

MARCELO JANGARELLI

**ESTRATÉGIAS DE SELEÇÃO, AMOSTRAGEM E
MAPEAMENTO GENÉTICO NA
SELEÇÃO GENÔMICA**

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

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

MARCELO JANGARELLI

**ESTRATÉGIAS DE SELEÇÃO, AMOSTRAGEM E
MAPEAMENTO GENÉTICO NA
SELEÇÃO GENÔMICA**

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

APROVADA: 11 de setembro de 2009.

Prof. Antonio Policarpo Souza Carneiro
(Co-orientador)

Prof. Paulo Roberto Cecon
(Co-orientador)

Prof. Cosme Damião Cruz

Prof. Gustavo Henrique de Souza

Prof. Ricardo Frederico Euclides
(Orientador)

Aos meus pais Antonio Jangarelli e Dinair Miranda da Silva Jangarelli

A minha irmã Márcia Rejane Jangarelli

Dedico

*Mais uma vitória a ser celebrada... mais um sonho eternizado...
Quando os nossos sonhos se acabam... fica um vazio imenso...
Uma vontade de parar... de desistir de tudo...
Não conseguimos progredir...falta vontade...falta motivação...*

*Porque será que muitas coisas em que acreditamos chegam ao fim?
Acreditamos na felicidade eterna, e muitas vezes...
Ela não passa de um pequeno instante...
Tempo suficiente para deixar uma saudade infinita...*

Até que um dia...

*Um novo sonho começa a dar o ar de sua graça...
Para dar sentido em nossas vidas...
Apesar do enorme medo que assombra... medo de sofrer de novo...
Mas mesmo assim, um lindo sonho vem chegando...*

*Trazendo na mala, tudo de novo... novidades que fascinam...
Que mexem com as emoções adormecidas...esquecidas...perdidas...
Trazendo de volta a emoção...
A emoção de viver, de amar, de recomeçar...*

*Recomeçar é dar uma nova chance a si mesmo...
É renovar a esperança na vida...
E o mais importante...
Acreditar de novo em você!!!*

*E se os seus sonhos estiverem nas nuvens...
Não se preocupe...
Ele esta no lugar certo...
Construa os alicerces e suba!!!*

Que a luz do arquiteto do universo ilumine a todos nós!!!

AGRADECIMENTOS

A Deus, pois há momentos em que não sabemos como pedir, então o próprio Espírito Santo intercede, porque tudo ocorre para o bem daqueles que amam a Deus.

À Universidade Federal de Viçosa, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela oportunidade de realização do curso.

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

Ao professor Ricardo Frederico Euclides (Bajá), pela orientação, confiança, amizade, apoio, conselhos, credibilidade e músicas.

Aos professores Paulo Roberto Cecon e Antonio Policarpo Souza Carneiro, pelas co-orientações, amizade, confiança e sugestões.

Ao professor Cosme Damião Cruz, pela dedicação e exemplo profissional e pessoal.

Aos professores Fabyano Fonseca e Silva, Robledo de Almeida Torres e Gustavo Henrique de Souza, pelas contribuições ao longo do curso.

Aos professores do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Espírito Santo pela amizade e incentivo.

A todos que, direta ou indiretamente, corroboraram para a realização desse trabalho e para a conquista desta vitória, bem como pelo convívio nesta importante etapa de minha vida.

Obrigado a todos!

BIOGRAFIA

MARCELO JANGARELLI, filho de Antonio Jangarelli e Dinair Miranda da Silva Jangarelli, nasceu em 24 de fevereiro de 1979 em Colatina, Espírito Santo, Brasil.

Cursou o primeiro e segundo grau no colégio Afrânio Peixoto em Linhares, ES.

Em Dezembro de 2001, ingressou no curso de Zootecnia da Universidade Federal do Espírito Santo, em Alegre, ES, diplomando-se em fevereiro de 2006.

Em fevereiro de 2006, iniciou o curso de Mestrado em Genética e Melhoramento na Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, MG, defendendo a dissertação no dia 06 de março de 2007.

Em março de 2007 iniciou o curso de Doutorado em Genética e Melhoramento na Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, MG, defendendo a tese no dia 11 de setembro de 2009.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	4
2.1. Genética molecular no melhoramento genético animal	4
2.2. Marcadores moleculares	5
2.3. Mapeamento de QTL (<i>Quantitative Trait Loci</i>)	7
2.4. QTL: Fatores que afetam sua ligação com os marcadores moleculares	9
2.5. Seleção assistida por marcadores (<i>Marker Assisted Selection</i>–MAS) ..	11
2.6. Genotipagem seletiva	12
2.7. Análise de agrupamento	14
2.7.1. Medidas de similaridade e dissimilaridade	15
2.7.2. Métodos de agrupamento	16
2.8. Simulação	17
2.8.1. Programa Genesys	18
CAPÍTULO I: Acasalamento seletivo utilizando a distribuição dos extremos e demais estratégias de amostragem no incremento fenotípico	19
1. INTRODUÇÃO	20
2. MATERIAL E MÉTODOS	22
2.1. Simulação dos genomas e das populações	22
2.2. Estratégias de seleção	23

2.3. Parâmetros avaliados.....	25
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	26
3.1. Característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$).....	26
3.2. Característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$).....	29
3.3. Característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$).....	33
4. CONCLUSÕES.....	36
CAPÍTULO II: Tamanho de família ideal sob acasalamento seletivo na seleção assistida por marcadores moleculares.....	37
1. INTRODUÇÃO.....	38
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	40
2.1. Simulação dos genomas e das populações.....	40
2.2. Estratégias de seleção.....	41
2.3. Parâmetros avaliados.....	42
2.4. Análises estatísticas.....	43
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	45
3.1. Característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$).....	45
3.2. Característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$).....	49
3.3. Característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$).....	52
4. CONCLUSÕES.....	56
CAPÍTULO III: Análise de agrupamento de diferentes níveis de saturação por marcadores no mapeamento genético.....	57
1. INTRODUÇÃO.....	58
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	60
2.1. Simulação dos genomas e das populações.....	60
2.2. Estratégias de seleção.....	61
2.3. Parâmetros avaliados.....	62
2.4. Análises estatísticas.....	62
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	64
3.1. Característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$).....	64
3.2. Característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$).....	69
3.3. Característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$).....	73
4. CONCLUSÕES.....	78
CONCLUSÕES GERAIS.....	79
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	80

RESUMO

JANGARELLI, Marcelo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 2009.
Estratégias de seleção, amostragem e mapeamento genético na seleção genômica. Orientador: Ricardo Frederico Euclides. Co-Orientadores: Antonio Policarpo Souza Carneiro e Paulo Roberto Cecon.

A simulação tem contribuído para o avanço da genômica nas diversas áreas do melhoramento genético. A possibilidade de serem simulados diferentes cenários, de acordo com pressuposições genéticas e estatísticas de interesse, otimiza a utilização de recursos para análise de mapeamento genético e estudos de QTL. Neste trabalho foram simuladas diferentes estratégias de seleção, amostragem e mapeamento com o objetivo de estimar e comparar o desempenho fenotípico na seleção assistida por marcadores (MAS). Por meio do programa de simulação genética Genesys foram simulados três genomas, cada qual constituído de uma única característica quantitativa, cuja distinção estava apenas no valor da herdabilidade do caráter: 0,10; 0,40 e 0,70. A partir de cada estrutura genômica simulada foi construída uma população base composta de 500 machos e 500 fêmeas (1.000 indivíduos), não aparentados entre si. Com os 1.000 descendentes escolhidos aleatoriamente em cada população base, obtidos do cruzamento de 100 machos e 100 fêmeas (1 fêmea/macho), produzindo 10 filhos/fêmea/macho (1.000 indivíduos), formaram-se as populações iniciais. Cada população inicial foi submetida à MAS por 20 gerações consecutivas. A seleção foi conduzida com a finalidade de incrementar o valor fenotípico. No capítulo 1 foram avaliadas estratégias de acasalamento entre os genitores selecionados, em diferentes tamanhos de família, através do acasalamento

seletivo entre os melhores e os piores, acasalamento apenas entre os melhores e/ou entre os piores e acasalamento aleatório. Em todos os cenários de herdabilidade e de seleção, o acasalamento seletivo seguindo o princípio da genotipagem seletiva, cuja metodologia utiliza indivíduos posicionados nos extremos opostos da distribuição normal de um parâmetro avaliado, foi superior aos demais. Ele foi mais eficaz no incremento fenotípico e na minimização das médias endogâmicas e, conseqüentemente, na detecção de QTL, ao longo das gerações. Ao utilizar a estratégia seletiva de acasalamento, menor tamanho de família é requerido para otimizar o ganho fenotípico à medida que o valor da herdabilidade da característica aumenta. No capítulo 2 este acasalamento seletivo foi utilizado para avaliar sua capacidade em reduzir o número de indivíduos requeridos para otimizar os desempenhos fenotípicos resultantes da MAS. Cada população inicial, composta de 1.000 indivíduos, foi submetida a dez seleções assistida por marcadores, em que a diferença estava no tamanho de família admitido ao longo dos processos de seleção. Procedeu-se análise de agrupamento com os valores fenotípicos resultantes dos processos seletivos, cuja finalidade foi obter estruturas de classificação entre os tamanhos de família visando maximizar o incremento fenotípico. A estratégia seletiva de acasalamento mostrou-se eficiente na tentativa de minimizar o número de indivíduos necessários em uma população de mapeamento, para determinado progresso fenotípico. À medida que a magnitude da herdabilidade se eleva menores tamanhos de família são exigidos para manter similaridades nos ganhos fenotípicos com as maiores famílias. O emprego de amostras com tamanhos de família superiores a 30; 25 e 20 descendentes, para as herdabilidades 0,10; 0,40 e 0,70, respectivamente, torna-se desnecessário, conforme as inferências equivalentes indicadas pelo método de otimização proposto por Tocher, oriundas do Sistema de Análises Estatísticas - SAEG. No terceiro capítulo manteve-se a estratégia de acasalamento seletivo, aferindo o mapeamento genético em distintos níveis de saturação por marcadores moleculares. A diferença em relação aos capítulos anteriores estava nas populações iniciais, compostas de 500 indivíduos, escolhidos aleatoriamente em cada população base, obtidos do cruzamento de 50 machos e 50 fêmeas (1 fêmea/macho), produzindo 10 filhos/fêmea/macho (500 indivíduos). Cada população inicial foi submetida a 15 seleções assistida por marcadores, diferenciando-se na quantidade de marcadores admitida no mapeamento genético. Novamente, aplicou-se análise de agrupamento com os valores fenotípicos

resultantes dos processos de seleção, com o propósito de obter estruturas de classificação entre os níveis de saturação, visando beneficiar o incremento fenotípico. O refinamento empregando de média a alta saturação por marcadores assinalou eficiência nos progressos fenotípicos obtidos com a MAS. Menores quantidades de marcadores são requeridas para manter determinado progresso fenotípico à medida que se eleva a magnitude da herdabilidade. A análise de agrupamento indicou otimização e correspondência nas respostas fenotípicas ao admitir as densidades de: i) 4 e 6 cM; ii) 4, 6, 8 e 10 cM; e iii) 6 e 8 cM, para herdabilidades 0,10; 0,40 e 0,70, respectivamente.

