



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
COORDENAÇÃO DE ZOOTECNIA



Melhoramento Genético Animal: da Teoria à Aplicação

AREIA-PB

2013

Organização:

Profa. Dra. Safira Valença Bispo
Coordenadora do Programa REUNI no PPGZ e Vice Coordenadora do curso de
Zootecnia UFPB/CCA

Prof. Dr. Edilson Paes Saraiva
Coordenador do curso de Zootecnia UFPB/CCA

Prof. Dr. Severino Gonzaga Neto
Coordenador do PPGZ/UFPB/CCA

Prof. Dr. Edgar Cavalcanti Pimenta Filho
Professor adjunto do Departamento de Zootecnia

Lenice Mendonça de Menezes
Doutoranda em Zootecnia PPGZ/UFPB/CCA, Bolsita REUNI

SUMÁRIO

	Página
1 – Introdução à Genética de Populações.....	04
2 – Conceitos Fundamentais.....	04
3 – Acasalamento ao acaso e Teorema de Hardy-Weinberg.....	06
4 – Características Quantitativas	08
5 – Interação Genótipo-Ambiente.....	08
6 – Repetibilidade.....	11
7 – Herdabilidade.....	12
8 – Valor genético.....	12
9 – Correlações e resposta correlacionada.....	13
10 – Métodos de Melhoramento.....	17
11 – Endogamia: Bases genéticas da depressão endogâmica	26
12- Literatura consultada.....	28

1 Introdução à Genética de Populações

Uma população é composta de indivíduos da mesma espécie, que se acasalam e que apresentam certas características em comum. A Genética de Populações é um ramo da Genética que trata das frequências alélicas e genotípicas nas populações e as forças capazes de alterar essas frequências ao longo das gerações e consequentemente, busca interpretar os fenômenos evolutivos.

A estrutura da população é determinada pela soma dos fatores que governam as forças pelas quais os gametas se unem para formar os zigotos da próxima geração. O tamanho da população é importante na determinação da sua estrutura. Se a população for pequena, ela apresentará uma certa endogamia, alterando sua estrutura; se for grande e a união dos gametas aleatória, a população apresentará equilíbrio genético. Os genes e genótipos, na ausência de outras forças que favoreçam a formação de um ou outro gameta, permanecerão na mesma proporção, geração após geração.

A Genética de Populações nasceu por volta de 1903 com a publicação por Castle de um artigo onde desenvolvia um princípio simples, que relacionava, em uma população ideal constituída por indivíduos com reprodução sexuada que se acasalam ao acaso, as frequências genotípicas. Esse princípio, no entanto, passou à História da Ciência com o nome de Lei de Hardy-Weinberg.

No período de 1903 a 1930 ocorreram as grandes descobertas em Genética de Populações, podendo-se destacar os nomes Fisher, Wright e Haldane, dentre outros.

2 Conceitos Fundamentais

2.1. População mendeliana

Grupo de indivíduos da mesma espécie que se intercasalam e que por isso apresenta propriedades numa dimensão de espaço (devido ao intercasalamento dos indivíduos da mesma espécie) e de tempo (devido aos elos de reprodução).

2.2. Frequências gênicas e genotípicas

Para descrever a constituição genética de um grupo de indivíduos, seria necessário especificar seus genótipos e saber em que frequência estariam representados. Esta seria uma descrição completa, se a natureza das diferenças fenotípicas entre os genótipos não nos interessasse. Os genes encontrados em populações têm continuidade de geração a geração, o que não acontece com os genótipos nos quais eles aparecem. A constituição genética da população, com relação aos genes, que ela transporta, é descrita pela relação das frequências gênicas ou alélicas.

A descrição da constituição genética de uma população conduz ao estudo das frequências relativas dos indivíduos com determinados genótipos. Supondo que o número de indivíduos em uma população seja igual a N, considerando para efeito de simplicidade um loco autossômico com dois alelos [A1 e A2] e, admitindo ainda uma população de organismos diplóides, teremos três tipos possíveis de genótipos: A1A1, A1A2, A2A2 .

A frequência alélica (gênica) será definida como a proporção dos diferentes alelos de um gene na população, ou seja:

$$f(A1) = \frac{n^{\circ} \text{ de alelos } A1}{n^{\circ} \text{ total de alelos}}$$

$$f(A2) = \frac{n^{\circ} \text{ de alelos } A2}{n^{\circ} \text{ total de alelos}}$$

Observações:

- a) A soma das frequências de A1 e A2 será sempre igual a unidade; independente da população ou de quaisquer suposições. É uma propriedade de frequências relativas.
- b) Em geral, a frequência de A1, $f(A1)$, será simbolizada por p e, a de A2, $f(A2)$, por q. Assim, **$p+q=1$** .

Exemplo 1: Para a seguinte população diplóide estimar as frequências dos alelos A1 e A2.

A1A1	A1A2	A2A2	TOTAL
------	------	------	-------

880	608	112	1600
-----	-----	-----	------

$$p = \frac{880 + (\frac{1}{2}) \cdot 608}{1600} = 0,74$$

$$q = \frac{112 + (\frac{1}{2}) \cdot 608}{1600} = 0,26$$

Por outro lado, a constituição genética de cada grupo poderá ser completamente descrita pela proporção ou porcentagem dos indivíduos que pertencem àquele grupo, ou outras palavras, pelas frequências dos três genótipos entre os indivíduos. Essas proporções ou frequências relativas são chamadas de frequências genotípicas. A população anterior poderá ser representada da seguinte maneira:

A1A1	A1A2	A2A2	TOTAL
0,55	0,38	0,07	1,0

As frequências genotípicas pode ser usadas para calcular as frequências alélicas (gênicas):

$$p = 0,55 + (\frac{1}{2})(0,38) = 0,74$$

$$q = 0,07 + (\frac{1}{2})(0,38) = 0,26$$

Em outras palavras, para calcular a frequência do alelo A1, basta somar a proporção dos homozigotos A1A1 com metade dos heterozigotos. Para o outro alelo, o procedimento é o mesmo, ou seja, soma-se a proporção dos homozigotos A2A2 com metade dos heterozigotos.

3. Acasalamento ao acaso e Teorema de Hardy-Weinberg

Na maioria dos indivíduos o tipo mais comum de reprodução é aquele onde os acasalamentos são ao acaso. Neste sistema, cada indivíduo de um dos sexos tem igual probabilidade de se acasalar com qualquer indivíduo do sexo oposto. Em outras palavras, a frequência de um determinado tipo de acasalamento é ditada pelo acaso.

O conceito de acasalamento ao acaso deve sempre estar relacionado com a especificação da característica. Sabe-se que para algumas características (por exemplo, grupo sanguíneo MN), os acasalamentos na população humana são praticamente ao acaso.

