos, seria 0,30, com 20 locos, 0,35, e com 10 locos, 0,40.

Note-se que maior intensidade de seleção resultou em menor valor para o ganho final. Observe-se ainda que esse efeito foi mais acentuado quando o número de genes que controlavam o caráter era maior, ou seja, quando o efeito relativo dos genes era menor.

Observando-se o gráfico correspondente à mesma população (Figura 8), para $\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,05$) nota-se que o efeito se acentua ainda mais.

Obviamente, o ganho imediato é melhor para maiores valores de k . E como foi visto, fixando-se um valor para o tamanho total, quanto menor for k , maior será o ganho a longo prazo. Assim se evidencia mais uma vez o antagonismo entre o ganho imediato e o ganho a longo prazo, na seleção. Entretanto, este antagonismo parece ser apenas teórico, não havendo problemas de ordem prática para compatibilizar os dois objetivos do melhoramento, progresso a curto e a longo prazo (RAWLINGS, 1970). Isto se dá pelo fato de não ser muito alto o valor de N_e necessário para se obter um valor razoável no progresso final, como já foi visto, podendo-se alcançar harmonia entre o ganho imediato e o final.

RAWLINGS (1970), estudando este assunto, sugeriu que o tamanho efetivo necessário para razoável ganho a longo prazo seria em torno de 30. Não há, portanto, incompatibilidade, pois esse valor está muito aquém do normalmente usado nos programas de melhoramento vegetal.

Os resultados do presente trabalho parecem confirmar a afirmativa de RAWLINGS.

JAMES (1971), estudando a seleção em linhagens que haviam sofrido restrição inicial no número de indivíduos, concluiu que, para alelos desejáveis mas pouco freqüentes, a estratégia mais conveniente para manter alto o limite de seleção é manter a linhagem com poucos reprodutores e com intensidade de seleção baixa.

Os resultados obtidos neste trabalho parecem concordar com esta afirmativa, pois para freqüência 0,01 o valor de Δp_I , para $a = 0,004472$ (50 locos), $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$), $k = 1,3998$ e $N_e = 100$, foi 0,2079825, enquanto, com condições semelhantes, para $k = 2,4209$ e $N_e = 50$, o valor foi 0,1673964. Verificando-se na Tabela 4 os valores do número total necessário para se obterem os valores do tamanho efetivo mencionados, vê-se que são 200 e 663, respectivamente.

O mesmo autor (JAMES, 1971) sugeriu, para alelos mais freqüentes, a estratégia de se usarem muitos reprodutores com seleção mais intensa. A rigor, os resultados obtidos não concordam com esta afirmativa, pois os alelos com freqüências altas seguem exatamente as mesmas tendências que os com freqüências baixas, porém, como a probabilidade de fixação cresce muito rapidamente com o aumento da freqüência gênica (Figura 3), os demais fatores perdem muito de sua importância, não havendo diferenças grandes, quanto ao limite de seleção, entre uma e outra estratégia.

Os resultados de $\overline{\Delta p_I}$ indicam que, para se au

mentar o ganho imediato mantendo-se o mesmo "performance" para o progresso final, é necessário um aumento proporcional muito maior em N_t , número total de indivíduos, que em k . Quando se aumenta o valor de k , o tamanho efetivo necessário para dada performance, diminui, mas sua diminuição não é suficiente para manter o número total constante.

Por exemplo, na população Beta (2;2), com $\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$) e para caráter com 50 genes, supondo-se 80% de progresso final, para $k = 1,3998$ tem-se $N_e = 24,5$ e para $k = 2,4209$, N_e é 15 (Figura 7); para atingir esses valores de N_e , no esquema de seleção fenotípica em um só sexo sem controle gamético, são necessários 49 e 199 indivíduos respectivamente (VENCOVSKY, 1976). Assim, para aumento de 73% no ganho imediato é necessário um aumento de quatro vezes no número total.

Efeitos semelhantes ocorrem para outras condições, assim como para outras populações.

O mesmo foi observado por RAWLINGS (1970) que, para dobrar o ganho imediato, detectou aumentos de até 50 vezes no número total requerido em seu modelo.

Vê-se, portanto, que é fundamental o equilíbrio entre N_e e k , sem perder-se de vista o número total, pois, como foi demonstrado anteriormente, pode-se, com um número total maior, obter resultados inferiores quanto ao ganho a longo prazo, devido à escolha inadequada do valor de k , embora se obtenha melhor valor para o progresso a curto prazo.

Parece então necessário encontrar uma maneira de compatibilizar os valores de N_e e k , para que os ganhos a curto e a longo prazo sejam satisfatórios.

Um processo de seleção ocorre em ordem basicamente lógica, que pode ser resumida da seguinte maneira: primeiro, é escolhida a espécie com a qual se deseja trabalhar, em seguida, escolhem-se as características a serem melhoradas, depois escolhe-se a população que será alvo do programa de seleção, a seguir é escolhido um método de trabalho adequado, que inclui o método de melhoramento e o delineamento experimental a ser usado, depois o ensaio é instalado com certo número de plantas a critério do melhorista; são, então, obtidos dados para a análise estatístico-genética e por fim a seleção é executada.

Como se pode ver, os primeiros conhecimentos que chegam ao melhorista dizem respeito à estrutura da população e ao tipo de caráter a ser selecionado. Nesta fase, o melhorista pode avaliar o tipo de população que tem, o caráter com que irá trabalhar, etc.

Em seguida, o melhorista monta um ensaio e, da maneira como o ensaio é montado e conduzido, dependerá, em parte, a variância ambiental. Nesta fase, o melhorista define também o número total de indivíduos que estarão disponíveis para a seleção.

Da análise dos dados o melhorista retira os va

lores de σ_A^2 , σ_E^2 , σ_F^2 e h^2 .

Por último, o melhorista tem de tomar uma decisão sobre a proporção dos indivíduos, a ser mantida, para a formação da nova geração, ou seja, escolher a intensidade de seleção. Com a escolha desta proporção, fica definido não só o valor de k mas também o valor do tamanho efetivo, N_e , já que o número total já foi fixado anteriormente.

Vê-se, assim, que o progresso imediato e o limite de seleção ficam, em última instância, na dependência da proporção de seleção usada.

Assim, ao que parece, a compatibilidade entre o progresso imediato e o limite de seleção (progresso final) depende da decisão do melhorista neste ponto do processo. Na tomada dessa decisão, o melhorista precisa lançar mão de todos os conhecimentos anteriores que tenha sobre os parâmetros da população e sobre sua estrutura.