ABSTRACT

JANGARELLI, Marcelo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, September, 2009.
Strategies of selection, sampling and genetic mapping in genomic selection.
Adviser: Ricardo Frederico Euclides. Co-Advisers: Antonio Policarpo Souza Carneiro and Paulo Roberto Cecon.

The simulation has contributed to the advancement of genomics in different areas of genetic improvement. The possibility of simulation of different scenarios, according to genetic assumptions and statistics of interest, optimizes the use of resources for analysis of genetic mapping and QTL studies. Different strategies of selection, sampling and mapping were simulated in this study, in order to estimate and compare the phenotypic performance in marker-assisted selection (MAS). Through the genetic simulation program Genesys three genomes were simulated, each one consisting of a single quantitative characteristic, whose only distinction was the value of the heritability of the character: 0,10; 0,40 and 0,70. A base population composed by 500 males and 500 females (1.000 individuals), unrelated to each other, was built from each simulated genomic structure. The initial populations were formed by the 1.000 descendents randomly selected in each base population, obtained from the crossing of 100 males and 100 females (1 female/male), producing 10 children/female/male (1.000 individuals). Each initial population was submitted to MAS by 20 consecutive generations. The selection was conducted with the purpose of increasing the phenotypic value. In Chapter 1, mating strategies between the parents selected were evaluated, in different sizes of family, through selective mating among the best and the worst, breeding only among the best and / or between the

worst and random mating. In all scenarios of heritability and selection, selective breeding following the principle of selective genotyping, whose methodology uses individuals positioned at opposite extremes of the normal distribution of an evaluated parameter, was superior to the others. It was more effective in the phenotypic increment and minimization of endogamy averages and, consequently, in the detection of QTL over generations. By using the strategy of selective mating, smaller family size is required to optimize the phenotypic gain as the value of the heritability of the trait increases. In Chapter 2, this selective breeding was used to assess its ability to reduce the number of individuals required to optimize the phenotypic performance resulting from MAS. Each initial population, composed by 1.000 individuals, was subjected to 10 marker-assisted selections, in which the difference was in family size assumed over the selection process. Cluster analysis was realized with the phenotypic values resulting from selective processes, whose purpose was to obtain structures of classification among the family sizes to maximize the phenotypic growth. The selective breeding strategy was efficient in order to minimize the number of individuals needed in a mapping population for a particular phenotypic progress. As the magnitude of heritability rises, smaller family sizes are required to maintain the similarities in the phenotypic gains with the largest families. The use of samples with family sizes up to 30, 25 and 20 descendents, for the heritability 0,10; 0,40 and 0,70, respectively, is not necessary, according to the equivalent inferences indicated by the optimization method proposed by Tocher, originated from the Statistical Analysis System - SAEG. In the third chapter, the selective mating strategy was kept, assessing the genetic mapping in different levels of saturation by molecular markers. The difference from the previous chapters was in the initial populations, composed by 500 individuals randomly selected in each base population, obtained by crossing 50 males and 50 females (1 female/male), producing 10 children/female/male (500 individuals). Each initial population was subjected to 15 marker-assisted selections, differing each other in the number of markers used in the genetic mapping. One more time, cluster analysis with phenotypic values resulting from the processes of selection was applied, in order to obtain structures of classification among the saturation levels, to benefit the phenotypic growth. The refinement using medium to high saturation by markers pointed efficiency in the phenotypic progress achieved with MAS. Lesser amounts of markers are required to maintain certain phenotypic progress as it increases the

magnitude of heritability. Cluster analysis indicated optimization and correspondence in phenotypic answers when assuming the densities: i) 4 and 6 cM, ii) 4, 6, 8 and 10 cM, and iii) 6 and 8 cM, for heritabilities 0,10; 0,40 and 0,70, respectively.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A evolução e o desenvolvimento das espécies vegetais e animais foram iniciados com base na expressão de suas características (fenótipos) (Fisher, 1941; Tanksley, 1993). A maioria das características agronômicas e zootécnicas de interesse econômico apresenta natureza quantitativa, em que os valores são obtidos por mensuração, resultando em distribuição contínua dos dados. Elas são controladas por vários genes, os quais podem apresentar pequeno efeito sobre a característica, cuja expressão pode receber considerável participação do ambiente. Lande (1981) sugeriu que esses genes poderiam explicar uma proporção considerável da variação genética das características quantitativas, sendo designados QTL (*Quantitative Trait Loci*) ou locos controladores de características quantitativas.

Com o desenvolvimento da biotecnologia, tornou-se possível identificar grande número de marcadores genéticos, utilizados para genotipar indivíduos detentores das características de interesse. Esses marcadores demonstram grande potencial na localização de regiões genômicas que controlam as características quantitativas (QTL). Eles são utilizados como ferramentas para elucidar a arquitetura genética dos caracteres complexos em plantas e animais, via a construção de mapas genéticos e o mapeamento de QTL. Sua implementação em programas de melhoramento dá-se por meio da seleção assistida por marcadores (*Marker Assisted Selection – MAS*) (Lee & van der Werf, 2004).

Assim, a genética molecular tem sido utilizada como complemento em programas de melhoramento, através da MAS, otimizando características de interesse econômico, sem prejudicar os ganhos já obtidos pelos métodos tradicionais. O

advento das ferramentas moleculares vem auxiliando e acelerando programas de melhoramento animal, especialmente para características difíceis de serem mensuradas, de elevado custo de avaliação, baixa herdabilidade ou limitadas pelo sexo (Ledur et al., 2004).

O mapeamento genético apresenta grande relevância nos estudos genômicos por possibilitar a detecção e o posicionamento dos genes envolvidos na expressão das características quantitativas. Na construção desses mapas, são utilizados diversos modelos estatísticos complexos, limitando a avaliação de seus desempenhos com o uso de dados experimentais. Desta forma, a utilização de dados simulados, via computação, possibilita averiguação desses modelos e de outras metodologias capazes de afetar o mapeamento genético e a detecção de QTL, tais como: o tamanho e o tipo da população, a estratégia de acasalamento e de seleção, a herdabilidade da característica e a saturação do genoma por marcadores, entre outros fatores.

A estratégia de genotipagem seletiva surge como uma metodologia capaz de aumentar o poder de detecção de QTL ou reduzir o número de indivíduos requeridos para determinado poder. Nela são utilizados os indivíduos presentes no extremo superior e inferior da distribuição normal de um parâmetro genético ou fenotípico avaliado na população experimental disponível, segundo afirmam os autores Lander & Botstein (1989); Darvasi & Soller (1992); Muranty et al. (1997) e Bovenhuis & Spelman (2000).

O tamanho da população está entre os fatores mais importantes para se obterem associações significativas entre marcador e QTL. Esse fator é referido como controlável, podendo ser implementado para otimizar o mapeamento de QTL (Zhu et al., 2001). Segundo Lander & Botstein (1989), experimentos com maior tamanho amostral podem detectar locos quantitativos de menores efeitos genéticos. Outro fator relevante na identificação de ligações significativas entre marcador e QTL é o número de marcadores utilizados no mapeamento. A utilização de poucos marcadores distribuídos aleatoriamente diminui as chances de encontrar desequilíbrio de ligação entre marcador e QTL, que é fundamental para detectar locos quantitativos. Já o uso de muitos marcadores genotipados e avaliados sob baixo rigor estatístico poderá levar a falsas ligações (QTL fantasmas).

Muitos estudos efetuam mensurações de natureza distinta em um conjunto de unidades amostrais, que podem ser representados por tratamentos, genótipos, indivíduos ou acessos. Diante dessas medidas, busca-se uma maneira de explorar e

descrever padrões de similaridade mútuas do conjunto amostral. Neste contexto, a análise de agrupamento (*Cluster Analysis*) se destaca devido a sua versatilidade e poder discriminatório, permitindo ser aplicada nas mais variadas áreas da ciência (Everitt, 1993). A análise de agrupamento é uma técnica multivariada com o objetivo de propor uma estrutura classificatória ou o reconhecimento da existência de grupos, dividindo um grupo original de observações em vários subgrupos, seguindo algum critério de similaridade ou dissimilaridade (Cruz & Regazzi, 1994).

Objetivou-se com este trabalho avaliar a eficiência do acasalamento seletivo, seguindo a metodologia da genotipagem seletiva, via simulação de dados, no desempenho fenotípico de populações submetidas à seleção assistida por marcadores, cuja característica de interesse apresentou herdabilidades 0,10; 0,40 e 0,70. Avaliaram-se o tamanho de família e a saturação por marcadores no mapeamento requeridos para otimizar o incremento fenotípico na seleção assistida por marcadores, por meio da estratégia seletiva de acasalamento entre os genitores selecionados.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Genética molecular no melhoramento genético animal

Com a manipulação da molécula de DNA, a biologia molecular vem alcançando grandes avanços tecnológicos, possibilitando o conhecimento da localização, função e expressão de diferentes genes e, conseqüentemente, a compreensão da base genética da diversidade fenotípica das espécies animais (Andersson & Georges, 2004).

Neste cenário, destaca-se a reação em cadeia da polimerase (PCR – *Polimerase Chain Reaction*), desenvolvida na década de 80, permitindo a amplificação de segmentos específicos de DNA em milhares de cópias (Mullis & Faloona, 1987). A partir dela derivou-se outras tecnologias como a clonagem, sequenciamento e análise de polimorfismo de DNA.

Os mapas genéticos estabelecidos pelos marcadores moleculares representam outras ferramentas biotecnológicas aplicadas na análise dos genomas, resultando em vantagens biológicas para as pesquisas genéticas das espécies domésticas, devido a maior acurácia na predição do valor genético dos indivíduos (Macari et al., 2002).

O melhoramento genético tradicional vem proporcionando excelentes benefícios no setor agropecuário, apesar das limitações e desvantagens frente à seleção fenotípica. Entre elas citam-se à dificuldade na identificação e seleção de características ligadas ao sexo, na mensuração de alguns caracteres e a baixa precisão na inferência do genótipo a partir do fenótipo em características de baixa herdabilidade (Martinez & Machado, 2002). Desta forma, a genética molecular tem

sido implementada e incorporada principalmente em características de baixa herdabilidade, encontradas em apenas um dos sexos, e em características mensuradas tardiamente ou apenas após o abate.

As novas biotecnologias do melhoramento genético, providas da genética molecular, fornecem informações adicionais e complementares aos métodos tradicionais que, quando consideradas em conjunto, otimizarão os programas de melhoramento dos animais domésticos (Li et al., 2005).

2.2. Marcadores moleculares

Os marcadores moleculares são marcas no genoma que podem representar um gene ou fragmento de DNA, ilustrando pontos de referência nos cromossomos (Ferreira & Grattapaglia, 1998). A premissa para um loco tornar-se marcador molecular é que ele apresente variações detectáveis experimentalmente entre os indivíduos de uma população em estudo. Tais variações podem ser consideradas em diferentes níveis biológicos, do simples fenótipo herdado até a detecção de variações em um único nucleotídeo (Liu, 1998).