A lei de Hardy-Weinberg, mais recentemente conhecida como teorema de Castle-Hardy-Weinberg (C-H-W), foi demonstrada pela primeira vez por Castle em 1903. No entanto, passou a história da Ciência como sendo proposta pelo matemático inglês Goldfrey Harold Hardy e pelo médico alemão Wilhelm Weinberg, que a redescobriram independentemente em 1908.

Até o momento a descrição da constituição genética de uma população foi feita numa dada geração. O que acontece com as frequências alélicas e genotípicas nas gerações futuras? A resposta foi dada por Castle-Hardy-Weinberg, e pode ser enunciada da seguinte forma: Em uma população panmítica ideal, tanto as frequências alélicas como as genotípicas serão constantes de geração a geração, na ausência de migração, mutação e seleção natural.

Trata-se, então, de equilíbrio alélico e genotípico, ou seja, equilíbrio significa constância nas frequências gênicas e genotípicas no decorrer das gerações. Este princípio é de fundamental importância, para a Genética de Populações, sendo conhecido como Lei de Hardy-Weinberg (Castle-Hardy-Weinberg).

4. Características Quantitativas

As características ditas quantitativas são, de modo geral, influenciadas por muitos genes em vários loci, ao contrário daquelas chamadas características qualitativas, que são influenciadas por poucos genes em um locus, ou em um número pequeno de loci.

Outro aspecto peculiar às características quantitativas é que a definição de grupos de indivíduos de acordo com elas só existirá de forma arbitrária, pois não existe descontinuidade natural em suas variações. Este grupo de características é representado pelos caracteres métricos que possuem variação contínua, como por exemplo, medidas corporais, pesos, produção de leite etc. Assim, fica evidente que as características de importância econômica enquadram-se, de modo geral, naquelas do primeiro grupo.

Para que seja possível relacionar as frequências gênica e genotípica com as diferenças quantitativas exibidas pelas características métricas há necessidade de se entender o conceito de valor, ou seja, aquele valor observado quando se mede uma característica. As características de importância econômica em animais domésticos são, em geral, quantitativas em natureza e possuem os seguintes atributos:

- i) são influenciadas por muitos genes; a maioria dos quais individualmente tem efeito pequeno;
- ii) efeitos aditivos, de dominância, e epistáticos, apesar de serem de importância variável, dependendo da característica, estão sempre presentes, e
- iii) a expressão dos genes é grandemente influenciada pelo ambiente.

A característica, qualquer que seja ela, peso, medidas corporais, medidas de fertilidade, cor de pelagem e, conseqüentemente, qualquer que seja a forma utilizada para mensurá-la, é chamada de fenótipo. Esse fenótipo tal como é medido é uma expressão do genótipo (constituição genética) do indivíduo portador do fenótipo em questão mais um componente de ambiente (clima, alimentação, manejo, saúde, etc.). Desta forma, pode-se expressar o genótipo como sendo:

$$P = G + E$$

onde,

P = fenótipo,

G = genótipo e

E = ambiente.

5. Interação Genótipo-Ambiente

Sabe-se que o fenótipo ou o valor observado/medido de uma dada característica é dependente do potencial genético do indivíduo e do ambiente no qual é produzido. Esta é uma simplificação extrema do que ocorre biologicamente, o que significa dizer que a genética e o ambiente influenciam de forma aditiva e independente o fenótipo. O efeito de um genótipo sobre sua performance depende das condições ambientais a que está sujeito, ou, de outra perspectiva, mudanças ou melhorias no ambiente só serão frutíferas

se o genótipo responder a elas. Então, um terceiro componente a ser considerado na fórmula básica do melhoramento genético é a interação genótipo-ambiente.

Formalmente, a interação genótipo-ambiente pode ser definida como a mudança de desempenho relativo de um caráter de dois ou mais genótipos medidos em dois ou mais ambientes. “Genótipo”, na genética clássica, significa o conjunto de genes de um indivíduo, porém, estendendo a definição para grupo de indivíduos, também se entende por genótipo raças, linhagens, composições raciais, etc. Já o “ambiente” abrange uma ampla gama de variáveis que podem ser agrupadas em fatores como: regiões geográficas, sistemas de manejo, tipo de alimentação, época de produção, etc.

Avaliar e considerar a interação genótipo-ambiente em Programas de Melhoramento tanto no sentido de detectar a significância como no de utilizá-la na seleção predizendo e otimizando os ganhos de acordo com os diferentes sistemas de produção pode trazer vantagens econômicas significativas.

No Brasil, dada a dimensão continental e a existência de importantes programas de melhoramento genético animal, está sendo possível avaliar os diversos componentes que afetam a produção, inclusive os componentes de interação genótipo-ambiente, considerando como genótipo as diferentes composições raciais obtidas do cruzamento entre *Bos Taurus* e *Bos Indicus*. Resultados como estes já estão sendo utilizados em programas de avaliação genética de bovinos produtos de cruzamento entre as raças Nelore e Hereford e Nelore e Angus.

A Figura 1 revela a forte influência do efeito aditivo materno e da heterose sobre a característica Ganho Médio Diário do Nascimento até o Desmame. Pode-se observar, entre os genótipos e latitudes considerados, a vantagem da utilização de animais cruzados nas maiores latitudes, onde suas mães são melhores adaptadas, quanto aos seus desempenhos até a desmama.

Os desempenhos para a característica Ganho Médio Diário da Desmama ao Sobreano apresentados na Figura 2 revelam que o comportamento desta característica é determinado, basicamente, pelo efeito aditivo direto e de complementariedade. Assim, pode-se observar que os desempenhos em GMDDS decresceram com o aumento da composição genética zebuína, sendo que o efeito de heterose e de suas interações com latitude não beneficiaram esta característica (GMDDS) dos animais cruzados.