De acordo com os modelos empregados neste trabalho, é possível determinar o valor da proporção de seleção ideal para se atingir determinado percentual de ganho a longo prazo, desde que se possa ter idéia dos demais fatores envolvidos.

Os valores do progresso final médio na frequência gênica, $\overline{\Delta p_I}$, e na média do caráter, G_{s_I} , dependem basicamente do valor de N_e e da distribuição de frequências gênicas nos locos (estrutura da população).

Então, para se determinar o valor da proporção

de seleção para determinado ganho final, deve-se, em primeiro lugar, enquadrar a população em questão e um dos três casos estudados — Beta (2;4), Beta (2;2) ou Beta (4;2) — de acordo com suas características.

O segundo passo é escolher a percentagem de ganho final que é desejada. Com essa percentagem, passa-se a determinar o valor de $N_e s$ necessário para obtê-la, na população em questão. Isto pode ser feito pelo método de tentativas, observando os gráficos de $\overline{\Delta p_I} \times N_e$, ou igualando a expressão de $\overline{\Delta p_I}$ para o tipo de população ao valor de $\overline{\Delta p_I}$ correspondente à percentagem escolhida, e resolvendo a equação resultante. A Tabela 5 mostra os valores aproximados de $N_e s$ para diversos percentuais do ganho máximo para as três populações estudadas.

Como foi mencionado anteriormente (item 4.1), o valor do coeficiente de seleção médio, \bar{s} , praticamente não diferencia do valor do coeficiente de seleção para a frequência mêdia, $s_{\bar{p}}$, podendo-se permutar o primeiro pelo segundo.

Seja Q o valor desejado para $N_e s$, segundo a Tabela 5, para o percentual de ganho final desejado.

Supondo-se ausência de dominância,

$$\bar{s} \approx s_{\bar{p}} = \frac{ka}{\sigma_F + ka(1-\bar{p})} \quad (\text{vide Anexo}),$$

Tabela 5. Valores de $N_e \bar{s}$ para diversas percentagens de progresso final médio ($\overline{\Delta p_I}$) nas três populações estudadas, de acordo com o modelo adotado

Percentagem do progresso requerida	Beta (2;2)	Beta (2;4)	Beta (4;2)
95	7,45	10,75	3,87
90	4,95	7,16	2,88
85	3,96	5,18	2,51
80	3,23	4,49	2,10
70	2,46	3,30	1,67
60	1,91	2,51	1,30
50	1,48	1,98	1,02

$$Q = N_e \frac{ka}{\sigma_F + ka(1-\bar{p})},$$

$$N_e = Q \left(\frac{\sigma_F}{ka} + 1 - \bar{p} \right).$$

Supondo-se seleção massal em um só sexo, sem controle gamético,

$$N_e = \frac{4u}{1+3u} N_t \quad (\text{VENCovsky, 1976}).$$

Logo,

$$N_t \frac{4u}{1+3u} = Q \frac{\sigma_F}{ka} + Q(1-\bar{p}),$$

$$Q \frac{\sigma_F}{ka} + Q(1-\bar{p}) + 3Qu \frac{\sigma_F}{ka} + u \left[3Q(1-\bar{p}) - 4N_t \right] = 0.$$

Fazendo \underline{a} igual a $\sqrt{5 \sigma_F^2 / 2m}$ para a população Beta (2;2) e $\sqrt{105 \sigma_F^2 / 40m}$ para as populações Beta (2;4) e Beta (4;2) e considerando $h = \sigma_A / \sigma_F$, chega-se às equações

$$\frac{0,632455 Q \sqrt{m}}{h k} + \frac{Q}{2} + \frac{1,897366 Q u \sqrt{m}}{h k} +$$

$$u \left[(1,5) Q - 4 N_t \right] = 0,$$

para a população Beta (2;2),

$$\frac{0,617213 \ Q \ \sqrt{m}}{h \ k} + \frac{2 \ Q}{3} + \frac{1,851640 \ Q \ \sqrt{m} \ u}{h \ k} +$$

$$u \ [2Q - 4N_t] = 0,$$

para a população Beta (2;4), e

$$\frac{0,617213 \ Q \ \sqrt{m}}{h \ k} + \frac{Q}{3} + \frac{1,851640 \ Q \ \sqrt{m} \ u}{h \ k} + u \ [Q - 4N_t] = 0,$$

para a população Beta (4;2). Nestas expressões, o símbolo u corresponde à proporção de seleção e h à raiz quadrada da herdabilidade.

Todos os parâmetros utilizados nestas equações podem ser conhecidos ou estimados aproximadamente, antes da escolha do valor de u e k.

A resolução desta equação com duas incógnitas é possível, pois o valor de k depende de u, e pode ser feita por tentativas, com auxílio da Tabela de k. Os valores devem ser testados até obter-se o valor mais próximo possível de zero.

O valor de h será obtido pela análise dos dados do ensaio. O valor de m pode ser estimado aproximadamente pelo melhorista, por seu conhecimento do caráter sob seleção ou através de fórmulas (FALCONER, 1960, WRIGHT, 1968). O melhorista precisa ter idéia, pelo menos aproximada, desse valor.

Será mostrado, a seguir, um exemplo de como se

calculam os valores ideiais para \underline{u} e \underline{k} em uma população.

Suponha-se uma população de milho do tipo com posto, ou seja, que possa ser assemelhada à população Beta (2;2) (RAMALHO, 1977), na qual se queira fazer seleção recorrente, só no sexo feminino, sem controle gamético, partindo-se de 200 plantas e recuperando-se esse número a cada ciclo de se leção.

Seja 0,05 o valor da herdabilidade.

Desejando-se um progresso final da ordem de 80%, verifica-se na Tabela 5 que o valor de N_e s correspondente para a população Beta (2;2) é 3,23 aprox.

Supondo-se que o caráter seja controlado por 50 genes (segregantes), tem-se

$$\frac{0,632455 \times 3,23 \times \sqrt{50}}{\sqrt{0,05} \times k} + \frac{3,23}{2} +$$

$$+ \frac{1,897366 \times 3,23 \sqrt{50} \times u}{\sqrt{0,05}} + u [(1,5) \times 3,23 - 800] = 0$$

O valor de \underline{u} e \underline{k} que satisfazem a esta equação são 0,0462 e 2,0955 respectivamente. Resulta, assim, para o tamanho efetivo, o valor 32,5.