Nos estudos genômicos os marcadores morfológicos foram os pioneiros, utilizados no estudo de características simples (Sax, 1923), seguidos pelos marcadores isoenzimáticos e protéicos (Market & Moller, 1959). Esses dois marcadores apresentam baixo custo, herança mendeliana simples e alelos codominantes. Entretanto, eles possuíam reduzida cobertura no genoma, além do baixo nível de polimorfismo. O advento da tecnologia de DNA recombinante e da amplificação de segmentos de DNA possibilitou o direcionamento da análise genética para variações na seqüência de DNA (Ferreira & Grattapaglia, 1998). Surgiram os marcadores moleculares em nível de DNA, impulsionando a geração de dados moleculares em várias espécies.

Entre esses marcadores moleculares, que utilizam das informações do genoma, temos: RFLP - *Restriction fragment length polymorphism* (Botstein et al., 1980), RAPD - *Random amplified polymorphic DNA* (Williams et al., 1990; Welsh & McClelland, 1990), AFLP - *Amplified fragment length polymorphism* (Vos et al., 1995) e os microssatélites ou SSR - *Simple sequence repeat* (Litt & Luty, 1989; Weber & May, 1989). Entre os mencionados, o marcador tipo microssatélite destaca-se nos estudos de mapeamento, na identificação individual e de paternidade (Amos et

al., 2007). Ele apresenta ampla distribuição pelo genoma em quase todos os organismos e altos valores de heterozigosidade. Contudo, os microssatélites podem apresentar problemas na genotipagem, ocasionando erros, diminuindo o poder de detecção da ligação entre o marcador e o loco responsável pela característica de interesse (Douglas et al., 2000; Abecasis et al., 2001).

Os microssatélites ou SSR são pequenas sequências agrupadas de 1 a 6 pb (Tautz, 1989), repetidas em tandem e distribuídas ao longo do genoma. Diferem entre si pelo número de repetições e composição de nucleotídeos, formando sítios altamente polimórficos, de grande importância na análise genética. Eles possibilitam amostrar simultaneamente um grande número de locos polimórficos no genoma (Liu, 1998; Ferreira & Grattapaglia, 1998). Além disso, eles são marcadores codominantes, permitindo a visualização de ambos os alelos de um indivíduo heterozigoto, e multialélicos, detectando e discriminando vários alelos de um loco. Desta forma, os SSR são os mais difundidos na análise genômica para mapeamento de QTL entre as espécies animais e vegetais (Ferreira & Grattapaglia, 1998).

Nos últimos anos os marcadores SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) tornaram-se uma nova opção nos programas de melhoramento (Batley et al., 2003). Até o momento eles tem sido amplamente difundidos na genética humana, detectando alelos associados a doenças degenerativas. Os SNP tornam-se potencialmente importantes para promover um mapeamento de alta resolução, quando o objetivo é delimitar menor região genômica que contém QTL, visto que são mais frequentes que os marcadores microssatélites (Rafalski, 2002; Carlson et al., 2004; Schmid et al., 2005). No entanto, ainda apresentam elevado custo de genotipagem, limitando o seu uso.

De acordo com Ferreira & Grattapaglia (1998), os marcadores moleculares apresentam vantagens e desvantagens, de modo que a escolha do marcador ideal irá depender dos objetivos do estudo a ser conduzido. Suas aplicações são inúmeras, tais como: identificação e discriminação de genótipos, testes de paternidade, estudos de diversidade genética, construção de mapas genéticos e bibliotecas genômicas, mapeamento de QTL, seleção assistida por marcadores, entre outras.

2.3. Mapeamento de QTL (*Quantitative Trait Loci*)

A utilização da genética molecular no melhoramento animal fundamenta-se na detecção de genes que afetam características de importância econômica (QTL). De acordo com Falconer & Mackay (1996), QTL é um segmento do cromossomo que afeta determinada característica quantitativa, podendo ser um único gene ou vários genes.

A associação significativa, entre marcadores que estão segregando e valores fenotípicos da característica de interesse, é um indício de que determinado gene, controlando algum componente desta característica, esteja localizado próximo a estes marcadores (Liu, 1998). Dessa forma, a identificação de QTL sugere que os marcadores moleculares estejam ligados aos locos que controlam as características de interesse, para que na segregação, esses marcadores sejam herdados de uma geração para outra juntamente com o gene que afeta a característica em questão (Arús et al., 1993 citado por Nones, 2004). Esta identificação só será possível caso o marcador e o QTL estejam em desequilíbrio gamético, aumentando o poder do teste estatístico no momento de correlacionar o QTL com a característica fenotípica de interesse. Este desequilíbrio é garantido com o uso de delineamento experimental apropriado, envolvendo o cruzamento de linhagens divergentes (Van der Beek et al., 1995).

O desequilíbrio gamético pode ser definido como uma associação não ao acaso entre diferentes locos. Ele é decorrente da redução da frequência de recombinação entre genes situados em regiões próximas ao longo de determinado cromossomo (Coelho, 2000). É utilizado nas análises de varredura genômica em animais domésticos com a finalidade de encontrar marcadores moleculares associados às características quantitativas.

Segundo Falconer & Mackay (1996), os cruzamentos controlados maximizam esse desequilíbrio, possibilitando acompanhar determinado alelo de interesse através dos marcadores. A população mais utilizada para otimizar o desequilíbrio gamético é a F₂, que consiste em analisar a associação entre marcador e característica dentro da progênie originada do cruzamento entre indivíduos F₁, formados a partir do cruzamento entre linhagens distintas. Nesta população F₂ os três genótipos (homozigoto dominante, heterozigoto e homozigoto recessivo) podem ser identificados nos marcadores (Lynch & Walsh, 1998).

Caso exista diferença na média do fenótipo entre as classes genótípicas do marcador, pode-se inferir que existe QTL ligado àqueles marcadores, pois as classes genótípicas dos marcadores segregam em conjunto com os alelos do QTL relevante. Lynch & Walsh (1998) afirmam também que o número de QTL detectado é sempre subestimado. Este fato é devido a dois QTL muito próximos poderem aparecer como apenas um, caso eles estejam em associação (ligação entre alelos favoráveis à característica nos dois locos), ou ainda não serem detectados, caso eles estejam ligados em repulsão (ligação entre alelo favorável em um loco e alelo desfavorável em outro loco). Os genótipos dos QTL não podem ser observados, entretanto, seus valores relativos ao efeito aditivo e de dominância podem ser estimados pelo contraste entre as médias dos indivíduos nas classes genótípicas dos marcadores (Liu, 1998).

Existem duas maneiras de proceder ao mapeamento de QTL. A primeira utilizando genes candidatos para determinada característica, que são genes sequenciados, de ação biológica conhecida e que estão envolvidos com o desenvolvimento ou a fisiologia da referida característica. Eles são identificados na espécie de interesse e os polimorfismos detectados, sendo limitado ao conjunto de genes conhecidos. O gene receptor de estrogênio, que afeta o tamanho da leitegada em suínos, e o gene receptor do hormônio de crescimento são exemplos bem sucedidos da utilização de genes candidatos (Ledur & Schmit, 2000).

A segunda maneira de mapear QTL é através da utilização de marcadores genéticos espalhados por todo o genoma. Adotando métodos estatísticos adequados é possível identificar QTL, bem como estimar sua posição e seu efeito, por meio da associação entre marcadores e características quantitativas de interesse. A precisão destas estimativas é dependente do delineamento experimental e do tamanho da população utilizados.

Entre as premissas relevantes a serem consideradas em experimentos para mapeamento de QTL, destacam-se:

- Utilização de grande população experimental, na qual tanto os marcadores quanto os alelos do QTL estejam segregando;
- O conhecimento e a disponibilidade de grande número de marcadores já mapeados em todo o genoma, para que a procura por QTL cubra todas as suas regiões, em todos os cromossomos, possibilitando mapeamento de alta resolução;

- Adoção de métodos biométricos adequados para obtenção de estimativas precisas do número de QTL, localização, efeito e ação do gene.

2.4. QTL: Fatores que afetam sua ligação com os marcadores moleculares

Para a identificação de QTL em populações experimentais, algumas particularidades devem ser atendidas: i) a existência de marcadores informativos; e ii) a utilização de uma estrutura populacional adequada que possibilite variação genética suficiente para detectar ligação entre QTL segregante e marcador genético (Deeb & Lamont, 2002). Essa detecção será viabilizada na presença de desequilíbrio gamético entre QTL e marcador. Conforme mencionado, este desequilíbrio pode ser introduzido através do cruzamento de linhagens que diferem em relação às frequências alélicas nos locos do marcador e do QTL. Ou seja, diferem quanto à característica em estudo (Bovenhuis et al., 1997; Yonash et al., 2001).

As linhagens genitoras empregadas nos delineamentos podem ser endogâmicas ou não endogâmicas. Admite-se que linhas endogâmicas estão fixadas para alelos alternativos, tanto para o marcador quanto para o QTL. Logo, todos os indivíduos F_1 serão heterozigotos para o marcador e para o QTL (Bovenhuis et al., 1997). Linhagens endogâmicas são mais difundidas em experimentos com plantas e animais de laboratório (Moody et al., 1999). Para populações de animais de interesse zootécnico, linhas endogâmicas são difíceis de serem obtidas.

Populações não endogâmicas (populações de animais domésticos), submetidas há vários ciclos de seleção, são empregadas nos estudos de mapeamento de QTL (Zhu et al., 2001), apesar de apresentarem menor poder de detecção de locos quantitativos. Nestas populações, cujo genótipo dos genitores é variável, as famílias a serem genotipadas podem ser escolhidas com base na heterozigosidade de seus marcadores, seja nos genitores ou na geração F_1 , para obtenção de maior informatividade dos marcadores.

O número de marcadores utilizados e o tamanho da população avaliada estão entre os fatores mais relevantes para obtenção de associações significativas entre marcador e QTL. A utilização de poucos marcadores distribuídos aleatoriamente diminui as chances de se encontrar desequilíbrio gamético entre marcador e QTL. Já o uso de muitos marcadores genotipados e avaliados sob baixo rigor estatístico poderá levar a falsas ligações com QTL (QTL fantasmas). De acordo com Hillel

(1997), quanto mais marcadores regularmente distanciados forem utilizados na busca por QTL, maior será a probabilidade de se identificarem ligações significativas.

Assim, existem vários fatores que podem afetar o poder de detecção para mapeamento de QTL. Eles são classificados como controláveis e não controláveis. Entre os fatores que podem ser controlados estão os já mencionados como tipo e tamanho da amostra/população. Segundo Lander & Botstein (1989), experimentos com maior tamanho amostral podem detectar locos de menores efeitos genéticos. As limitações na identificação da posição e do efeito de determinado QTL residem em mensurar e genotipar populações de tamanho reduzido (Weller, 2001; Erickson et al., 2004). É esperado que amostras com menos de 50 indivíduos apresentem baixo poder de detecção de QTL, em especial para os de pequeno efeito (Young, 1994).