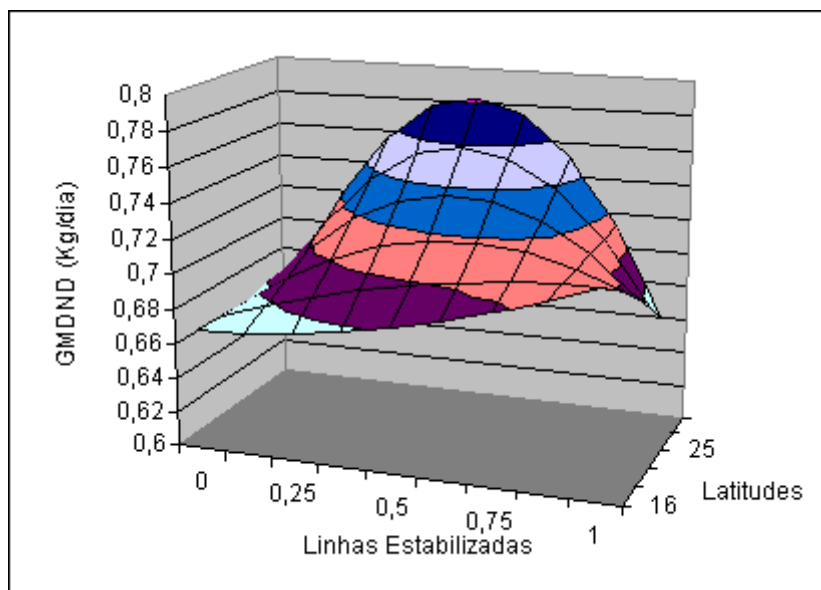


Figura 1. Ganho Médio Diário do Nascimento até a Desmama (GMDND) para gerações estabilizadas de animais cruzados (Hereford=0; Nelore=1) em diferentes latitudes

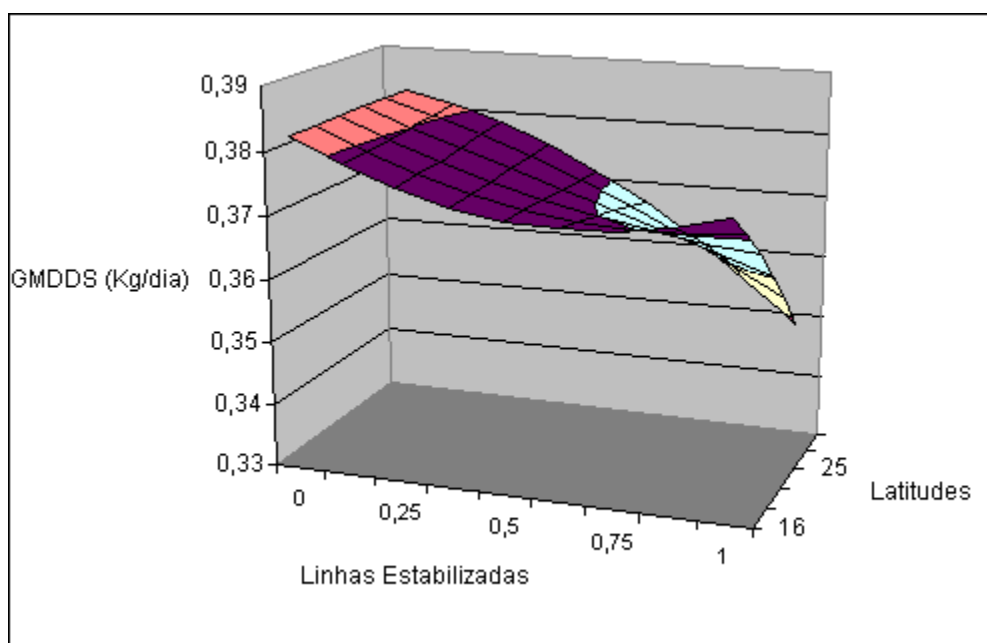


Figura 2. Ganho Médio Diário da Desmama até o Sobreano (GMDDS) para gerações estabilizadas de animais cruzados (Hereford=0; Nelore=1) em diferentes latitudes

6. Repetibilidade

As características de valor econômico dos animais domésticos, tais como número de leitões por barrigada em suínos, número de ovos postos por uma ave em anos consecutivos de postura, as produções de uma vaca leiteira, possuem intensidade de expressões diferentes cada vez que são produzidas.

Sendo assim, pode-se fazer várias medidas da característica em um mesmo animal e tempos diferentes, portanto, é válido dizer que o caráter é repetível. Em cada mensuração encontra-se intensidade diferente de expressão, devendo-se esta variação a efeitos ambientais, uma vez que as medidas são feitas no mesmo indivíduo, portanto com o mesmo genótipo. Já as variações entre os indivíduos do rebanho são consequências dos fatores ambientais e genéticos.

Quando se deseja comparar animais com fins seletivos, procura-se reduzir a variação ambiente para que as diferenças genéticas entre os indivíduos em teste sejam evidenciadas. Por exemplo, para comparar pesos de bezerros, filhos de vacas de diferentes idades (a idade da vaca influi no peso do bezerro), deve-se "transformar" as idades das mães para a idade padrão. Através das correções, do manejo e do delineamento experimental, consegue-se eliminar parte da ação do meio ambiente, mas ainda assim resta uma fração que não é anulada e que atua sobre todos os componentes da população. A esta porção denomina-se VARIAÇÃO AMBIENTE PERMANENTE (V_{Mp}).

A variação de produção dentro de indivíduos é consequência das diferentes influências do ambiente que ocorrem em época, por exemplo: alimentação, doenças etc. A este tipo de ação do meio denomina-se VARIAÇÃO AMBIENTE TEMPORÁRIA (V_{MT}). Desta forma a característica estudada terá intensidade de expressão variável em decorrência, apenas, das diferentes relações dos genes do animal com o meio ambiente.

Torna-se, portanto, necessário obter-se uma forma para medir o valor de cada tipo de influência que atua nas produções repetíveis, para que se possa estabelecer correlações entre elas, com a finalidade de se avaliarem as futuras capacidades de produções dos animais. Isto pode ser feito através da estimativa da repetibilidade que é calculada em termos da variância fenotípica. Assim, *a repetibilidade mede a correlação existente entre as mensurações repetíveis de uma mesma característica em um mesmo indivíduo.*

7. Herdabilidade

No tocante ao melhoramento genético, a herdabilidade de uma característica é uma de suas propriedades mais importantes. A herdabilidade é representada por h^2 e expressa a proporção da variância total que é atribuível aos efeitos médios dos genes, ou seja, à variância genética aditiva.

No estudo de características quantitativas, a principal função da herdabilidade é seu caráter preditivo, ou seja, ela expressa o grau de confiança do valor fenotípico como indicador do valor genético. Em outras palavras, a herdabilidade mede o grau de correspondência entre fenótipo e valor genético que é, em última instância, aquilo que influencia a próxima geração.

Pode, ainda, ser definida de acordo com a variância genética envolvida, sob dois pontos de vista, herdabilidade no sentido amplo e herdabilidade no sentido restrito. A primeira definição envolve uma razão entre variância genética total e variância total,

$$h^2 = \frac{\sigma g^2}{\sigma g^2 + \sigma e^2}$$

A segunda é representada pela razão entre a variância genética aditiva e a variância total,

$$h^2 = \frac{\sigma a^2}{\sigma g^2 + \sigma e^2}$$

onde:

$$\sigma g^2 = \sigma a^2 + \sigma d^2$$

sendo σa^2 e σd^2 as variâncias genética aditiva e de dominância, respectivamente.