A Tabela 6 mostra valores de \underline{u} , \underline{k} e N_e para alguns valores de \underline{h}^2 e \underline{m} , para as três populações usadas, para se obter 80% do ganho final máximo em um processo de seleção fenog

Tabela 6. Valores de \underline{u} , \underline{k} e N_e para ganho final de 80% do máximo, nas três populações, em diversos valores de h^2 e números de genes, para um processo de seleção recorrente fenotípica em um só sexo, sem controle gamético, com o total de 200 plantas

Nº de genes	$h^2 = 0,05$			$h^2 = 0,10$			$h^2 = 0,20$		
	\underline{u}	\underline{k}	N_e	\underline{u}	\underline{k}	N_e	\underline{u}	\underline{k}	N_e
Beta (2;2)									
10	0,0175	2,4695	13,3	0,0123	2,5943	9,5	0,0089	2,7045	6,9
20	0,0258	2,3259	19,2	0,0175	2,4695	13,3	0,0123	2,5943	9,5
50	0,0462	2,0955	32,5	0,0295	2,2746	21,7	0,0198	2,4246	14,9
Beta (2;4)									
10	0,0270	2,3086	20,0	0,0190	2,4397	14,4	0,0139	2,5516	10,7
20	0,0403	2,1513	28,8	0,0270	2,3086	20,0	0,0190	2,4397	14,4
50	0,0762	1,8803	49,6	0,0464	2,0938	32,6	0,0305	2,2617	22,3
Beta (4;2)									
10	0,0097	2,6755	6,0	0,0068	2,7933	5,3	0,0049	2,8983	3,9
20	0,0142	2,5441	10,9	0,0097	2,6755	6,0	0,0068	2,7933	5,3
50	0,0244	2,3470	18,2	0,0161	2,4995	12,3	0,0109	2,6359	8,4

típica em um só sexo, sem controle gamético, com o número total de 200 indivíduos.

Nota-se mais uma vez, no exemplo dado e na Tabela 6, que os valores de N_e para atingir bom progresso a longo prazo não são muito críticos, o que permite harmonizar a estratégia do progresso a curto e a longo prazo.

Observa-se ainda que, como foi enfatizado anteriormente, populações em piores condições necessitam de tamanho efetivo maior que aquelas em boas condições.

Os valores usados para o tamanho efetivo em melhoramento vegetal são freqüentemente muito maiores que os utilizados neste estudo. Por exemplo, AJUDARTE NETO *et alii* (1976) usaram, para seleção fenotípica nos dois sexos, o total de 1000 plantas, com proporção de seleção de 26% e 22,6%, o que dá para o tamanho efetivo valor igual a 328 e 274 respectivamente, de acordo com VENCOVSKY (1978c). LIMA e PATERNIANI (1977) apresentaram outro trabalho de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos, com sementes remanescentes, em população de milho de base ampla, com 16,4% de seleção entre famílias e 11,2% dentro de famílias. Foram usados três grupos, um com 700 famílias e dois com 500. O tamanho efetivo foi 458 e 327 respectivamente, segundo VENCOVSKY (1978b).

Como pode ser visto, os resultados sugerem que o tamanho efetivo poderia ser diminuído, para muitos experimentos, economizando espaço físico e trabalho, ou a intensidade de seleção poderia ser aumentada, melhorando o ganho imediato.

5.5. Restrições ao modelo

O modelo adotado para chegar às expressões empregadas neste trabalho supõe várias condições, que se constituem em restrições ao seu uso.

Essas condições são: gerações contínuas, intensidade de seleção constante, tamanho efetivo constante ao longo do ciclo, população em equilíbrio de Hardy-Weimberg, ausência de dominância entre alelos, ausência de epistasia, ausência de ligação gênica, genes homodinâmicos, parentesco aditivo igual a $1/2$ e frequências gênicas nos locos seguindo as distribuições préestabelecidas.

● fato de terem de ser consideradas gerações contínuas não constitui impedimento para o uso em casos de gerações discretas, o que torna as expressões mais gerais (KIMURA, 1957).

Intensidade de seleção e tamanho efetivo constantes ao longo do período de seleção são condições que dificilmente serão satisfeitas, pois mesmo que o melhorista planeje seu programa a fim de obter constância nesses parâmetros, podem ocorrer, durante o período de seleção, vários acidentes capazes de alterar os valores de k e N_e . No entanto, essa condição não tem importância senão na dedução das expressões, pois o objetivo não é obter previsões exatas para programas reais de seleção, mas sim obter um conjunto de resultados com valores préestabelecidos para orientar o melhorista, na escolha

dos valores que usará em seu trabalho, para atingir resultados razoáveis a curto e a longo prazo.

Essas expressões só podem ser aplicadas a populações em equilíbrio, ou próximas do equilíbrio. Considerou-se sempre que a população se encontrava em equilíbrio antes da seleção, e retornava ao equilíbrio após a seleção. Portanto, os resultados obtidos dizem respeito somente à populações panmíticas, submetidas a seleção recorrente.

A condição de ausência de dominância foi usada por dar grande simplicidade à expressão da probabilidade de fixação $u(p)$. Esta restrição não chega a prejudicar o uso dos resultados para casos com dominância pois, segundo COMSTOCK (1974), a chance de fixação é maior para alelos com dominância do que com ausência de dominância. Assim, usa-se de maior rigor ao empregar-se a expressão própria para ausência de dominância como se fosse geral.

Deve-se, entretanto, lembrar que a presença da dominância, além de alterar a expressão da probabilidade final de fixação, altera também a expressão da variância aditiva, modificando assim a forma de sua distribuição pelas frequências gênicas. Este fato pode alterar o comportamento relativo das populações simuladas neste trabalho quanto aos resultados que dependam desse parâmetro.

A ausência de epistasia e de ligação gênica foram adotadas como condições, pois do contrário o modelo ficaria muito complicado. Certamente esses fenômenos irão acontecer

em caracteres controlados por muitos pares de genes, mas espera-se que o erro cometido não seja tão grande a ponto de invalidar as conclusões. Um estudo sobre o efeito da ligação gênica foi feito por COMSTOCK (1974).