O número de marcadores inicialmente considerados na genotipagem também é referido como fator controlável. Ele deve ser grande, para obtenção de marcadores suficientes em número e informação, visto que nem todos serão informativos. Segundo Van Ooijen (1992), a implementação do mapeamento com grande número de marcadores moleculares tem estimulado a busca por genes envolvidos com características quantitativas (QTL). A precisão do mapeamento é determinada pelo número de indivíduos e o tamanho relativo do efeito genotípico do QTL. É aceitável que a utilização de maior número de marcadores ou a presença de QTL com maiores efeitos propiciará maior precisão no mapeamento. Um grande número de famílias poderá aumentar as chances de se ter pelo menos uma família informativa em cada loco. Além disso, o aumento do tamanho dessas famílias otimizará ainda mais o poder de detecção de QTL, em analogia ao aumento do número de famílias (Van der Beek et al., 1995). A identificação de marcadores moleculares associados aos locos quantitativos evita que marcadores não polimórficos ou famílias não informativas sejam genotipados, minimizando os custos aplicados no processo de genotipagem.

Entre os fatores não controláveis, incluem-se aqueles relacionados com as características sob estudo, como o número e a localização de genes associados à característica e a distribuição dos efeitos desses genes e suas interações, além da própria herdabilidade da característica. Essas limitações poderão ser contornadas com o desenvolvimento de novas metodologias estatísticas aplicadas ao mapeamento de QTL, associadas com o uso de níveis de saturação por marcadores adequados no mapeamento genético (Zhu et al., 2001).

2.5. Seleção assistida por marcadores (*Marker Assisted Selection* – MAS)

A seleção de indivíduos que apresentam alelos favoráveis para os genes que controlam a característica de interesse, baseada na avaliação direta em nível de DNA, é denominada seleção assistida por marcadores (MAS). Em analogia à seleção fenotípica, à MAS apresenta maior acurácia na identificação de genótipos superiores. Ela não sofre efeito ambiental, não é limitada pelo sexo do indivíduo e pode ser uma opção para testes onerosos como o teste de progênie, ou ainda para características que necessitam do abate do animal, com as características de carcaça. Apesar de suas vantagens, deve ser realizada conjuntamente com a seleção fenotípica, para minimizar uma possível associação inadequada entre o marcador e a característica fenotípica (Martinez et al., 2000).

De acordo com Ferreira & Grattapaglia (1998), algumas premissas devem ser investigadas antes de sua utilização: i) a estabilidade da expressão do QTL em diferentes populações e ambientes (validação dos QTL); ii) o efeito do acúmulo dos supostos alelos favoráveis em diferentes QTL no fenótipo; iii) metodologias que integram a informação molecular em índices de seleção; iv) analogia das estimativas dos ganhos genéticos obtidos através da seleção com e sem a presença de marcadores; e v) análise custo benefício.

Segundo Dekkers & Hospital (2002), as informações oriundas da genética molecular poderão ser utilizadas para implementar estratégias de melhoramento, através da MAS. Esta seleção pode ser utilizada em conjunto com a seleção fenotípica, ou mesmo na introgressão de determinada característica de uma população em outra. Ela também torna-se útil na predição do desempenho e heterose da progênie resultante de cruzamentos. Além disso, a genética molecular é importante na análise de parentesco e em programas de conservação genética, quantificando a diversidade em determinadas populações.

À MAS não é questionada em situações em que o custo molecular compensa a economia feita na avaliação fenotípica, como em características relacionadas à produção e à resistência a doenças, além de possibilitar uma seleção mais precoce (Dekkers & Hospital, 2002). Ressalta-se que o efeito do QTL é estabelecido por meio de associações entre marcadores e o valor fenotípico, recaindo nas mesmas limitações que a seleção individual (Muir, 2002). A precisão na detecção de QTL requer dados fenotípicos, que também apresentam limitações em características de

baixa herdabilidade e de difícil mensuração. Neste contexto, estimativas inadequadas do efeito do QTL comprometem os programas de melhoramento, podendo resultar diminuição no ganho genético.

Pesquisas sobre avaliação econômica de estratégias de seleção que utilizam informação molecular são necessárias para analisar seu mérito. Mesmo em uma seleção combinada, utilizando os métodos tradicionais de seleção fenotípica com a informação molecular, o aparente ganho genético pode ser acompanhado de um aumento no custo da avaliação, em função do custo fenotípico ser acrescido pelo custo molecular. O uso da MAS é dependente do benefício econômico em relação a seleção convencional e, de forma geral, deverá ser combinada com a seleção fenotípica. Ela envolve custos inerentes à identificação de QTL, extração de DNA, genotipagem e análise.

A seleção assistida por marcadores proporciona melhores respostas a curto prazo, devido a rápida fixação do QTL nas gerações iniciais, ocasionando a perda da resposta poligênica. Já a seleção fenotípica obtém melhores respostas a longo prazo. Assim, a avaliação fenotípica ainda será uma metodologia muito difundida em programas de seleção, pois considera o efeito coletivo dos genes.

2.6. Genotipagem seletiva

De acordo com Lander & Botstein (1989) e Darvasi & Soller (1992), a genotipagem seletiva é uma estratégia que pode reduzir significativamente o número de indivíduos genotipados, para determinado poder de detecção de QTL, ou aumentar o poder de detecção de locos quantitativos, para determinado número de indivíduos genotipados, a partir de um grande número de indivíduos fenotipados. O poder de detecção da ligação marcador e QTL está diretamente relacionado com o número de indivíduos genotipados e sua divergência genética, em uma população.

Na genotipagem seletiva são genotipados os indivíduos presentes no extremo superior e inferior da distribuição normal de determinado fenótipo avaliado em uma grande população experimental disponível. Essa análise da distribuição dos extremos dispensa a genotipagem de todos os indivíduos, permitindo uma análise preliminar de possíveis marcadores que estariam associados à QTL (Darvasi, 1997).

Segundo Lander & Botstein (1989), os indivíduos de uma parte da progênie contribuem mais para a informação de ligação marcador e QTL do que outros. Os

indivíduos mais informativos são aqueles cujo genótipo pode ser inferido a partir do seu fenótipo, ou seja, representam aqueles que possuem em seu genótipo os alelos mais favoráveis ou desfavoráveis para a característica avaliada (indivíduos com fenótipos extremos). Os indivíduos centrados próximo à média fenotípica da população pouco contribuem. Os autores relatam também que em uma distribuição normal, para determinado caráter quantitativo, as progênies com valores fenotípicos de mais de um desvio-padrão acima ou abaixo da média compreendem aproximadamente 33% de toda a população e contribuem com cerca de 81% de toda a informação necessária para ligação marcador e QTL.

Darvasi & Soller (1992) afirmam que a partir de uma população de 500 indivíduos, genotipando-se a metade (25% de cada extremo), o poder de detecção de QTL é reduzido de 0,8 para 0,77. Isso evidencia que metade da população, próxima a média fenotípica, pouco contribui com informação para análise e, com o aumento do tamanho da população, esta proporção de indivíduos selecionados tende a ser ainda menor.

A porcentagem ótima de indivíduos a serem genotipados e utilizados na seleção assistida por marcadores, objetivando minimizar custos, irá depender da relação entre o custo da genotipagem completa e o custo da fenotipagem. O número de animais selecionados pela genotipagem seletiva nunca deverá superar 50% da população, ou seja, 25% de cada extremo (Darvasi & Soller, 1992). A proporção ideal de seleção dos extremos também é dependente da espécie. Variações na porcentagem de seleção entre 10 a 40% para grandes animais (como por exemplo, em bovinos), e entre 5 a 10% no caso de pequenos animais (como por exemplo, em aves), são utilizadas na genotipagem seletiva (Nones, 2004).

A genotipagem seletiva representa uma técnica de amostragem que possibilita inferências sobre um universo a partir do estudo de uma menor parcela de seus componentes. O processo de amostragem tem a finalidade de definir o tamanho de determinada amostra, baseado em informações fornecidas por uma variável base, que pode ser representada por uma característica mensurada, controlada ou manipulada em uma pesquisa. Basicamente, o tamanho da amostra dependerá da variância dessa variável e dos níveis de precisão exigidos. Essa técnica deve ser realizada adequadamente para garantir representatividade da população em estudo (Bolfarine & Bussab, 2005).

Entre as desvantagens do uso da genotipagem seletiva destacam-se a necessidade de grande população experimental a ser disponibilizada para fenotipagem e a inadequação para processos de seleção envolvendo duas ou mais características, já que a distribuição dos extremos baseia-se em apenas um caráter. Além disso, ressalta-se a dificuldade na estimação dos efeitos individuais dos QTL e a ineficiência para obtenção de mapas genéticos, devido às distorções genéticas causadas pelo processo de amostragem dos extremos.

2.7. Análise de agrupamento

Muitos estudos efetuam mensurações de natureza distinta em um conjunto de unidades amostrais, que podem ser representados por tratamentos, genótipos, indivíduos ou acessos. Diante dessas medidas busca-se uma maneira de explorar e descrever padrões de similaridade mútuas do conjunto amostral. Neste contexto, a análise de agrupamento (“cluster analysis”) se destaca devido a sua versatilidade e o seu poder discriminatório, permitindo aplicações nas mais diversas áreas da ciência (Everitt, 1993).

A análise de agrupamento é uma técnica multivariada com o objetivo de propor uma estrutura classificatória ou o reconhecimento da existência de grupos, dividindo o grupo original de observações em vários subgrupos, seguindo algum critério de similaridade ou dissimilaridade (Cruz & Regazzi, 1994). A aplicação dessa técnica possibilita a formação de grupos homogêneos, de modo que exista grande homogeneidade dentro de cada grupo e heterogeneidade entre eles (Johnson & Wichern, 1998).

Existem diversas técnicas de agrupamento, que se distinguem pelo tipo de resultado a ser fornecido, bem como pelas diferentes formas de se definir a proximidade entre uma unidade amostral e um grupo já formado, ou mesmo, entre dois grupos quaisquer. Em todos os casos não se conhece, *a priori*, o número de grupos a serem estabelecidos. Assim, esta análise representa uma técnica puramente exploratória, que visa gerar hipóteses, podendo ser suplementada por outras técnicas (Dias, 1998).

O agrupamento inicia-se com o cálculo da matriz de similaridade ou dissimilaridade, também chamada de matriz de proximidade entre as unidades amostrais, resumindo as informações sobre os elementos que a compõem. Nesta

etapa, o problema é determinar qual medida de proximidade ou de distância é mais conveniente e, posteriormente, qual o método em que os dados serão submetidos. Técnicas baseadas em diferentes medidas e metodologias podem conduzir a resultados distintos. É interessante processar o conjunto de dados por mais de uma técnica, comparando os resultados.

Desta forma, o processo de agrupamento envolve basicamente duas etapas principais. A primeira relaciona-se com a estimação de uma medida de similaridade ou de dissimilaridade entre as unidades amostrais. A segunda refere-se à adoção de uma metodologia de agrupamento para a formação dos grupos.

2.7.1. Medidas de similaridade e dissimilaridade

A maioria dos esforços dispendidos na produção de uma estrutura grupal simples, a partir de um conjunto de dados complexos, requer medidas de similaridade ou dissimilaridade. Existe sempre elevado grau de subjetividade no que tange a escolha de determinada medida. Informações relevantes quanto à natureza das variáveis (quantitativa, qualitativa, discreta, contínua, etc.), as escalas de medida (nominal, ordinal, intervalo, etc.) e o conhecimento específico do assunto em foco devem ser levados em consideração.