8. Valor Genético

O termo valor genético refere-se ao mérito genético aditivo dos indivíduos, equivalendo à soma dos efeitos médios dos genes que eles possuem, conforme definido por LUSH (1931, 1935). Os valores genéticos são estimados através da utilização de todas as informações disponíveis a respeito desses candidatos. Essas podem ser: avaliações repetidas no mesmo indivíduo em diferentes estágios de desenvolvimento,

avaliações provenientes de seus parentes, avaliações de outros caracteres no indivíduo e em seus parentes (caracteres auxiliares no melhoramento do caráter de interesse).

A seleção combinada (índice de seleção ou índice combinado, segundo alguns autores), conforme definida por LUSH (1945), é um dos casos mais simples de estimação de valores genéticos, já que se baseia em um só caráter e em apenas duas fontes de informação: o próprio indivíduo e a família a que pertence.

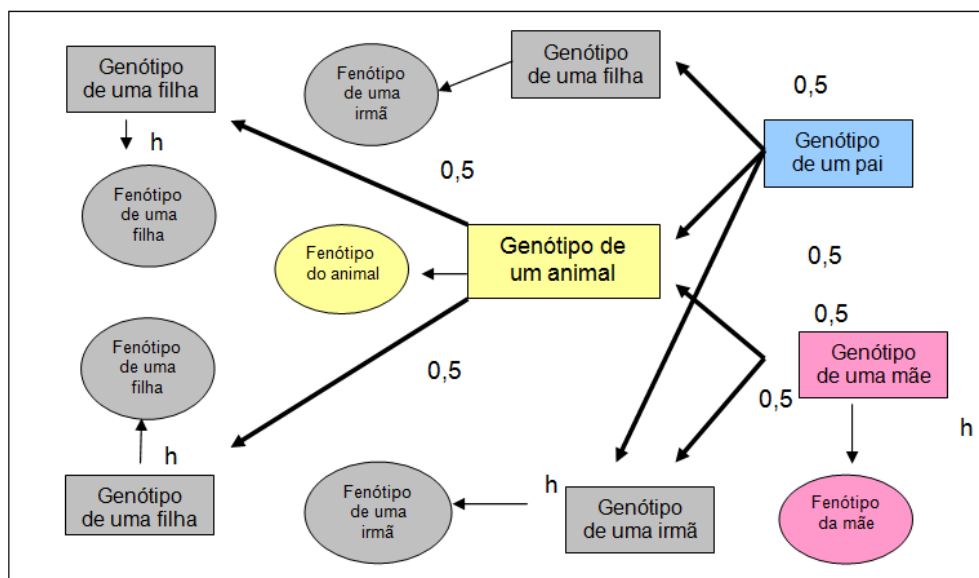


Figura 2 - Fontes de informação para estimar o valor genético de um animal.

9. Correlações e resposta correlacionada

9.1. Correlação genética e correlação ambiental

Quando dois ou mais caracteres são considerados simultaneamente nos indivíduos de uma população, seus valores fenotípicos podem estar correlacionados, de maneira positiva ou de maneira negativa. As causas dessas correlações fenotípicas podem ser genéticas ou ambientais. A principal causa genética da correlação fenotípica entre duas características é a ação pleiotrópica dos genes.

Pleiotropia é simplesmente a propriedade segundo a qual um determinado gene afeta duas ou mais características, de modo que, se ele estiver segregando, ele causa

variação nessas características. Por exemplo, genes que controlam a velocidade de ganho de peso aumentam também a estatura e o peso do indivíduo. Assim, eles tendem a causar uma correlação entre as características peso e estatura. Genes que controlam deposição de gordura, contudo, influenciam o peso sem afetar a estatura e, portanto, não causam correlação entre essas duas características.

Existem casos em que alguns genes afetam duas características na mesma direção, enquanto outros aumentam o valor de uma e diminuem o de outra. Os primeiros tendem a causar uma correlação positiva enquanto os últimos tendem a causar correlação negativa.

O ambiente é outra causa de correlação fenotípica na medida em que duas características podem ser influenciadas pelas mesmas diferenças de condições ambientais. Uma vez mais, existem fatores ambientais que causam correlações positivas, outros negativas, entre duas características.

A associação entre duas características que pode ser observada diretamente é a correlação entre os valores fenotípicos, chamada correlação fenotípica. Esta pode ser avaliada tomando-se mensurações de um determinado número de indivíduos na população.

Supondo-se, entretanto, que fosse possível conhecer não somente os valores fenotípicos dos indivíduos avaliados, mas também seus valores genotípicos e seus correspondentes desvios ambientais, para as duas características, poder-se-ia também computar as correlações entre os valores genotípicos bem como entre os desvios ambientais das duas características e assim separar as causas da correlação fenotípica.

Além disso, se os valores genotípicos pudessem ser desdobrados em seus componentes aditivo e não-aditivo (desvios causados pela dominância e pela epistasia), poder-se-ia também computar uma correlação entre os valores genéticos aditivos das duas características.

Em princípio, existem também correlações entre os desvios causados pela dominância e entre os desvios causados pelos vários tipos de ações epistáticas. Na prática, os problemas são trabalhados em termos de apenas duas correlações. Estas são a correlação genética, entendida como sendo a correlação entre valores genéticos aditivos, e a correlação ambiental, que não engloba somente a correlação causada por desvios ambientais, mas também as correlações devidas a desvios causados por ações genéticas não-aditivas. Assim, as correlações genética (r_A) e ambiental (r_E) correspondem à

decomposição da covariância fenotípica entre duas características em um componente genético-aditivo *versus* o resto.

A primeira tarefa consiste em demonstrar como a correlação genética e a ambiental se combinam para dar origem à observável correlação fenotípica. Os símbolos que serão usados para estudar a correlação genética são:

X e Y são os fenótipos das duas características sob consideração;

r_P é a correlação fenotípica entre X e Y;

r_A é a correlação genética entre X e Y (isto é, a correlação entre os valores genético-aditivos de X e de Y);

r_E é a correlação ambiental entre X e Y, incluindo efeitos genéticos não-aditivos;

cov é a covariância entre X e Y, com subscritos P, A e E, denotando covariância entre fenótipos, entre valores genético-aditivos e entre desvios ambientais;

σ^2 e σ são, respectivamente, a variância e o desvio padrão, com subscritos PX, AX, EX, PY, AY e EY, denotando variâncias fenotípicas, genético-aditivas e ambientais para as características X e Y;

h^2 é a herdabilidade, com subscritos X e Y, dependendo da característica;

$e^2 = 1 - h^2$.