Ainda com intuito de simplificar o modelo, todos os genes foram considerados homodinâmicos, isto é, com os mesmos efeitos. Esta situação, obviamente, não pode ser considerada como real, pois é de se esperar que, entre os muitos genes controladores de um caráter quantitativo, apareçam genes com efeitos diferentes. Porém, nada impede que existam genes com efeitos iguais. Existem evidências, em muitos eucariotos, da ocorrência de seqüências repetitivas de DNA em grandes quantidades (BRITTEN e KOHNE, 1968). Este fato pode servir de suporte à teoria de que muitos genes podem estar repetidos muitas vezes em um genoma. Assim, a condição de homodinâmica entre os genes pode não estar muito fora da realidade. Além disso, o valor atribuído ao efeito do gene, a , pode ser considerado como um valor médio.

O parentesco genético aditivo usado é $1/2$. Esta situação ocorre para seleção fenotípica em um só sexo, que é o esquema usado como base neste trabalho. As conclusões podem ser estendidas para outros esquemas de seleção, porém somente de modo muito geral, e com certo cuidado.

Para deduzir as expressões dos ganhos médios finais na freqüência dos alelos, $\overline{A_p}_I$, foram usadas distribuições para as freqüências gênicas nos locos. Nada indica que estas

distribuições sejam exatas para os tipos de populações estudadas. Pelo contrário, espera-se que haja discrepâncias. Porém, é razoável pensar-se que estas distribuições possam ser usadas como típicas em cada caso, sem muito rigor. Este argumento parece razoável principalmente pela média das frequências gênicas em cada caso. As distribuições usadas neste trabalho já foram usadas anteriormente por outros pesquisadores (CURNOW e BAKER, 1966, RAMALHO, 1977, MIRANDA FILHO, 1978).

O uso da integral de $[u(p)-p] f(p) dp$, para a obtenção da expressão de $\overline{\Delta p_I}$, impõe para essa expressão a condição de $N_e s \neq 0$ (KAPLAN LEWIS, 1972). Fica, assim, excluído o caso de simples oscilação gênica sem seleção.

Resta apenas lembrar que a expressão usada para Δp_I alteração média na frequência gênica por geração, para obter a expressão de $u(p)$, foi $(1/2) sp(1-p)$ (CROW e KIMURA, 1970, e outros), a qual é, na verdade, uma aproximação (FALCONER, 1960). Esta expressão tende a ser exata quando a frequência gênica tende a um. Observando-se os valores de \bar{s} para as diversas frequências gênicas (Figura 1), nota-se que para valores baixos do produto \underline{ka} e altos de σ_E^2 , ou seja, \bar{s} baixos, não há praticamente alterações entre os valores para as diversas frequências, porém, para valores altos de \underline{ka} e baixos de σ_E^2 , \bar{s} altos, as diferenças tornam-se cada vez maiores. Portanto, as expressões de $u(p)$ e as demais que nela se baseiam (Δp_I , Δg_I , $\overline{\Delta p_I}$ e G_{s_I}) são mais exatas para valores baixos de \underline{ka} e altos de σ_E^2 , ou seja, com \bar{s} baixo. RAWLINGS (1970) afirmou que a concordân

cia dos valores de $u(p)$ obtidos com a expressão de KIMURA é incrementada com o aumento de N_e e a diminuição de s . Este autor cita trabalhos nos quais foram usados valores altos de $N_e s$, com N_e alto, com bons resultados. Como os valores de N_e usados no melhoramento vegetal são geralmente muito grandes, RAWLINGS admite que a expressão possa ser usada como tendo resultados precisos ou, no máximo, um pouco superestimados.

Longe de tentar retratar a realidade, o modelo usado é bastante simplificado. Porém, acredita-se que as conclusões obtidas pelo seu uso possam ser empregadas para se obter um consenso para os valores dos parâmetros controlados pelo melhorista, a fim de obter resultados razoáveis em seus trabalhos.

6. CONCLUSÕES

Os resultados do estudo levaram às seguintes conclusões:

1) as diferenças entre estruturas de população não causam alterações significativas nos resultados quando apenas um loco for considerado; porém, causam alterações importantes quando o caráter for considerado como um todo, tendo como principal efeito alterações no progresso final médio, ou seja, na probabilidade média de fixação dos genes que controlam o caráter; as populações com estruturas menos propícias para o melhoramento, ou seja, não melhoradas e de baixa média do caráter, são muito mais sensíveis quanto ao progresso final, exigindo valores maiores para o tamanho efetivo e a intensidade de seleção fenotípica e menores para a variância ambiental;

2) no modelo adotado, totalmente aditivo, duas populações com os mesmos valores para os diversos parâmetros genéticos, e com o mesmo valor para o progresso imediato, po-

dem ter valores completamente diferentes para o progresso final médio, devido a diferenças nas estruturas das populações quanto às distribuições das frequências gênicas;

3) havendo várias populações com estruturas desfavoráveis para a seleção, isto é, com médias baixas do caráter e pouco melhoradas em um programa de melhoramento, é preferível fazer-se um composto, escolhendo os seus componentes pelas capacidades específicas de combinação, do que fazer-se o melhoramento das populações isoladamente;

4) considerando-se o ganho final e a fixação de alelos, observou-se que há um balanço entre todos os parâmetros que influem no seu valor final, isto é, a importância de um parâmetro aumenta quando os demais estão em níveis desfavoráveis; os parâmetros envolvidos são: o efeito do gene (ou o número de genes controlando o caráter), a variância aditiva, a variância fenotípica e conseqüentemente a herdabilidade, a intensidade de seleção fenotípica e o tamanho efetivo; além desses parâmetros há ainda a estrutura da população influenciando no processo; assim, por exemplo, se o melhorista pretende fazer seleção recorrente fenotípica para um caráter de baixa herdabilidade, poderá usar maior valor para o tamanho efetivo como compensação; observou-se, ainda, que a alteração no valor de h (raiz quadrada da herdabilidade) pode ser compensada pela alteração proporcional e de sentido contrário no valor do tamanho efetivo; dessa forma, dois processos de seleção terão os mesmos resultados para o progresso final na seleção se o primeiro

tiver para h valor igual ao dobro do valor no segundo, porém o segundo tiver o tamanho efetivo da população igual ao dobro do tamanho efetivo no primeiro processo, sendo os demais fatores iguais;

5) considerando uma mesma população, um caráter que forneça progresso imediato alto fornecerá também progresso final elevado; sendo assim, caracteres de fácil seleção podem ser melhorados em populações com tamanhos efetivos menores, enquanto caracteres de seleção mais difícil exigem populações com maiores tamanhos efetivos;