Nas medidas de similaridade, quanto maior for o valor observado entre duas unidades amostrais mais parecidos serão os elementos. Enquanto que para as medidas de dissimilaridade, o aumento crescente do valor observado é um indicativo que as unidades são menos parecidas, ou seja, são mais divergentes ou dissimilares. O coeficiente de correlação e a distância euclidiana são exemplos de medidas de similaridade e dissimilaridade, respectivamente.

De acordo com Maxwell (1977), o primeiro passo na análise de agrupamento é a conversão de uma matriz $n \times p$ de dados, em outra matriz $n \times n$ de medidas de similaridade ou dissimilaridade, mensurada em relação aos pares de unidades amostrais (n), em função do conjunto de “ p ” características (variáveis). Definidas as variáveis, espera-se que elas apresentem contribuição equivalente na análise de agrupamento.

À distância euclidiana entre o par de amostras i e i' se destaca como medida de dissimilaridade, podendo ser definida a partir da matriz $n \times p$ de dados, através da seguinte expressão:

$$d_{ii'} = \sqrt{\sum_{j=1}^p (X_{ij} - X_{i'j})^2},$$

em que, X_{ij} representa o valor da j -ésima variável referente a i -ésima amostra e $X_{i'j}$ o valor da j -ésima variável referente a i' -ésima amostra.

Entretanto, existe uma relação da distância euclideana e do número de variáveis consideradas. Ela sempre aumentará com o acréscimo do número de características analisadas. Visando contornar esse problema, sugere-se a distância euclideana média, mais difundida que a anterior. Ela é dada pela expressão:

$$d_{ii'} = \Delta_{ii'} = \sqrt{\frac{1}{p} \sum_{j=1}^p (X_{ij} - X_{i'j})^2}.$$

2.7.2. Métodos de agrupamento

No processo de agrupamento é desejável ter informações referentes a cada par de unidades amostrais. O número de estimativas de medidas de similaridade ou dissimilaridade é relativamente grande. Desta forma, é praticamente impossível o reconhecimento de grupos homogêneos apenas pelo simples exame visual das estimativas, tornando a aplicação dos métodos de agrupamento uma tarefa essencial para obtenção dos grupos.

Diversas técnicas de agrupamento são disponíveis. O pesquisador deve decidir pelo método mais adequado a ser aplicado em seu trabalho, pois às técnicas podem levar há diferentes padrões de agrupamento. Em todos os casos não se conhece o número de grupos a serem estabelecidos. Entre esses métodos, os hierárquicos e os de otimização são empregados em grande escala em estudos relacionados ao melhoramento genético.

Nos métodos hierárquicos, as unidades amostrais são classificadas em grupos por um processo que se repete em vários níveis, de modo hierárquico, resultando no estabelecimento de um dendrograma ou diagrama de árvore. Não existe a preocupação com o número ótimo de grupos, já que o interesse maior está no dendrograma obtido como resultado final, assim como em suas ramificações. As delimitações dos grupos podem ser definidas por exames visuais do dendrograma, avaliando pontos de alta mudança de nível, o que os torna, em geral, delimitadores do número de amostras que determinado grupo conterà.

Segundo Cruz & Regazzi (1994), existem diversos métodos para representar esta estrutura de agrupamento, tais como: método do vizinho mais próximo, método do vizinho mais distante, método UPGMA (método da ligação média entre grupos), método de Ward, entre outros.

No método de otimização, realiza-se a partição do conjunto de elementos (unidades amostrais) em subgrupos não-vazios e mutuamente exclusivos, por meio da maximização ou minimização de algum critério preestabelecido. No melhoramento genético, o método de otimização bastante empregado é o proposto por Tocher. Nele é adotado o critério de manter a distância média intragrupos (dentro de cada grupo) sempre inferior a qualquer distância intergrupos (entre grupos) (Rao, 1952). Como nos métodos hierárquicos, este método também requer a obtenção da matriz de dissimilaridade, sobre a qual é identificado o par de elementos mais similar. Eles formarão o grupo inicial. A partir de então é avaliada a possibilidade de inclusão de novas unidades, adotando-se o critério anteriormente citado, relacionando à distância média intragrupos e intergrupos.

2.8. Simulação

A simulação consiste na construção de um sistema que imite o funcionamento de uma realidade, com a finalidade de averiguar o que aconteceria no sistema real se as pressuposições de interesse fossem efetuadas em seu funcionamento (Dachs, 1988). Menor custo e maior rapidez são as principais vantagens extraídas do sistema simulado. Na prática, muitas das opções avaliadas pela simulação poderiam ser inviáveis, sejam pelos custos elevados, pelos longos períodos para obtenção da resposta ou pela instabilidade da direção e sentido dos resultados (Cruz, 2006).

No melhoramento genético o tempo é fator limitante. A necessidade de mão de obra, animais e laboratórios inviabilizam, muitas vezes, a realização de determinadas pesquisas. As técnicas de simulação surgem como opção aos pesquisadores, proporcionando a obtenção de grande volume de dados em curto período de tempo, sem despendar recursos necessários à implantação e condução de experimentos com animais e plantas (Corrêa, 2001).

A modelagem utilizada no processo de simulação deve ser suficientemente simples para ser operacionalizada e interpretada adequadamente, porém seu desempenho deve ser incontestavelmente comparável com o modelo real. Para

garantir sua eficiência, o pesquisador pode adotar processos de validação. Essa validação compreende na operacionalização do sistema simulado nas condições do sistema real. Observa-se então se os resultados da simulação condizem com os constatados no sistema real, sejam através de testes de hipóteses, análises estatísticas ou comparações com situações reais já executadas e analisadas (Nass et al., 2001).

A simulação tem contribuído de modo substancial para o avanço da genômica e demais áreas do melhoramento. Ela pode ser empregada em qualquer etapa de um programa de melhoramento, para avaliar, comprovar ou refutar novas metodologias e técnicas. Desta forma, para detecção de QTL, por exemplo, pode-se testar sua eficiência em diferentes populações, tamanhos amostrais, estratégias de seleção, de acasalamento e distintos níveis de saturação por marcadores no mapeamento, entre outras pressuposições, sem o custo operacional e laboratorial que poderia ser gerado.

2.8.1. Programa Genesys

O programa computacional de simulação genética Genesys (*Genetic System*), desenvolvido por Euclides (1996), é escrito na linguagem de programação FORTRAN. Ele permite a criação de genomas complexos, utilizados para formação de populações de acordo com a estrutura desejada, sob influência de questionamentos propostos a serem analisados, sejam através de métodos de seleção, pressuposições estatísticas, sistemas de acasalamentos, entre outros fatores, dispensando, portanto, animais e laboratórios. Esse sistema permite simulação de material genético, em que a expressão da característica é determinada pela contribuição de diversos genes e por efeitos ambientais.

A possibilidade de simular diferentes cenários relacionados às estratégias de seleção, a partir de dados obtidos em programas de computação, contribui para o processo de tomada de decisão. O benefício ao utilizar esses programas é a rápida resposta na eleição dos diferentes cenários admitidos, fornecendo um alicerce teórico para o desenvolvimento prático de pesquisas futuras, além do acúmulo de informações científicas e o desenvolvimento da bioinformática.

A introdução de algoritmos de simulação genética permite avaliar populações submetidas a condições diversas, no que diz respeito a sua estrutura genômica, possibilitando uma análise simultânea de parâmetros estatísticos e biológicos.

CAPÍTULO I

ACASALAMENTO SELETIVO UTILIZANDO A DISTRIBUIÇÃO DOS EXTREMOS E DEMAIS ESTRATÉGIAS DE AMOSTRAGEM NO INCREMENTO FENOTÍPICO

1. INTRODUÇÃO

No mapeamento genético de locos que controlam características quantitativas (*Quantitative Trait Loci - QTL*), busca-se uma associação entre o caráter de importância econômica e os marcadores moleculares. A genotipagem de um grande número de indivíduos se faz necessária para a detecção e o mapeamento de locos de interesse, visto que seus efeitos são geralmente pequenos, dificultando sua identificação (Soller et al., 1976).

A estratégia de genotipagem seletiva surge como uma metodologia capaz de reduzir o número de indivíduos requeridos para determinado poder de detecção de QTL. Nela é adotada a distribuição dos extremos, em que os indivíduos presentes no extremo superior e inferior da distribuição normal de determinado fenótipo avaliado em uma população experimental disponível são genotipados e acasalados, segundo afirmam os autores Lander & Botstein (1989), Darvasi & Soller (1992), Muranty et al. (1997) e Bovenhuis & Spelman (2000). Ela possibilita uma análise preliminar de possíveis marcadores que estariam associados aos QTL.

Segundo Lander & Botstein (1989), os indivíduos de uma parte da progênie contribuem mais para a informação de ligação marcador e QTL do que outros. Os indivíduos mais informativos são aqueles cujo genótipo pode ser inferido a partir do seu fenótipo, ou seja, representam aqueles que possuem em seu genótipo os alelos mais favoráveis ou desfavoráveis para a característica avaliada. Os indivíduos centrados próximo à média fenotípica da população pouco contribuem (Van Ooijen, 1992). Em uma distribuição normal para determinado caráter quantitativo, as progênies com valores fenotípicos de mais de um desvio padrão da média

representam aproximadamente 33% de toda a população. Esse percentual contribui com 81% de toda a informação necessária para a ligação do marcador e QTL (Van Gestel et al., 2000).

Essa metodologia seletiva representa uma técnica de amostragem que possibilita inferências sobre um universo, a partir do estudo de uma menor parcela de seus componentes. O processo de amostragem tem a finalidade de definir o tamanho de determinada amostra, baseado em informações fornecidas por uma variável base, que pode ser representada por uma característica mensurada, controlada ou manipulada em uma pesquisa. Basicamente, o tamanho da amostra dependerá da variância dessa variável e dos níveis de precisão exigidos. Essa técnica deve ser realizada adequadamente para garantir a representatividade da população em estudo (Bolfarine & Bussab, 2005).

Neste capítulo pretende-se avaliar o acasalamento seletivo, utilizando a distribuição dos extremos, na capacidade de incrementar a resposta fenotípica em populações submetidas à seleção assistida por marcadores. Avaliou-se o acasalamento seletivo, em que os genitores mais contrastantes geneticamente se acasalavam, e demais técnicas de acasalamentos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Simulação dos genomas e das populações

Foi utilizado neste trabalho dados simulados pelo programa de simulação genética Genesys (*Genetic System*), versão 2009 (Euclides, 2009). Este sistema foi escrito na linguagem de programação FORTRAN. Ele permite a criação de genomas complexos, possibilitando a formação de populações seguindo pressuposições genéticas e estatísticas de interesse.

Foram simulados três genomas hipotéticos, separadamente, cuja distinção estava no valor da herdabilidade da característica. Cada genoma foi constituído de uma característica quantitativa com herdabilidade de 0,10; 0,40 e 0,70, respectivamente.