Estatisticamente, uma correlação entre duas variáveis é sempre a razão entre a covariância pelo produto dos dois desvios padrão. Por exemplo, a correlação fenotípica entre X e Y é:

$$r_P = \frac{COV_{P_X P_Y}}{\sigma_{P_X} \sigma_{P_Y}}$$

assim, a covariância fenotípica pode ser escrita como:

$$COV(P_X, P_Y) = r_P(\sigma_{P_X} \sigma_{P_Y})$$

A covariância fenotípica é a soma das covariância genética e ambiental, isto é:

$$COV_P = COV_A + COV_E$$

Escrevendo-se as covariâncias genética e ambiental em termos das correlações e dos desvios padrão, tem-se:

$$r_P(\sigma_{PX}\sigma_{PY}) = r_A(\sigma_{AX}\sigma_{AY}) + r_E(\sigma_{EX}\sigma_{EY})$$

Lembrando que $\sigma_A = h\sigma_P$, e $\sigma_E = e\sigma_P$, e fazendo-se as pertinentes substituições tem-se:

$$r_P(\sigma_{PX}\sigma_{PY}) = r_A(h_X\sigma_{PX}h_Y\sigma_{PY}) + r_E(e_X\sigma_{PX}e_Y\sigma_{PY})$$

Dividindo ambos os lados da expressão por $\sigma_{PX}\sigma_{PY}$ tem-se:

$$r_P = r_A(h_Xh_Y) + r_E(e_Xe_Y)$$

Esta expressão mostra como as causas genéticas e ambientais se combinam para dar origem à correlação fenotípica observável entre duas características. Se essas características têm baixas herdabilidades, então a correlação fenotípica será determinada principalmente pela correlação ambiental. Se as características têm altas herdabilidades, então a correlação genética terá maior importância. A expressão deixa claro que nem a magnitude nem o sinal da correlação genética podem ser determinados somente a partir da correlação fenotípica.

9.2. Estimação da correlação genética

A estimação da correlação genética baseia-se na semelhança entre parentes, de maneira análoga à estimação da herdabilidade. Além de se computar os componentes de variância das duas características pela análise de variância, computa-se também a covariância entre as duas características por meio de uma análise de covariância, que tem a mesma forma da análise de variância. Para estimar a correlação, os componentes de variância também são necessários. Portanto, a correlação genética é obtida por:

$$r_A = \frac{COV_{XY}}{\sqrt{\text{var}_X \text{var}_Y}}$$

onde cov e var denotam covariância e variância respectivamente.

A relação entre pai e filho também pode ser usada para estimar a correlação genética. As covariâncias entre pai e filho para cada uma das características separadamente também são necessárias, e a correlação genética é dada por:

$$r_A = \frac{COV_{XY}}{\sqrt{COV_{XX} COV_{YY}}}$$

onde:

cov_{XY} é a covariância cruzada;

cov_{XX} é a covariância pai-filho para a característica X;

cov_{YY} é a covariância pai-filho para a característica Y.

10. Métodos de Melhoramento

Existem basicamente dois métodos para se orientar os acasalamentos visando a melhoria genética das populações: (1) aumentando a frequência dos genes reponsáveis pela expressão de genótipos desejáveis, e (2) re-arranjando os genes em combinações genotípicas desejáveis, sem alterar as frequências gênicas. Na maioria dos casos, o melhoramento genético animal resulta da combinação destes dois métodos.

As três forças capazes de mudar as frequências gênicas de uma população são: mutação, migração e seleção. A maneira como, cada uma destas forças, atua sobre as frequências gênicas não serão discutidas neste curso. Entretanto, serão apresentados a seguir os principais aspectos envolvidos na seleção visando o melhoramento de animais domésticos.

10.1. Seleção

Em rebanhos de animais domésticos estabilizados, as quantidades de gametas e de indivíduos produzidos excedem os números necessários para manter a população. Ao longo do ciclo de vida, muitos gametas e indivíduos são eliminados e, desse modo, não contribuem com material genético para as gerações futuras.

A determinação de quais gametas ou indivíduos sobreviverá e, dentre estes, quais serão os pais da próxima geração, constitui o processo mesmo da seleção. Onde a escolha é determinada pela adaptação das características do gameta ou do indivíduo para sobreviver no ambiente em que terão que viver, a seleção será dita natural. Onde a escolha é determinada pela ação do Homem, dando preferência a animais que apresentem características de seu interesse, a seleção é dita artificial.

O objetivo implícito da seleção artificial é mudar, num período compreendido por algumas gerações, as frequências gênicas na população, de tal modo que os genótipos produzidos tenham as características desejadas pelo criador. Qualquer programa de seleção artificial deve começar pela definição de seu objetivo, tarefa que nem sempre é fácil porque no início o tipo de animal desejado pode nem existir e porque a definição de um objetivo em termos quantitativos nem sempre é possível.

Tendo estabelecido o objetivo, o passo seguinte é determinar as características que serão mensuradas e registradas para cada indivíduo da população, as quais serão usadas como critério de seleção. Em muitos casos, as medidas registradas para os animais podem coincidir com os termos estabelecidos para o objetivo, mas em outros casos, as medidas usadas para fins de seleção representam uma avaliação indireta do objetivo da seleção. Assim, se o objetivo é selecionar animais mais pesados, os candidatos à seleção podem ser pesados com relativa facilidade e seus pesos podem ser usados como critério de seleção.

Entretanto, se o objetivo é selecionar um animal que produza mais tecido muscular, a medida a ser usada na seleção será uma medida indireta porque a composição da carcaça só será conhecida após o abate. Nesse caso, o peso do animal em combinação com alguma mensuração da camada de gordura sobre o músculo *Longissimus dorsi*, determinada *in vivo* por meio de ultra-sonografia, se constituem num critério indireto de seleção. Os princípios que devem nortear a escolha dos critérios de seleção podem ser assim resumidos:

1. ter estreita relação com o objetivo da seleção;
2. ser mensurado de maneira fácil, rápida e econômica;
3. permitir sua mensuração no animal jovem, preferencialmente antes da maturidade sexual e de preferência nos dois sexos.

10.1.1. Diferencial de seleção

A seleção artificial é a escolha de alguns indivíduos, dentre os muitos que estão disponíveis, para serem pais da próxima geração. Todos os candidatos devem ser avaliados para o critério de seleção e aqueles cujas medidas mais se aproximam dos objetivos da seleção são selecionados enquanto os remanescentes são descartados. A diferença entre o valor médio do critério de seleção dos indivíduos selecionados (P_s) e a média do rebanho, antes da seleção (P_u), é denominada diferencial de seleção e denotada por DS . Na suposição de que a característica sob seleção se distribui segundo a curva normal, pode-se calcular a relação entre a proporção selecionada e o diferencial de seleção dividindo-se o diferencial de seleção pelo desvio padrão da distribuição dos fenótipos. Esta relação, dada por

$$\frac{P_s - P_u}{\sigma_p} = \frac{DS}{\sigma_p}$$

Sendo DS calculado por:

$$DS = \mu_S - \mu_P$$

é denominada intensidade de seleção em unidades de desvio padrão e denotada pela letra i .