6) a probabilidade de fixação de um alelo cresce com o aumento da frequência gênica inicial, da intensidade de seleção, da variância aditiva e do tamanho efetivo da população, e com a diminuição da variância fenotípica e do número de genes controlando o caráter; assim, há dificuldade em fixar genes com baixa frequência e pequenos efeitos, como ocorre quando muitos genes controlam um caráter, principalmente se o valor da herdabilidade for baixo;

7) dado um valor fixo para o progresso final, os aumentos na intensidade de seleção implicam em necessidade de aumentos bem maiores no tamanho total do ensaio; isto é devido ao fato de que o valor do tamanho efetivo depende do tamanho total e da proporção de seleção, a qual determina também o valor da intensidade de seleção;

8) de forma geral, o tamanho efetivo mínimo pa

ra a população de estrutura inicial já superior, isto é, já me
lhorada e com média razoável de produção, atingir 80% do pro
gresso final máximo (o progresso máximo é aquele que seria
atingido se todos os alelos favoráveis fossem fixados em to
dos os locos) foi cerca de 25; para a população média, ou se
ja, de base ampla ou do tipo composto, foi 40 e para a popula
ção de estrutura inferior, isto é, não melhorada e de baixa
média, foi de 50;

9) os valores usados para o tamanho efetivo
no melhoramento vegetal estão muito acima dos indicados como
suficientes pelos resultados do trabalho; sugere-se a diminui
ção do tamanho total dos experimentos, o que traria diminuição
de gastos, ou aumento da intensidade de seleção, o que acarre
taria aumento do ganho imediato;

10) é possível harmonizar o objetivo do máximo
progresso imediato com o de progresso final razoável por meio
do cálculo de valores adequados para a intensidade de seleção
e para o tamanho efetivo; isto é possível porque o tamanho
efetivo mínimo exigido para se obter ganho final razoável é
bem abaixo do tamanho efetivo normalmente usado no melhoramen
to; assim, de acordo com o modelo usado, para cada tipo de po
pulação com características conhecidas e tendo-se o número to
tal de indivíduos a serem usados no programa de seleção recor
rente fenotípica em um só sexo, há uma expressão do progresso
final médio pela qual se pode determinar o valor da intensida
de de seleção e do tamanho efetivo ideais para atingir uma da

da percentagem do progresso final máximo.

7. SUMMARY

A study was made of the immediate progress and the probability of gene fixation in panmictic populations with continuous generations, subjected to the process of recurrent phenotypic selection in one sex only, whereby the intensity of selection and population size were constant throughout the selective process. It was assumed that a polygenic character is controlled by homodynamic genes, in a completely additive model. In order to analyse the influence of the population structure in the selective process, three contrasting populations were also considered, each defined by an unique distribution of allele frequency.

In the three populations, the following parametric values were calculated: the progress or alteration in the frequency of the alleles and the mean genotypic values of the locus in one generation of selection; the final probability of the fixation of favourable alleles; the total expected progress of the allelic frequency at this locus and

its mean genotypic value. Taking the polygenic character as a whole, the following were obtained also: expected progress of the mean of this character during a single cycle of selection, the progress or alteration expected in the frequency of favourable alleles as well as the genotypic mean of the character at the end of the selective process.

In this study, the basic character considered was the production of grains in maize plants. In this way, and in order to obtain results closer to actual conditions, values representative of the expected genetic variability were included in the calculations, as well as values typical of the usual conditions of precision in experimental trials.

The results obtained indicate that it is possible to consider the two major objectives of the recurrent selection jointly and that they are the maximum immediate associated progress to a total progression or reasonable final progress. This is possible because the effective population size required for a final reasonable progress is not critical.

The conditions of the model demonstrate the possibility of determining an ideal combination for the proportion of selection, the intensity of selection and the effective size in order to obtain an acceptable final progress. To do this, some knowledge is required of the structure of the population under selection, of the polygenic nature of the character, the value of the coefficient of heritability, and the total number of plants that a breeder

can handle.

It was evident that there exists a balance between the factors that determine the final probability of fixation of favourable alleles. In this fashion, if some factors disfavour fixation, the breeder can compensate for them by altering the intensity of the others, in order to guarantee the success of the selection. Thus, for example, if a population has an initially unfavourable structure, as occurs in material only slightly improved, and if the character has a low heritability, much more care will be needed with the effective size of the population, the intensity of the selection and the precisation of the experiment.

It was also evident from the results obtained, that the effective size of the population needed to guarantee success in the total progress of the selection, depends on the population structure. In a typical population, with a wide base, and in which the allele frequencies oscillate around 0.5 this value was approximately $N_e = 40$. In the case of a population already somewhat improved, the value was obtained of $N_e = 25$, and for one inferior and less improved, $N_e = 50$.

The results also indicate that the effective population sizes in the majority of programmes of recurrent selection — in maize population in our area — are in excess of the requirements in order to guarantee success in the long term for genetic progress. It is suggested that a decrease in the experimental size is necessary, which would reduce

costs or an increase in the intensity of selection, which would in turn reflect a greater immediate gain in the selection.

8. LITERATURA CITADA

- AJUDARTE NETO, F.; P. WEIGEL; A.M. PENA NETO e J.R. ZINSLY., 1976. Seleção recorrente fenotípica em milho pipoca (*Zea mays* L.) para capacidade de expansão. In: Relatório Científico do Departamento e Instituto de Genética ESALQ/USP. Piracicaba, nº 10, p. 1-3.
- BRITTEN, R.J. e D.E. KOHNE, 1968. Repeated sequences in DNA. *Science*, vol. 161, nº 3841, p. 529-540.
- CARR, R.N. e NASSAR, R.F., 1970. Effects of selection and drift on the dynamics of finite populations. I. Ultimate probability of fixation of a favorable allele. *Biometrics*, 26, p. 41-49.
- CLAYTON, G.A. e A. ROBERTSON, 1957. An experimental check on quantitative genetical theory. II the long-term effects of selection. *Journal of genetics*, vol. 55, p. 152-170.