O genoma proposto estava caracterizado geneticamente:

- apresentava 958 centiMorgan (cM) de extensão;
- os marcadores moleculares foram dispostos estrategicamente a cada cinco cM, totalizando 191 marcadores;
- 200 locos quantitativos (QTL) associados à característica, distribuídos ao longo de 40 cromossomos de tamanho aleatório;
- os efeitos aditivos dos QTL foram simulados seguindo a distribuição normal dos dados fenotípicos;
- os locos quantitativos foram dialélicos e não possuíram desvios de dominância e nem epistasia;
- as frequências gênicas iniciais foram iguais para ambos os sexos;

- as frequências gênicas iniciais para os marcadores moleculares seguiram distribuição normal, apresentando valores próximos a 0,5;
- os efeitos de ambiente foram simulados conforme a distribuição normal;
- os dados fenotípicos simulados apresentaram média de 10,00 unidades e desvio padrão 2,00 unidades.

Para cada estrutura genômica simulada foi construída uma população base composta de 500 machos e 500 fêmeas (1.000 indivíduos), todos heterozigotos, não aparentados entre si. Com os 1.000 descendentes escolhidos aleatoriamente em cada população base, obtidos do cruzamento de 100 machos e 100 fêmeas (1 fêmea/macho), produzindo 10 filhos/fêmea/macho (1.000 indivíduos), formaram-se as populações iniciais. Cada população inicial foi submetida à seleção assistida por marcadores por 20 gerações consecutivas com 20 repetições, visando minimizar os efeitos da flutuação genética. A seleção foi conduzida com a finalidade de incrementar o valor fenotípico.

2.2. Estratégias de seleção

A partir de cada uma das três populações iniciais, os reprodutores foram selecionados com base em seus genótipos, de acordo com o número de marcadores moleculares identificados que estariam estatisticamente associados aos locos quantitativos. Desta forma, os genitores eleitos em cada geração representavam os indivíduos detentores de maior informatividade dos marcadores, ou seja, aqueles que apresentavam maior número de marcadores ligados aos QTL. Assim, a cada geração, os 10 machos e as 10 fêmeas (1 fêmea/macho) que obtiveram o maior número de marcadores informativos foram acasalados. O número de progênes em cada cruzamento foi dependente do tamanho de família (TF) admitido. Esses descendentes formavam a geração seguinte.

Na seleção assistida por marcadores (MAS) foram comparadas três estratégias de acasalamento, em cinco cenários (TF) diferentes. Entre as estratégias, adotou-se o acasalamento seletivo entre os genitores, seguindo o princípio da genotipagem seletiva (distribuição dos extremos), acasalando os indivíduos mais contrastantes. Logo, os machos e as fêmeas selecionados foram ranqueados separadamente, com base na informatividade dos marcadores. O acasalamento foi

realizado entre os indivíduos posicionados nos extremos opostos, ou seja, procedeu-se o acasalamento entre os melhores machos (localizados no extremo superior da classificação) e as piores fêmeas (localizadas no extremo inferior da classificação), e vice versa (piores machos vs melhores fêmeas).

Para verificar a eficácia do acasalamento seletivo, outras duas estratégias foram comparadas. Na primeira estratégia, entre os indivíduos selecionados, acasalaram-se os melhores machos com as melhores fêmeas e, conseqüentemente, os piores machos com as piores fêmeas. Na segunda estratégia os reprodutores selecionados foram acasalados aleatoriamente.

A Figura 1 ilustra o acasalamento seletivo (a), seguindo a premissa da distribuição dos extremos, e o acasalamento em que apenas os melhores e/ou piores genitores se acasalavam (b), na seleção assistida por marcadores.

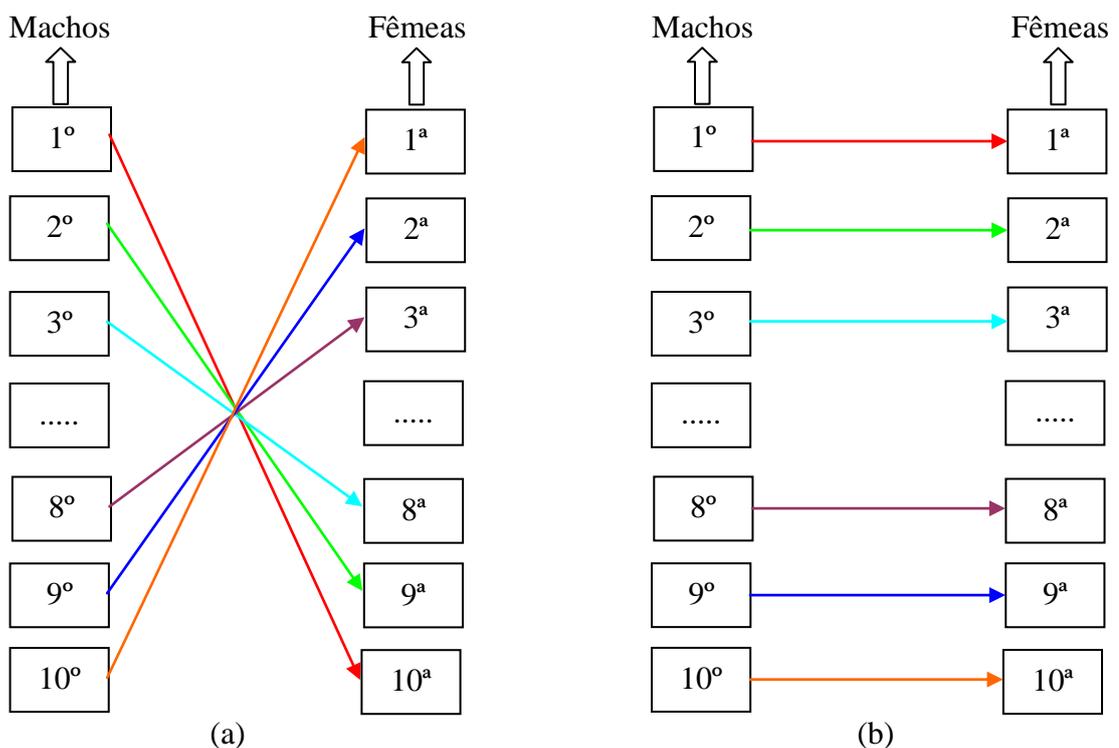


Figura 1 – Fluxograma do acasalamento seletivo (a) e do acasalamento apenas entre os melhores e/ou entre os piores genitores (b), utilizados para identificar marcadores associados aos QTL na seleção assistida por marcadores.

Essas estratégias de acasalamento foram avaliadas em diferentes cenários (TF). A partir das populações iniciais (geração 0), compostas de 1.000 indivíduos cada, selecionaram-se 10 machos e 10 fêmeas (20 genitores). Eles foram acasalados de acordo com as estratégias mencionadas, gerando um número distinto de

descendentes conforme o cenário preestabelecido. O número de genitores selecionados (20) foi mantido ao longo das gerações sob MAS. Foram admitidos cinco diferentes tamanhos de família (TF). Os 10 acasalamentos (10 machos e 10 fêmeas - 1 fêmea/macho), em cada geração sob MAS, resultaram em 10, 20, 30, 40 e 50 descendentes, correspondendo aos TF de 10, 20, 30, 40 e 50, respectivamente.

Logo, obtida a população inicial para cada genoma (nível de herdabilidade da característica), foram simuladas 15 seleções assistida por marcadores, combinando as três estratégias de acasalamento e os cinco tamanhos de família, todas partindo do mesmo valor fenotípico (10 unidades).

A identificação de associações entre marcadores e QTL na seleção assistida por marcadores deu-se por meio do método da marca simples. Este método verifica a associação entre cada marcador e a característica de interesse, testando a hipótese nula de que não existe distinção entre as médias fenotípicas de diferentes classes genotípicas dos marcadores. A análise de regressão linear entre os genótipos dos marcadores associados aos QTL e os valores fenotípicos dos descendentes dos acasalamentos foi o teste estatístico utilizado no método. Adotou-se o nível de significância de 5% na regressão linear simples.

2.3. Parâmetros avaliados

Para comparação das estratégias de acasalamento adotadas na seleção assistida por marcadores foram estimados os valores fenotípicos médios em cada geração. Também foi estimado o valor médio da endogamia durante as 20 gerações. As comparações entre os valores fenotípicos foram realizadas em cada nível de herdabilidade, através do mesmo tamanho de família.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$)

Na Tabela 1 estão os valores fenotípicos médios e seus respectivos desvios padrão obtidos para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores.

Até aproximadamente a 6ª geração observa-se semelhança nos ganhos fenotípicos entre as estratégias de acasalamento, em todos os TF. Entretanto, a partir da 7ª geração um incremento maior ao adotar o acasalamento entre os melhores e os piores genitores selecionados (acasalamento seletivo – MP) foi observado. Comparando as estratégias em que os cruzamentos foram ao acaso (AA) e entre os melhores (MM), ambas foram mais similares especialmente para os TF com 20 e 30 descendentes. Porém, para 10, 40 e 50 progênieis a metodologia MM leva pequena vantagem, como pode ser exemplificado pelas médias gerais apresentadas na Tabela 2. De modo geral, o acréscimo médio no fenótipo ao final das 20 gerações foi superior ao aplicar o acasalamento seletivo (MP).

Em razão do poder de detecção de QTL estar relacionado com o número de indivíduos e sua divergência genotípica, Schuster & Cruz (2004) afirmam que a variabilidade genética favorecida em acasalamentos que envolvam indivíduos contrastantes contribui para melhorias nos programas de seleção. Desta forma, segundo Lander & Botstein (1989), Darvasi & Soller (1992), Muranty et al. (1997) e Bovenhuis & Spelman (2000), é aceitável que a aplicação da metodologia utilizada

na genotipagem seletiva proporcione melhores resultados para a característica sobre a qual os indivíduos foram selecionados.

Analisando o parâmetro endogamia constata-se média inferior para o acasalamento seletivo (MP), em todos os cenários admitidos. Equivalência nas médias endogâmicas também é observada entre as outras duas estratégias (AA e MM). Logo, o MP retarda a cosanguinidade entre os indivíduos, beneficiando os incrementos fenotípicos a serem obtidos na seleção assistida por marcadores e, conseqüentemente, a detecção de QTL.

A identificação de associações significativas entre marcadores e QTL é dependente da existência de desequilíbrio de ligação (*Linkage Disequilibrium* – LD). O LD representa uma associação não aleatória entre alelos de diferentes locos em uma população, ou seja, significa que os marcadores não estão distribuídos ao acaso nos cromossomos, como deveria ser esperado (Flint-Garcia et al., 2003). Assim, para que um programa de análise de QTL tenha sucesso é preciso que os marcadores moleculares estejam em desequilíbrio de ligação com os alelos segregantes nos locos que influenciam as características fenotípicas.

O LD é favorecido em acasalamentos envolvendo indivíduos divergentes quanto à frequência gênica relacionada à característica, resultante da escolha de delineamento experimental apropriado (Van der Beek et al., 1995). Segundo Falconer & Mackay (1996), os cruzamentos controlados maximizam o desequilíbrio de ligação, possibilitando acompanhar determinado alelo de interesse através dos marcadores. Existindo diferença na média do fenótipo entre as classes genotípicas dos marcadores, pode-se inferir que existe QTL ligado àqueles marcadores, pois as classes genotípicas dos marcadores segregam em conjunto com os alelos do QTL relevante.