A intensidade de seleção, i , depende somente da proporção da população incluída no grupo selecionado e, desde que a distribuição dos valores fenotípicos seja normal, ela pode ser determinada a partir de tabelas das propriedades da distribuição normal. Se p denota a proporção selecionada, isto é, a proporção de indivíduos situados além do ponto de truncamento, e z a altura da ordenada nesse ponto, então, com base nas propriedades da curva normal, tem-se:

$$\frac{DS}{\sigma_p} = i = \frac{z}{p}$$

Portanto, dada somente a proporção selecionada, p , pode-se dizer de quantas unidades de desvio padrão o grupo selecionado excede a média da população, ou seja, pode-se dizer qual a intensidade de seleção i .

Também podemos calcular a resposta à seleção através de:

$$RS = \mu_f - \mu_P$$

ou,

$$RS = h^2 \cdot DS$$

Deve-se observar que as equações da resposta à seleção fornecem o ganho genético por geração. Entretanto, o intervalo de gerações, t (a idade média dos pais quando nascem os filhos que serão os pais da próxima geração) varia consideravelmente entre espécies e entre diferentes programas de seleção. Ao melhorista, interessa mais o ganho genético por unidade de tempo, de modo que uma fórmula mais adequada para aferir o ganho genético é:

$$\Delta G \text{ por ano} = \frac{i \sigma_p h^2}{t}$$

Em todas as importantes espécies de animais domésticos, devido à diferença de taxa reprodutiva entre os sexos, a intensidade de seleção aplicada aos machos é maior do que a que é possível aplicar nas fêmeas.

Por exemplo, através da inseminação artificial, é possível acasalar um touro com mais de 30 000 vacas por ano. Assim sendo, uma pequena fração de todos os machos nascidos, talvez 1/10 000, deva ser selecionada para reproduzir a população. Por outro lado, entre a metade e dois terços das fêmeas nascidas têm que ser mantidos para manter a população. Além disso, o intervalo de geração pode ser diferente entre machos e fêmeas dependendo do programa de seleção. Para levar em conta essas diferenças, a equação de predição do ganho genético torna-se:

$$\Delta G \text{ por ano} = \left(\frac{i_m}{t_m} + \frac{i_f}{t_f} \right) \sigma_p h^2$$

em que i_m e i_f referem-se às intensidades de seleção dos machos e das fêmeas, respectivamente, e t_m e t_f aos intervalos de geração dos machos e das fêmeas respectivamente.

10.2. Cruzamentos

Outra alternativa de melhoramento genético é a utilização de cruzamentos entre raças visando a exploração das diferenças raciais bem como dos fenômenos da heterose e da complementaridade. Através dos cruzamentos é possível chegar-se a uma compatibilização entre o genótipo do animal para peso e tamanho e as demandas da fase do processo produtivo onde o mesmo vai ser utilizado (GREGORY, 1961; CARTWRIGHT, 1970). Além disso, a resposta resultante da adoção de cruzamentos se faz notar muito mais rapidamente do que aquela da seleção.

O cruzamento nada mais é do que um exemplo extremo de acasalamentos exogâmicos onde são acasalados indivíduos de diferentes raças ou linhagens. Na bovinocultura, a prática do cruzamento tem sido utilizada com três diferentes finalidades:

1. Substituição de germoplasma;
2. Implementação de esquemas sistemáticos de cruzamentos; e,
3. Formação de raças sintéticas.

A substituição de germoplasma é mais comumente conhecida pelo nome de absorção (**cruzamento absorvente**). Consiste em se cruzar inicialmente touros de uma raça exótica que se pretende introduzir numa determinada região com vacas da raça ou população local que se pretende absorver. O processo tem continuidade pelo acasalamento de touros da mesma raça exótica com as fêmeas das sucessivas gerações mestiças ("meio-sangue", 3/4, 7/8, 15/16 etc.) que vão surgindo ao longo do tempo.

Composição Genética						
Geração	Pai	Mãe	Progênie		Heterozigose	
	A	A	B	A	B	(%)
1	100	-	100	50	50	100
2	100	50	50	75	25	50
3	100	75	25	87	13	25
4	100	87	13	94	6	13
5	100	94	6	97	3	6
6	100	97	3	98	2	3
7	100	98	2	99	1	2

Trata-se de uma estratégia de melhoramento animal indicada quando as diferenças entre os méritos genéticos das raças envolvidas, para o conjunto das características de interesse, são grandes e a raça exótica não apresenta problemas quanto à adaptação às condições ambientais da região onde a mesma será introduzida.

Um exemplo bem sucedido de substituição de germoplasma é a absorção das populações de gado leiteiro pela raça Holandesa (McALLISTER, 1986), processo que está em marcha em vários países do mundo, inclusive no Brasil. Por outro lado, as várias tentativas de absorção da raça Caracú por raças européias (Charolês, Hereford e outras) no extremo sul do Estado do Paraná, mais especificamente em Palmas, não lograram sucesso (MARIANTE, 1993), tanto que o Caracú sobreviveu como raça nativa e hoje, após ser considerada raça extinta, encontra-se em grande expansão, tendo como principal mercado os estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás, onde é usado como raça de touro em cruzamentos com vacas zebuínas.

A **formação de raças sintéticas** é um processo bastante complexo, tanto em seus aspectos teóricos como no tocante ao tempo e ao volume de recursos demandados. Resume-se em fazer cruzamentos iniciais entre as raças envolvidas até atingir-se um determinado "grau de sangue" ou composição racial para posteriormente dar-se continuidade ao trabalho através do inter-acasalamento dos mestiços que possuem esse "grau de sangue" desejado. Recomenda-se a formação de raças sintéticas quando não há perda de vigor híbrido nas gerações avançadas de cruzamentos ou quando se pretende unir características desejáveis de duas ou mais raças numa só população.

Pelas dificuldades inerentes a esta estratégia de melhoramento, a formação de novas raças é trabalho geralmente circunscrito ao âmbito de instituições oficiais ou de

grandes empresas agropecuárias. São exemplos de raças sintéticas formadas no Brasil o Canchim (5/8 Charolês x 3/8 Zebu), o Ibagé (5/8 Aberdeen Angus x 3/8 Nelore) e o Pitangueiras (5/8 Red Poll x 3/8 Guzerá) e o Girolando (5/8 Holandês x 3/8 Gir ou 5/8 Gir x 3/8 Holandês).