- COMSTOCK, R.E., 1974. Consequences of genetic linkage. 1st World congress on genetics applied to livestock production, Madrid, 1 p. 353-364.
- CROW, J. F. e M. KIMURA; 1970. *An introduction to population genetics theory*. New York, Harper and Row, 591 p.
- CURNOW, R.N. e L.H. BAKER, 1968. The effect of repeated cycles of selection and regeneration in populations of finite size. *Genet. Res.*, Camb., 11, p. 105-112.
- FALCONER, D.S., 1977. *Introduction to quantitative genetics*. London, Longman, 9a. ed, 365 p.
- JAMES, J.W., 1970. The founder effect and response to artificial selection. *Genet. Res.* 16, p. 241-260.
- KAPLAN, W. e D. J. LEWIS, 1972. *Cálculo e Álgebra Linear*. Rio de Janeiro, Livros técnicos e Científicos Ed. Ltda, 462 p.
- KEMPTHORNE, O. e L. FOLKS, 1971. *Probability statistics, and data analysis*. Ames, Iowa, the Iowa State University Press, 555 p.
- KIMURA, M., 1957. Some problems of stochastic processes in genetics. *Ann. Math. Stat*, 28 p. 882-901.
- KIMURA, M., 1962. On the probability of fixation of mutant genes in a population. *Genetics*, vol. 47, 713-719 p.

- KIMURA, M. e J.F. CROW, 1963. The measurement of effective po pulation numbers. *Evolution* 17, 279-288.
- KIMURA, M., 1970. Stochastic processes in populations gene - tics, with special reference to distribution of gene fre - quencies and probability of gene fixation. In: KOJIMA, K.I. ed. *Mathematical topics in population genetics*, p. 178-209.
- KOJIMA, K.I., 1961. Effects of dominance and size of popula - tion on response to mass selection. *Genet. Res.*, Camb., 2, 177-188 p.
- LIMA, M. e E. PATERNIANI, 1977. Seleção entre e dentro de fa - mílias de meios irmãos na população de milho (*Zea mays* L.) ESALQ-VD-2. In: Relatório Científico do Departamento e Ins - tituto de Genética ESALQ/USP, Piracicaba, nº 11, p. 82-83.
- MIRANDA FILHO, J.B., 1978. Avaliação teórica do potencial ge - nético de um método de seleção de híbridos. Tese de Livre docência, ESALQ/USP, 93 p.
- NASSAR, R.F., 1970. Effects of selection and drift on the dy - namics of finite populations. IV. Gene frequency dependent selection. *Theor. appl. Genet.* 40:245-250.
- NASSAR, R.F. e L. SCOTT, 1970. Effects of selection and drift on the dynamics of finite populations. III Times to fixa - tion or loss of an allele in the case of multiple loci and variable population size. *Theor. Appl. Genet.*, 40:88-94.

- NASSAR, R.F. e R.D. COOK, 1973. Dynamics of finite populations. II. A time-homogeneous stochastic process describing the ultimate probability of and the expected time to fixation or loss of an allele or type in a population of variable size. *Theor. Appl. Genet.*, 43(6):255-260.
- NASSAR, R.F. e R.D. COOK, 1974. Ultimate probability of fixation and time to fixation or loss of a gene under a variable fitness model. *Theor. Appl. Genet.*, 44(6):247-254.
- NICHOLAS, F.W. e A. ROBERTSON, 1976. The effect of selection on the standardized variance of gene frequency. *Theor. Appl. Genet.*, 48(6):263-268.
- PARK, Y.C., 1975. Variance of gene frequencies due to random drift in a selection experiment (abstr.). *Genetics*, 80(3,1) 362-363.
- PARK, Y.C., 1977. Variance of gene frequencies from recurrent selection in finite populations. *Genetics*, 85, 347 - 354.
- RAMALHO, M.A.P., 1977. Eficiências relativas de alguns processos de seleção intrapopulacional no milho baseados em famílias não endogamas. Tese de Doutorado, ESALQ/USP, 122 p.

- RAWLINGS, J.O., 1970. Present status of research on long and short-term recurrent selection in finite populations-Choice of population size. In: Paper presented at 2nd meeting of working group on quantitative Genetics - USDA-SFES. New Orleans, p. 1-15.
- ROBERTS, R.C., 1966. The limits to Artificial selection for body weight in the mouse. II. The genetic nature of the limits. *Genet. Res*, 8, 361-375.
- ROBERTSON, A., 1960. A theory of limits in artificial selection. *Proc. Roy. Soc. Lond, B*. 153, 234-249.
- ROBERTSON, A., 1961. Inbreeding in artificial selection programmes. *Genet. Res.*, Camb., 2, 189-194.
- SENETA, E., 1974. A note on the balance between random sampling and population size (on the 30th Anniversary of G. Malicot's paper). *Genetics*, 77(3):607-610.
- VENCOVSKY, R., 1976. Extensão do conceito de Tamanho efetivo a populações submetidas à seleção I. Espécies monóicas. In: Relatório Científico do Departamento e Instituto de Genética, ESALQ/USP. Piracicaba, nº 10, p. 223-228.
- VENCOVSKY, R. e C.R.M. GODOI, 1976. Immediate response and probability of fixation of favorable alleles in some selection schemes - Proceedings of the 9th International Biometric conference, vol. II - Boston. *The Biometric Society*, p. 292-297.

- VENCOVSKY, R., 1978a. Uso de modelos e delineamentos no melhoramento de plantas. Reunião comemorativa dos noventa anos do Instituto Agronômico de Campinas - Sociedade Internacional de Biometria, região brasileira. Inst. Agronômico, Campinas, SP.
- VENCOVSKY, R., 1978b. Tamanho efetivo em populações submetidas à seleção sexos separados. In: Relatório Científico do Departamento e Instituto de Genética. ESALQ/USP. Piracicaba, nº 12, p. 282-287.
- VENCOVSKY, R., 1978c. Effective size of monnocious populations submitted to Artificial selection. *Rev. Brasil. Genet.* vol. 1, nº 3, 181-191.
- VENCOVSKY, R., 1978d. Herança Quantitativa. In: *Melhoramento e produção do milho no Brasil*. E. Paterniani Ed., Piracicaba, ESALQ/USP, p. 122-201.
- WRIGHT, S., 1937. The distribution of gene frequencies in populations. *Nat. Acad. Sci., Proc.*, 23:307-320.
- WRIGHT, S., 1945. The differential equation of the distribution of gene frequencies. *Proceed. Nat. Acad. of Sciences*, vol. 31, 382-389.
- WRIGHT, S., 1968. *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 1, Chicago, the University of Chicago, Press. 469 p.