A estratégia de acasalar indivíduos potencialmente contrastantes, ao considerar a distribuição dos extremos, favorece a variabilidade genética e aumenta o desequilíbrio de ligação. A aplicação deste acasalamento (MP), em comparação aos demais (AA e MM), beneficia a diversidade entre os indivíduos, mesmo em famílias com grande número de descendentes (40 e 50). Ele retarda os níveis endogâmicos na população, possibilitando variação genética suficiente para viabilizar a detecção de QTL segregante e marcador genético (Deeb & Lamont, 2002; Jin et al., 2004; Rosa, 2007). De modo geral, seus benefícios na resposta fenotípica aumentam proporcionalmente com o acréscimo do tamanho de família.

Tabela 1 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, de acordo com o tamanho de família (10, 20, 30, 40 e 50 descendentes) e a estratégia de acasalamento (AA – Acasalamento ao Acaso; MM – Melhores vs Melhores; MP – Melhores vs Piores).

TF	EA	Gerações									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
10	AA	10,82 ± 0,21	11,14 ± 0,25	11,42 ± 0,30	11,64 ± 0,34	11,84 ± 0,34	12,03 ± 0,37	12,20 ± 0,35	12,38 ± 0,33	12,43 ± 0,38	12,68 ± 0,44
	MM	10,85 ± 0,21	11,10 ± 0,24	11,43 ± 0,30	11,63 ± 0,31	11,86 ± 0,34	12,17 ± 0,31	12,28 ± 0,33	12,48 ± 0,35	12,68 ± 0,31	12,80 ± 0,43
	MP	10,83 ± 0,16	10,93 ± 0,18	11,17 ± 0,28	11,54 ± 0,26	11,84 ± 0,40	12,12 ± 0,36	12,26 ± 0,39	12,48 ± 0,47	12,70 ± 0,46	12,88 ± 0,43
20	AA	10,84 ± 0,13	11,25 ± 0,19	11,56 ± 0,25	11,76 ± 0,33	12,16 ± 0,37	12,31 ± 0,31	12,52 ± 0,37	12,74 ± 0,43	12,91 ± 0,51	13,02 ± 0,56
	MM	10,81 ± 0,12	11,27 ± 0,22	11,45 ± 0,22	11,87 ± 0,28	12,03 ± 0,30	12,30 ± 0,31	12,46 ± 0,33	12,69 ± 0,34	12,89 ± 0,39	12,97 ± 0,48
	MP	10,84 ± 0,12	10,99 ± 0,15	11,50 ± 0,18	11,85 ± 0,36	12,05 ± 0,45	12,30 ± 0,50	12,54 ± 0,57	12,80 ± 0,63	12,96 ± 0,72	13,07 ± 0,66
30	AA	10,83 ± 0,09	11,31 ± 0,21	11,59 ± 0,30	12,01 ± 0,44	12,22 ± 0,43	12,53 ± 0,48	12,75 ± 0,56	13,05 ± 0,52	13,07 ± 0,55	13,13 ± 0,53
	MM	10,86 ± 0,11	11,32 ± 0,12	11,68 ± 0,29	12,07 ± 0,28	12,24 ± 0,37	12,55 ± 0,37	12,74 ± 0,50	12,93 ± 0,46	13,00 ± 0,44	13,13 ± 0,50
	MP	10,82 ± 0,09	11,17 ± 0,19	11,53 ± 0,31	11,96 ± 0,30	12,21 ± 0,32	12,57 ± 0,37	12,82 ± 0,45	13,12 ± 0,52	13,21 ± 0,48	13,41 ± 0,52
40	AA	10,88 ± 0,08	11,34 ± 0,16	11,74 ± 0,33	12,15 ± 0,38	12,50 ± 0,34	12,70 ± 0,45	12,89 ± 0,50	13,10 ± 0,51	13,21 ± 0,48	13,32 ± 0,56
	MM	10,80 ± 0,07	11,36 ± 0,18	11,82 ± 0,24	12,23 ± 0,30	12,53 ± 0,37	12,77 ± 0,41	12,96 ± 0,41	13,18 ± 0,48	13,36 ± 0,39	13,43 ± 0,45
	MP	10,80 ± 0,10	11,24 ± 0,16	11,69 ± 0,33	12,13 ± 0,34	12,47 ± 0,33	12,67 ± 0,42	12,96 ± 0,46	13,16 ± 0,46	13,44 ± 0,49	13,49 ± 0,51
50	AA	10,84 ± 0,10	11,36 ± 0,18	11,87 ± 0,20	12,27 ± 0,25	12,52 ± 0,27	12,74 ± 0,27	12,86 ± 0,29	13,04 ± 0,30	13,20 ± 0,26	13,29 ± 0,41
	MM	10,83 ± 0,07	11,36 ± 0,14	11,89 ± 0,31	12,32 ± 0,35	12,54 ± 0,42	12,83 ± 0,49	12,95 ± 0,50	13,10 ± 0,52	13,25 ± 0,57	13,32 ± 0,54
	MP	10,86 ± 0,08	11,32 ± 0,18	11,84 ± 0,26	12,30 ± 0,30	12,61 ± 0,27	12,83 ± 0,33	13,00 ± 0,41	13,26 ± 0,41	13,45 ± 0,36	13,54 ± 0,44

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Tabela 1 – Continuação...

TF	EA	Gerações									
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
10	AA	12,66 ± 0,38	12,74 ± 0,42	12,85 ± 0,46	12,87 ± 0,51	12,97 ± 0,52	13,05 ± 0,62	13,14 ± 0,55	13,22 ± 0,59	13,28 ± 0,62	13,30 ± 0,66
	MM	12,85 ± 0,42	13,08 ± 0,51	13,09 ± 0,50	13,19 ± 0,58	13,24 ± 0,51	13,27 ± 0,53	13,30 ± 0,52	13,31 ± 0,61	13,36 ± 0,63	13,38 ± 0,64
	MP	12,95 ± 0,53	13,10 ± 0,58	13,20 ± 0,58	13,30 ± 0,55	13,35 ± 0,51	13,42 ± 0,55	13,47 ± 0,57	13,51 ± 0,52	13,54 ± 0,64	13,60 ± 0,60
20	AA	13,10 ± 0,57	13,18 ± 0,66	13,19 ± 0,73	13,24 ± 0,74	13,33 ± 0,74	13,35 ± 0,75	13,41 ± 0,78	13,46 ± 0,82	13,48 ± 0,82	13,50 ± 0,74
	MM	13,07 ± 0,46	13,18 ± 0,51	13,22 ± 0,58	13,28 ± 0,61	13,41 ± 0,58	13,45 ± 0,63	13,46 ± 0,66	13,51 ± 0,66	13,53 ± 0,69	13,54 ± 0,69
	MP	13,17 ± 0,66	13,29 ± 0,70	13,43 ± 0,66	13,52 ± 0,69	13,60 ± 0,76	13,68 ± 0,84	13,74 ± 0,76	13,83 ± 0,66	13,85 ± 0,73	13,88 ± 0,71
30	AA	13,19 ± 0,49	13,31 ± 0,54	13,35 ± 0,53	13,41 ± 0,57	13,44 ± 0,59	13,46 ± 0,54	13,49 ± 0,57	13,50 ± 0,58	13,52 ± 0,56	13,54 ± 0,56
	MM	13,18 ± 0,57	13,28 ± 0,52	13,31 ± 0,56	13,31 ± 0,57	13,35 ± 0,58	13,38 ± 0,64	13,41 ± 0,58	13,41 ± 0,63	13,43 ± 0,60	13,44 ± 0,57
	MP	13,57 ± 0,54	13,72 ± 0,56	13,76 ± 0,55	13,83 ± 0,59	13,94 ± 0,59	13,97 ± 0,56	13,99 ± 0,55	14,00 ± 0,53	14,04 ± 0,63	14,09 ± 0,59
40	AA	13,50 ± 0,55	13,55 ± 0,55	13,57 ± 0,52	13,58 ± 0,58	13,60 ± 0,60	13,61 ± 0,57	13,64 ± 0,60	13,64 ± 0,59	13,68 ± 0,56	13,69 ± 0,59
	MM	13,57 ± 0,45	13,63 ± 0,48	13,72 ± 0,57	13,75 ± 0,55	13,77 ± 0,56	13,78 ± 0,58	13,80 ± 0,58	13,83 ± 0,58	13,87 ± 0,59	13,88 ± 0,57
	MP	13,63 ± 0,55	13,72 ± 0,60	13,80 ± 0,54	13,85 ± 0,62	13,89 ± 0,61	13,93 ± 0,67	13,95 ± 0,72	13,99 ± 0,67	14,04 ± 0,65	14,09 ± 0,72
50	AA	13,30 ± 0,46	13,36 ± 0,56	13,42 ± 0,68	13,49 ± 0,69	13,52 ± 0,69	13,56 ± 0,67	13,58 ± 0,69	13,59 ± 0,66	13,59 ± 0,70	13,60 ± 0,69
	MM	13,39 ± 0,56	13,50 ± 0,60	13,54 ± 0,57	13,63 ± 0,57	13,65 ± 0,57	13,65 ± 0,58	13,75 ± 0,60	13,76 ± 0,57	13,78 ± 0,58	13,78 ± 0,59
	MP	13,62 ± 0,47	13,70 ± 0,42	13,84 ± 0,48	13,87 ± 0,45	13,93 ± 0,42	14,01 ± 0,45	14,02 ± 0,40	14,05 ± 0,45	14,12 ± 0,43	14,14 ± 0,45

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Tabela 2 – Médias do valor fenotípico (VF) e da endogamia (F), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) durante 20 gerações sob MAS, de acordo com o tamanho de família (10, 20, 30, 40 e 50 descendentes) e a estratégia de acasalamento (AA – Acasalamento ao Acaso; MM – Melhores vs Melhores; MP – Melhores vs Piores).

TF	EA	Parâmetros	
		VF	F
10	AA	12,434 ± 0,450	0,525 ± 0,093
	MM	12,567 ± 0,425	0,555 ± 0,092
	MP	12,610 ± 0,473	0,464 ± 0,072
20	AA	12,716 ± 0,574	0,647 ± 0,070
	MM	12,719 ± 0,470	0,628 ± 0,065
	MP	12,845 ± 0,604	0,553 ± 0,062
30	AA	12,834 ± 0,491	0,691 ± 0,061
	MM	12,800 ± 0,485	0,697 ± 0,057
	MP	13,086 ± 0,478	0,592 ± 0,052
40	AA	12,994 ± 0,481	0,684 ± 0,044
	MM	13,101 ± 0,451	0,705 ± 0,045
	MP	13,148 ± 0,509	0,615 ± 0,066
50	AA	12,949 ± 0,489	0,723 ± 0,056
	MM	13,040 ± 0,501	0,726 ± 0,041
	MP	13,216 ± 0,377	0,643 ± 0,045

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Ressalta-se ainda que a seleção com base no acasalamento seletivo (MP) é mais eficiente que as demais (AA e MM) ao admitir diferentes tamanhos de família. Ela possibilita ganhos genéticos e fenotípicos similares ou superiores em famílias com menor número de descendentes. Famílias com apenas 20 progênie, que adotaram MP, apresentaram a partir da 12ª geração ganhos fenotípicos superiores aos obtidos em um programa que utiliza TF de 30 e as estratégias AA e MM. Considerando gerações mais avançadas, seu progresso fenotípico pode superar até os TF de 40 e 50 que não adotaram o acasalamento estratégico (MP). Os ganhos providos com 30 e 40 descendentes ao adotar o MP também foram superiores, a partir da 7ª / 8ª geração, em comparação as amostragens sob AA e MM para TF com 40 e 50 indivíduos, respectivamente.