Na prática, o termo heterose, cuja base genética foi detalhada acima, define o montante pelo qual a média dos F1's ("meio-sangues") excede a média das raças paternas para características específicas como fertilidade, viabilidade, velocidade de crescimento, longevidade etc. Geralmente a resposta heterótica é mais acentuada para características de baixa herdabilidade, ou seja, que não respondem prontamente à seleção, como aquelas determinantes do desempenho reprodutivo, e menos acentuada para características de alta herdabilidade, ou seja, que respondem prontamente à seleção, como ganho de peso em confinamento e rendimento de carcaça. A heterose é também mais marcante quando o cruzamento envolve raças geneticamente distantes, como Red Angus e Nelore e menos marcante quando envolve raças geneticamente mais próximas como Hereford e Aberdeen Angus.

A heterose resulta do aumento da heterozigose em animais oriundos do cruzamento entre raças geneticamente divergentes. Quando as mães usadas no cruzamento são elas mesmas animais cruzados, pode-se, da mesma maneira, definir que há também heterose para o efeito materno. Segundo NITTER (1978), dependendo do animal onde é explorada, a heterose pode ser classificada em três tipos a saber:

1. *Heterose individual ou direta*, que vem a ser qualquer superioridade no desempenho de um indivíduo em relação à média de seus pais, que não possa ser atribuída a efeitos maternos, paternos ou ligados ao sexo.

2. *Heterose materna*, a qual se refere ao melhor desempenho de um animal atribuível ao fato de sua mãe ser cruzada ao invés de pura.

3. *Heterose paterna*, que diz respeito a qualquer vantagem no desempenho da progênie resultante do uso de touros mestiços em substituição a touros puros.

As várias teorias formuladas para explicar as bases genéticas da heterose foram resumidas por SHERIDAN (1981) da seguinte maneira:

1. *Teoria da dominância*, a qual postula que as raças ou linhagens puras usadas no cruzamento são homozigotas dominantes, para genes favoráveis, em diferentes posições

cromossômicas (loci). Como consequência, os F1's ("meio-sangue"), por serem heterozigotos, possuem genes favoráveis num maior número de posições cromossômicas que qualquer das raças ou linhagens paternas.

2. *Teoria da sobredominância*, que postula a superioridade do heterozigoto sobre qualquer dos homozigotos.

3. *Teoria epistática*, que defende ser a heterose um fenômeno resultante de interações não-alélicas, ou seja, interações entre genes situados em diferentes posições cromossômicas.

Esquemas sistemáticos de cruzamentos

Fundamentalmente existem apenas dois tipos básicos de esquemas sistemáticos de cruzamentos a saber:

1. Esquemas específicos ou terminais; e,
2. Esquemas rotacionais.

Estes esquemas diferem entre si quanto às expectativas teóricas em termos de exploração da heterose bem como quanto ao aproveitamento da complementaridade. Diferem também quanto certos aspectos operacionais como produção das fêmeas de reposição, percentagem máxima de mestiços no rebanho, necessidade de identificação dos animais, número de divisões de pastos necessárias e tamanho mínimo do rebanho. Estes dois últimos aspectos têm maior importância quando o método de reprodução é baseado na monta livre a campo.

O cruzamento específico entre duas raças, sendo uma paterna (A) e outra materna (B) (Figura 1), tem como principal característica o fato de que tanto os produtos machos como as fêmeas são destinados ao abate (**Cruzamento Terminal ou Industrial**).

O esquema permite o aproveitamento da heterose individual e da complementaridade em sua plenitude, pois a lógica indica que a raça do touro seria forte em características desejáveis na fase de terminação (ganho de peso e mérito da carcaça) enquanto a raça da vaca deveria ser escolhida com base em características importantes para a fase de cria (fertilidade, habilidade materna, produção de leite e tamanho adulto).

Composição Genética (%)				
Pai	Mãe	Progênie		Heterozigose
A	B	A	B	(%)
100	100	50	50	100

Tabela 1 - Esquema de cruzamentos específicos entre duas raças

O esquema específico envolvendo três raças (Figura 2) requer inicialmente o acasalamento entre duas das raças envolvidas (B e C) para produzir fêmeas "meio-sangue" que serão acasaladas com touros da terceira raça (A) (**Cruzamento Rotacionado**). Pelo menos uma das raças iniciais deve ser forte em características maternas ao passo que a terceira raça deve ser forte em características paternas. A principal característica do esquema reside no fato de que os tri-mestiços, tanto machos como fêmeas, são enviados ao abate. O esquema permite a exploração das heteroses individual e materna bem como da complementaridade.

Composição Genética							
Geração	Pai		Mãe		Progênie		Heterozigose (%)
	A	B	A	B	A	B	
1	100	-	-	100	50	50	100
2	-	100	50	50	25	75	50
3	100	-	25	75	63	37	75
4	-	100	63	37	31	69	63
5	100	-	31	69	66	34	69
6	-	100	66	34	33	67	66
7	100	-	33	67	67	33	67
8	-	100	67	33	33	67	67

Figura 2 - Esquema de cruzamentos específicos com duas raças

Os machos desse cruzamento seriam enviados ao abate enquanto as fêmeas seriam retidas para reposição no rebanho de cria. Quando essas fêmeas entrassem em reprodução, seriam inseminadas com sêmen de touros de raças pesadas (Charolês, Limousin,

Marchigiana ou Simental) para produzir bezerros “tri-cross” que seriam todos enviados ao abate.

11. Endogamia: Bases genéticas da depressão endogâmica

Endogamia pode ser entendida como um sistema de acasalamento onde indivíduos mais aparentados entre si do que a média da população são utilizados como pais da próxima geração. Sua principal consequência é a obtenção de maior nível de homozigose.

Esse fenômeno pode ocorrer por diversas razões, dentre as quais podem ser citadas as tentativas de criadores em obter animais que imprimam suas características raciais a seus filhos com grande intensidade (“imprinting” ou prepotência) ou então, o fato de em populações pequenas as opções para acasalamento serem reduzidas fazendo com que os pecuaristas acabem acasalando animais aparentados para a produção das próximas gerações.

A endogamia tem como principal efeito genético o aumento da homozigose e a produção de organismos mais uniformes, com diminuição da variação genética da habilidade de transmissão dos genes dos reprodutores (Queiroz et al., 1993). No entanto, a endogamia pode levar a sérios problemas reprodutivos e produtivos, levando ao que Dickerson denominou de “depressão pela endogamia” (Dickerson, 1963, 1972).

Com a intensificação do uso de métodos de avaliação mais precisos e a utilização de informações de parentes para a identificação de animais geneticamente superiores e cálculo das DEPs, as chances de membros de uma mesma família serem selecionados, e estes serem destaques de sumários é grande. Consequentemente, com a maior comercialização de sêmen destes animais, onde está contido seu material genético, aumentará rapidamente o fluxo de seus genes na população, entre diversas propriedades, aumentando a chance de animais das gerações futuras descenderem de um grupo de touros de maior parentesco entre si.