YOUNG, S.S.Y. e R.V.S. KAVARIL, 1976. Computer simulation of within family selection in finite populations. *Theor. Appl. Genet.*, 48, 45-51.

9. A N E X O

1. A distribuição Beta

A função de densidade da distribuição Beta é

$$f(x) = \frac{1}{B(\alpha, \beta)} x^{\alpha-1} (1-x)^{\beta-1}, \quad 0 < x < 1, \quad \alpha, \beta > 0,$$

$$f(x) = 0 \quad \text{nas demais circunstâncias,}$$

$$\text{sendo } B(\alpha, \beta) = \frac{\Gamma(\alpha) \Gamma(\beta)}{\Gamma(\alpha + \beta)}$$

$$\Gamma(\alpha) = (\alpha - 1) \Gamma(\alpha - 1) = (\alpha - 1) !$$

A média da distribuição é:

$$\bar{x} = \frac{B(\alpha + 1, \beta)}{B(\alpha, \beta)} \quad (\text{KEMPTHORNE e FOLKS, 1971, p.107}).$$

A Figura 14 mostra as funções Beta (2;4), Beta

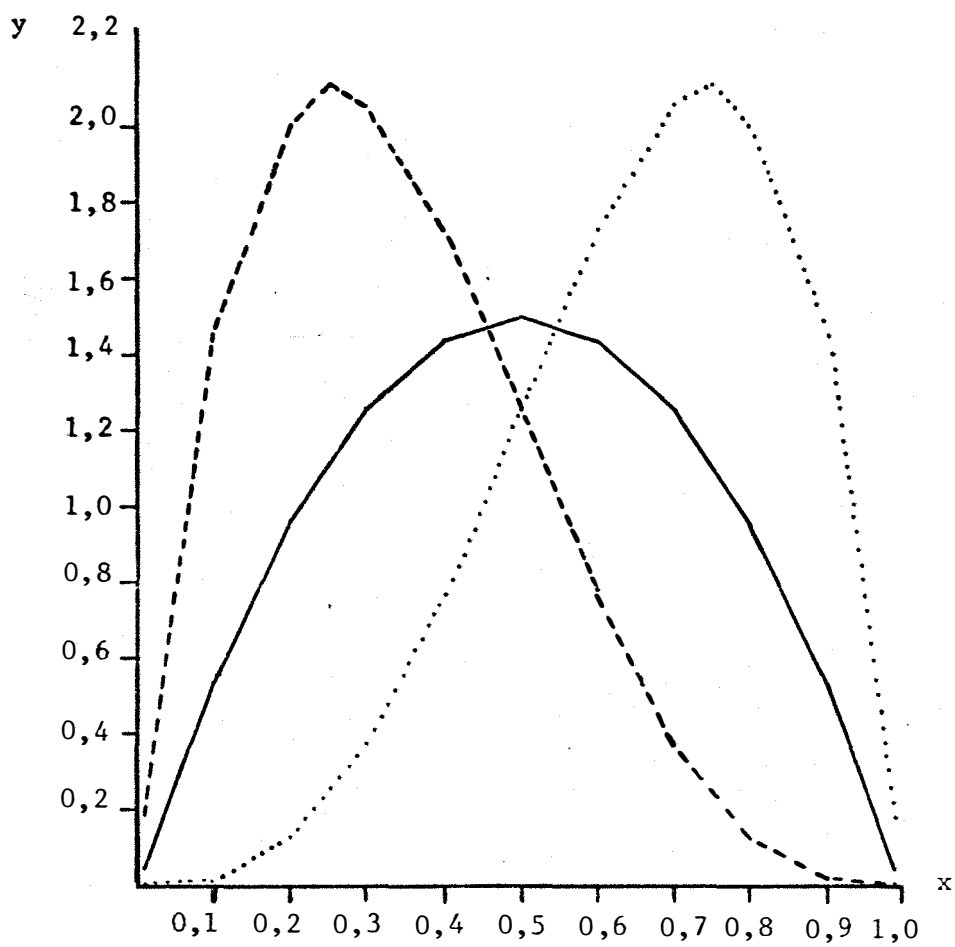


Figura 14. Configuração das distribuições Beta usadas.

----- Beta (2;4)
————— Beta (2;2)
..... Beta (4;2)

(2;2) e Beta (4;2), usadas neste trabalho.

A Tabela 7 mostra o valor da abscissa (x) até ao qual se encontram diversas percentagens da área sob a curva para as três populações usadas.

2. Significado dos termos e símbolos e deduções de algumas expressões

a, efeito do gene: equivale à metade da diferença entre as médias dos valores dos dois tipos de homozigotos para o loco. Pode ser estimado como $a = \sqrt{\frac{2pq \sigma_A^2}{m}}$

d, coeficiente de parentesco aditivo: é o coeficiente de parentesco aditivo entre a unidade de seleção e os indivíduos na população melhorada. É igual ao dobro do valor da coancestria (FALCONER, 1960).

Δg_I , alteração na média dos valores genotípicos de um loco, em uma geração de seleção: é igual a $\Delta p_I \cdot 2a$, para casos com ausência de dominância (KOJIMA, 1961).

Δg_I , alteração na média dos valores genotípicos de um loco, após a fixação dos genes, ou após infinitas gerações de seleção: é igual a $\Delta p_I \cdot 2a$, para casos com ausência de dominância (KOJIMA, 1961).

Gs_I , alteração na média do caráter em uma geração de seleção: é igual a $dk \sigma_A^2 / \sigma_F$ (VENCOVSKY, 1978a).

Tabela 7. Proporção da área contida sob a curva até determinado valor de x para as diversas distribuições

Proporção da Área	Valores de x		
	Beta (2;2)	Beta (2;4)	Beta (4;2)
0,1	0,1958	0,1123	0,4161
0,2	0,2872	0,1686	0,5098
0,3	0,3633	0,2180	0,5780
0,4	0,4330	0,2656	0,6350
0,5	0,5000	0,3138	0,6862
0,6	0,5670	0,3650	0,7344
0,7	0,6367	0,4220	0,7820
0,8	0,7128	0,4902	0,8314
0,9	0,8042	0,5839	0,8877

G_{s_I} , alteração na média do caráter em infinitas gerações de seleção: é igual a $\overline{\Delta p_I} \cdot 2a.m$ (KOJIMA, 1961).

k : é o diferencial de seleção dado em desvios padrões fenotípicos; é também chamado de intensidade de seleção.

Δp_1 , alteração na frequência gênica em uma geração de seleção: para casos com ausência de dominância pode ser expressa como $\frac{(1/2)sp(1-p)}{1-s(1-p)}$ (FALCONER, 1960).

Outra maneira de obter o valor de Δp_1 é considerar a regressão da frequência do alelo favorável sobre o valor genotípico,

$$\Delta p = b_{pg} \Delta g = \frac{\text{Cov}(p,g)}{\sigma_g^2} \Delta g$$

$$\Delta g = DS \frac{\text{Cov}(g,F)}{\sigma_F^2} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_F^2} DS$$

$$DS = k\sigma_F$$

$$\Delta p = k \frac{\text{Cov}(p,g)}{\sigma_F}$$

$\text{Cov}(p,g)$ representa a covariância entre o valor genotípico dos indivíduos que sofrem a seleção e a frequência do alelo favorável nos indivíduos que irão constituir a nova população. Deve-se, portanto, considerar o parentesco aditivo entre es

tes indivíduos. Pode-se demonstrar que

$Cov(p, g) = p(1 - p)ad$, para casos com ausência de dominância. Assim, $\Delta p = dkp(1 - p)a/\sigma_F$ (VENCOVSKY e GO DOI, 1976).

Δp_I : é a alteração na frequência após infinitas gerações de seleção. Pode-se expressá-lo como $u(p) - p$.

$\overline{\Delta p_I}$: é a média das alterações na frequência gênica após infinitas gerações de seleção, para determinada distribuição de frequências gênicas. Pode ser expresso como

$$\int_0^1 [u(p) - p] f(p) dp$$

Para a distribuição Beta (2;4),

$f(p) = 20p(1 - p)^3$; assim, tem-se:

$$\begin{aligned} \overline{\Delta p_I} &= 20 \int_0^1 \left[\frac{1 - e^{-Bp}}{1 - e^{-B}} - p \right] p(1 - p)^3 dp \\ &= \frac{1}{1 - e^{-B}} \left\{ 1 + \frac{20}{B^5} [24 - 18B + 6B^2 - B^3 - e^{-B} (6B + 24)] \right\} \end{aligned}$$

- (1/3).

Para a distribuição Beta (2;2) tem-se:

$$f(p) = 6 p(1 - p)$$

$$\overline{\Delta p_I} = 6 \int_0^1 \left[\frac{1 - e^{-Bp}}{1 - e^{-B}} - p \right] p(1-p) dp$$

$$= \frac{1}{1 - e^{-B}} \left\{ 1 + \frac{6}{B^3} [2 - B - e^{-B}(B + 2)] \right\} - (1/2)$$

Para a distribuição Beta (4;2) tem-se:

$$f(p) = 20p^3(1-p)$$

$$\overline{\Delta p_I} = 20 \int_0^1 \left[\frac{1 - e^{-Bp}}{1 - e^{-B}} - p \right] p^3(1-p) dp$$

$$= \frac{1}{1 - e^{-B}} \left\{ 1 + \frac{20}{B^5} [24 - 6B - e^{-B}(B^3 + 6B^2 + 18B + 24)] \right\}$$

- (2/3)

sendo $B = 2N_e \bar{s}$

Para detalhes da dedução algébrica vide KAPLAN e LEWIS (1972), p. 431, expressões 91 e 92.

m : é o número de genes controlando o caráter.
Somente são considerados os genes segregantes.

N_e : é o tamanho efetivo da população.

p : é a frequência do alelo favorável no loco.

s : é a intensidade de seleção no loco. Para ausência de dominância, e de acordo com as expressões apresentadas para Δp_1

$$s = \frac{2 d k a}{\sigma_F + 2 d k a (1 - p)}$$

\bar{s} : é o valor médio da intensidade de seleção para os locos em uma distribuição de frequências. É obtido pela integral

$$\int_0^1 s f(p) dp = 2 d k a \int_0^1 \frac{1}{\sigma_F + 2 d k a (1 - p)} f(p) dp.$$

As tabelas 8, 9 e 10 mostram os valores usados neste trabalho para \bar{s} , de acordo com os demais parâmetros e para as três distribuições usadas.

$u(p)$: é a probabilidade de fixação do gene, expressa por CROW e KIMURA (1970) e outros, como

$$u(p) = \frac{1 - e^{-2N_e s p}}{1 - e^{-2N_e s}}, \text{ para casos de ausência de}$$

dominância, com gerações contínuas de seleção e N_e e s constantes.

σ_A^2 : é a variância aditiva, que pode ser expressa como $(2/5)a^2m$, para a distribuição Beta (2;2) e $(40/105)a^2m$, para as distribuições Beta (2;4) e Beta (4;2), considerando - se

Tabela 8. Valores de \bar{s} para a população Beta (2;2)

a	k	1,3998	1,7550	2,4209
$\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,05$)				
0,004472		0,067976	0,084510	0,114780
0,007071		0,105444	0,130503	0,175819
0,010000		0,146027	0,179734	0,240292
$\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,2$)				
0,004472		0,131592	0,162362	0,217543
0,007071		0,200678	0,245645	0,324612
0,010000		0,273026	0,331533	0,432197

Tabela 9. Valores de \bar{s} para a população Beta (2;4)

a	k	1,3998	1,755	2,4209
$\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,048$)				
	0,004472	0,067496	0,083675	0,113473
	0,007071	0,104036	0,128215	0,171399
	0,010000	0,143084	0,175229	0,231682
$\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,198$)				
	0,004472	0,129680	0,159152	0,211222
	0,007071	0,195417	0,237352	0,309364
	0,010000	0,262550	0,315579	0,404218

Tabela 10. Valores de \bar{s} para a população Beta (4;2)

a	k	1,3998	1,755	2,4209
$\sigma_E^2 = 0,0076$ ($h^2 = 0,048$)				
	0,004472	0,069062	0,086095	0,117530
	0,007071	0,107804	0,133988	0,181878
	0,010000	0,150312	0,186196	0,250775
$\sigma_E^2 = 0,0016$ ($h^2 = 0,198$)				
	0,004472	0,135589	0,168147	0,227370
	0,007071	0,209158	0,257942	0,345319
	0,010000	0,287985	0,351080	0,467975

ausência de dominância e genes homodinâmicos (RAMALHO, 1977).

σ_E^2 : é a variância ambiental.

σ_F^2 : é a variância fenotípica, que é igual à soma das duas anteriores neste caso.