A utilização de biotecnologias reprodutivas como a inseminação artificial (I.A), a transferência de embrião (T.E.) e a fertilização in vitro (F.I.V.), também vem levando a maior endogamia por permitir um número muito maior de descendentes por touro (I.A), e por vaca, no caso da TE e do FIV. Porém vale ressaltar que por mais produtiva que seja

uma fêmea, a influência desta não se compara ao impacto proporcionado por um grande reprodutor utilizado em IA.

Faria et al. (2001) publicaram resultados alarmantes que apontam para um tamanho efetivo da população da raça Nelore, a qual apresenta variabilidade genética equivalente a uma população de 68 animais não aparentados. Também constatou que no período de 1994 a 1998 apenas 10 touros foram pais de 19,3% dos animais nascidos no Brasil.

Sabemos que cada animal recebe 50% de seus genes do pai e os outros 50% dos genes de sua mãe. Quanto mais aparentados os indivíduos forem, maiores serão as chances de a progênie possuir dois genes presentes em um determinado loco, idênticos por descendência. Abaixo podemos verificar alguns exemplos de acasalamentos endogâmicos e seus respectivos coeficientes de endogamia (grau de endogamia do indivíduo [F]):

- Pai X Filha = 25%
- Irmãos próprios = 25%
- Meio irmãos = 12,5%
- Touro X Neta = 12,5%
- Filho de um touro X Neta do mesmo touro = 6,25%
- Neto de um touro X Neta do mesmo touro = 3,13%

Normalmente a endogamia é praticada por criadores de raças puras (animais registrados) para assegurarem a uniformidade racial e fixação de características peculiares a certas linhagens de touros famosos. Entretanto a endogamia também pode ser utilizada para detecção de genes recessivos deletérios, que podem estar “camuflados” em heterozigose, descartando os indivíduos portadores durante a seleção, como também pode ser praticada para explorar os efeitos dos genes não aditivos.

Cardoso et al. (2002) encontraram evidências de existência de efeitos de heterose e epistasia na raça Nelore, e sugeriram a utilização de acasalamento dirigido não apenas para evitar perdas por depressão endogâmica, mas também para explorar os efeitos genéticos não aditivos.

É também utilizada para o aumento da prepotência, pois através da homozigose podemos identificar os touros que tem a capacidade de gerar descendentes mais semelhantes entre si. Quanto maior a homozigose, menor é a diversidade de gametas produzidos pelo animal e assim, a progênie tende a ser mais uniforme, mais parecida com o pai. Esse aumento na prepotência ocorre mais facilmente em características qualitativas,

que geralmente são determinadas por poucos pares de genes, como a cor da pelagem, formato da cabeça, ausência de chifres, etc, e mais dificilmente para características quantitativas ou produtivas que são determinadas por muitos pares de genes.

A endogamia, também conhecida como consangüinidade tem como principais efeitos:

- Diminuição da variação dos genes ocasionando na produção de animais mais uniformes, “parecidos”, impedindo que o ganho genético que poderia ser obtido seja alcançado;
- Aumento da homozigose e em consequência a diminuição da heterozigose, que tem uma relação direta com a heterose, onde se consegue o aumento da produtividade tanto entre raças como linhagens de uma mesma raça;
- Outra consequência do aumento da homozigose é a **depressão endogâmica** (Dickerson, 1963), levando a sérios problemas produtivos e reprodutivos. Em bovinos de corte, perdas por depressão endogâmica para características produtivas e reprodutivas foram observadas por Smith et al. (1989), Burrow (1993 e 1998), Schenkel et al. (2002), citados por Cavalheiro (2004). “Baseando-se na literatura, pode-se dizer, grosseiramente, que a cada 10% no coeficiente de endogamia, há depressão de 2 a 7% nas características de vigor, produtivas e reprodutivas”, Koury Filho (2002).
- Anomalias genéticas como agnatia, catarata congênita, hipoplasia do ovário ou testículo, hérnia umbilical e outras anomalias também podem ocorrer devido a homozigose recessiva, ligadas somente a um par de genes.

A endogamia pode ser controlada durante a avaliação genética, no momento da seleção dos animais, na definição e na seleção dos acasalamentos. Em qualquer uma dessas estratégias, a idéia básica é controlar a endogamia sem reduzir o ganho genético, numa visão a curto/longo prazo (Cavalheiro, 2004).

12. Literatura Consultada

BOURDON, R. M. **Understanding animal breeding**. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2000. 538p.

CAVALHEIRO, R. Endogamia: possíveis consequências e formas de controle em programas de melhoramento de bovinos de corte. **Anais...** II Gempec – Workshop em Genética e Melhoramento na Pecuária de Corte, 2004.

DICKERSON, G.E. Experimental evaluation of selection theory in poultry. **Anais...** In: Genetics today, Int. Congress of Genetics, 11. 9/1963.

FALCONER, D. S. **Introdução à Genética Quantitativa**. Trad. Martinho de Almeida e Silva e José Carlos Silva. Viçosa, Impr. Univ., 1987. 279p.

FARIA, F.J.C. et al. Intervalo de gerações e tamanho efetivo da população na raça Nelore. **Anais** da 38ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2001.

GIANNONI, M.A. e GIANNONNI, M.L. **Genética e Melhoramento de Rebanhos nos Trópicos**. São Paulo, Nobel, 1983.

HENDERSON, C.R. **Applications of linear models in animal breeding**. Guelph, University of Guelph, 1984. 462 p.

KOURY FILHO, W. **Mitos e realidade sobre consanguinidade ou endogamia**. Revista ABCZ, ano 2, n10, 2002.

LASLEY, J.F. **Genética do Melhoramento Animal**. Lisboa. Fundação Calouste Gulbenkian, 1963.413 p. (Tradução: CORREIA, J. A.).

MARTINS, E.N.; LOPES, P.S.; SILVA, M.A.; RAGGI, A.J. **Modelo linear misto**. Viçosa, MG: UFV, 1993, 46 p.

MRODE, R.A. **Linear models for the prediction of animal breeding values**. Wallingford: CAB International, 2000. 187p.

RAMALHO, M. A. P., SANTOS, J. B., PINTO, C. A. B. P. **Genética na agropecuária**. Lavras: UFLA, 2000, 472 p.

REIS, J.C.; LÔBO, R.B. **Interações genótipo-ambiente nos animais domésticos**. Ribeirão Preto: JCR/RBL, 1991. 194p.

VALENTE, J.; DURÃES, M.C.; MARTINEZ, M.L.; TEIXEIRA, N.M. **Melhoramento Genético de Bovinos de Leite**. Juiz de Fora: Embrapa Gado de Leite, 2001. 256 p.