3.2. Característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$)

Submetendo uma população inicial com a mesma estrutura genômica às estratégias de acasalamento sob MAS durante 20 gerações, porém considerando uma característica quantitativa de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$), tem-se como médias fenotípicas os valores apresentados na Tabela 3, com seus respectivos desvios padrão.

Pelos valores fenotípicos constata-se novamente a eficiência do acasalamento seletivo (MP) sobre as demais estratégias de amostragem, face aos incrementos superiores. Na Tabela 4 são apresentadas às médias gerais dos parâmetros valor fenotípico e endogamia, juntamente com seus desvios padrão, nos diferentes cenários. Nela observa-se que o incremento fenotípico médio foi superior em analogia à característica anterior ($h^2 = 0,10$), por considerar um caráter com maior herdabilidade. Consequentemente, às respostas dos processos seletivos serão superiores. As médias endogâmicas evidenciaram valores ligeiramente inferiores ao caráter de baixa herdabilidade, embora as diferenças entre os tipos de acasalamento, de acordo com o TF, mantiveram-se semelhantes. Essa menor magnitude do nível endogâmico favorece os ganhos fenotípicos. De acordo com Falconer & Mackay (1996) a principal consequência causada pela endogamia é o fenômeno conhecido como depressão endogâmica. Ele caracteriza pela redução do valor médio fenotípico.

Visando maior controle da endogamia, Meuwissen & Woolliams (1994) destacam-se a busca por novas metodologias experimentais para minimizar os impactos endogâmicos, retardando o seu aparecimento. Esse fato permitirá uma melhor utilização da variabilidade genética disponível, otimizando os programas de melhoramento genético.

Os resultados apresentados nas Tabelas 3 e 4 seguiram os mesmos padrões da característica de baixa herdabilidade, com supremacia da estratégia seletiva (MP), propiciando maiores progressos fenotípicos e simultaneamente maior controle na elevação das taxas endogâmicas. Os benefícios do MP não se restringem ao mesmo tamanho de família. Conforme mencionado anteriormente, sua vantagem se estende para diferentes tamanhos, viabilizando a condução de programas de seleção, face aos menores recursos a serem dispendidos em experimentos com menor número de indivíduos.

Tabela 3 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, de acordo com o tamanho de família (10, 20, 30, 40 e 50 descendentes) e a estratégia de acasalamento (AA – Acasalamento ao Acaso; MM – Melhores vs Melhores; MP – Melhores vs Piores).

TF	EA	Gerações									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
10	AA	11,67 ± 0,19	12,33 ± 0,26	12,76 ± 0,32	13,38 ± 0,39	14,00 ± 0,46	14,53 ± 0,61	15,12 ± 0,65	15,70 ± 0,79	16,16 ± 0,79	16,58 ± 0,86
	MM	11,68 ± 0,19	12,24 ± 0,29	12,80 ± 0,34	13,46 ± 0,37	14,12 ± 0,47	14,73 ± 0,42	15,25 ± 0,40	15,87 ± 0,48	16,35 ± 0,51	16,87 ± 0,65
	MP	11,62 ± 0,23	12,59 ± 0,31	13,33 ± 0,43	13,98 ± 0,58	14,65 ± 0,59	15,23 ± 0,64	15,97 ± 0,61	16,49 ± 0,72	16,89 ± 0,69	17,26 ± 0,65
20	AA	11,72 ± 0,13	12,29 ± 0,33	13,15 ± 0,28	14,01 ± 0,44	14,69 ± 0,52	15,40 ± 0,61	16,11 ± 0,70	16,62 ± 0,70	17,07 ± 0,69	17,37 ± 0,82
	MM	11,70 ± 0,16	12,39 ± 0,26	13,21 ± 0,31	13,97 ± 0,28	14,57 ± 0,51	15,28 ± 0,67	16,03 ± 0,63	16,47 ± 0,66	17,04 ± 0,73	17,41 ± 0,81
	MP	11,68 ± 0,16	12,88 ± 0,24	13,85 ± 0,34	14,73 ± 0,45	15,59 ± 0,47	16,24 ± 0,61	16,94 ± 0,70	17,42 ± 0,82	17,94 ± 0,86	18,31 ± 1,00
30	AA	11,64 ± 0,10	12,28 ± 0,23	13,19 ± 0,36	14,10 ± 0,46	14,82 ± 0,44	15,43 ± 0,43	16,04 ± 0,53	16,69 ± 0,56	17,10 ± 0,67	17,33 ± 0,81
	MM	11,65 ± 0,11	12,36 ± 0,21	13,21 ± 0,38	14,30 ± 0,38	15,09 ± 0,51	15,77 ± 0,55	16,48 ± 0,57	17,06 ± 0,55	17,44 ± 0,75	17,72 ± 0,84
	MP	11,65 ± 0,10	12,89 ± 0,34	14,19 ± 0,45	15,15 ± 0,41	15,98 ± 0,52	16,70 ± 0,49	17,32 ± 0,60	17,86 ± 0,61	18,27 ± 0,56	18,69 ± 0,58
40	AA	11,66 ± 0,09	12,31 ± 0,24	13,36 ± 0,43	14,18 ± 0,52	14,89 ± 0,66	15,58 ± 0,77	16,07 ± 0,79	16,58 ± 0,89	17,04 ± 0,92	17,29 ± 0,90
	MM	11,66 ± 0,14	12,41 ± 0,19	13,50 ± 0,46	14,45 ± 0,60	15,32 ± 0,65	16,02 ± 0,69	16,62 ± 0,66	17,03 ± 0,76	17,46 ± 0,82	17,82 ± 0,93
	MP	11,65 ± 0,10	12,87 ± 0,41	14,21 ± 0,60	15,12 ± 0,67	16,12 ± 0,76	16,86 ± 0,74	17,44 ± 0,68	17,97 ± 0,69	18,42 ± 0,85	18,75 ± 0,84
50	AA	11,65 ± 0,08	12,43 ± 0,16	13,56 ± 0,32	14,49 ± 0,43	15,27 ± 0,46	16,04 ± 0,48	16,58 ± 0,66	17,11 ± 0,66	17,49 ± 0,82	17,88 ± 0,96
	MM	11,63 ± 0,08	12,35 ± 0,25	13,49 ± 0,53	14,45 ± 0,69	15,31 ± 0,80	16,03 ± 0,95	16,62 ± 1,15	17,07 ± 1,26	17,46 ± 1,36	17,84 ± 1,38
	MP	11,66 ± 0,07	12,94 ± 0,22	14,15 ± 0,50	15,12 ± 0,70	15,96 ± 0,73	16,72 ± 0,66	17,32 ± 0,77	17,87 ± 0,75	18,19 ± 0,85	18,44 ± 0,92

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Tabela 3 – Continuação...

TF	EA	Gerações									
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
10	AA	17,04 ± 0,77	17,51 ± 0,90	17,92 ± 0,96	18,16 ± 0,99	18,36 ± 1,06	18,70 ± 1,04	19,01 ± 1,00	19,11 ± 0,87	19,24 ± 0,89	19,36 ± 0,84
	MM	17,44 ± 0,75	17,92 ± 0,77	18,11 ± 0,75	18,37 ± 0,78	18,64 ± 0,82	19,09 ± 0,72	19,23 ± 0,77	19,39 ± 0,73	19,52 ± 0,78	19,61 ± 0,78
	MP	17,72 ± 0,80	18,05 ± 0,70	18,32 ± 0,78	18,70 ± 0,83	18,91 ± 0,76	19,21 ± 0,86	19,40 ± 0,83	19,60 ± 0,87	19,79 ± 0,85	20,00 ± 0,91
20	AA	17,65 ± 0,84	18,00 ± 0,90	18,04 ± 0,98	18,23 ± 0,96	18,39 ± 1,08	18,52 ± 1,14	18,66 ± 1,15	18,72 ± 1,22	18,73 ± 1,20	18,73 ± 1,18
	MM	17,72 ± 0,96	18,17 ± 0,98	18,25 ± 0,96	18,36 ± 1,03	18,53 ± 1,03	18,81 ± 1,08	19,01 ± 1,05	19,03 ± 1,11	19,14 ± 1,20	19,14 ± 1,23
	MP	18,56 ± 1,04	18,87 ± 1,06	19,12 ± 1,11	19,32 ± 1,09	19,35 ± 1,15	19,48 ± 1,09	19,54 ± 1,18	19,58 ± 1,19	19,70 ± 1,23	19,73 ± 1,18
30	AA	17,73 ± 0,88	18,01 ± 1,00	18,10 ± 1,15	18,19 ± 1,22	18,32 ± 1,32	18,39 ± 1,32	18,47 ± 1,39	18,53 ± 1,41	18,62 ± 1,43	18,53 ± 1,43
	MM	18,22 ± 0,96	18,51 ± 0,94	18,68 ± 0,98	18,79 ± 1,00	18,89 ± 1,01	19,00 ± 1,11	19,01 ± 1,09	19,06 ± 1,14	19,04 ± 1,20	19,06 ± 1,25
	MP	19,05 ± 0,62	19,35 ± 0,67	19,53 ± 0,67	19,69 ± 0,72	19,85 ± 0,78	19,90 ± 0,76	19,99 ± 0,78	20,03 ± 0,79	20,07 ± 0,80	20,10 ± 0,79
40	AA	17,47 ± 0,92	17,70 ± 0,95	17,80 ± 1,04	17,87 ± 0,96	18,02 ± 1,02	18,08 ± 1,01	18,13 ± 0,98	18,18 ± 1,00	18,19 ± 1,02	18,19 ± 0,98
	MM	18,07 ± 0,92	18,35 ± 0,91	18,46 ± 0,99	18,51 ± 1,03	18,64 ± 1,04	18,71 ± 0,97	18,75 ± 0,99	18,78 ± 1,01	18,78 ± 0,99	18,79 ± 1,03
	MP	18,92 ± 0,90	19,12 ± 1,02	19,31 ± 0,86	19,39 ± 0,91	19,46 ± 0,86	19,53 ± 0,93	19,62 ± 0,92	19,65 ± 0,94	19,66 ± 0,92	19,67 ± 0,93
50	AA	18,11 ± 1,10	18,37 ± 1,23	18,52 ± 1,27	18,54 ± 1,33	18,60 ± 1,37	18,62 ± 1,42	18,62 ± 1,42	18,65 ± 1,48	18,67 ± 1,45	18,68 ± 1,41
	MM	18,13 ± 1,39	18,29 ± 1,43	18,34 ± 1,55	18,39 ± 1,57	18,45 ± 1,65	18,50 ± 1,68	18,52 ± 1,60	18,54 ± 1,60	18,54 ± 1,62	18,56 ± 1,69
	MP	18,66 ± 1,04	18,84 ± 1,08	18,97 ± 1,04	19,05 ± 1,07	19,09 ± 1,14	19,16 ± 1,14	19,18 ± 1,13	19,20 ± 1,10	19,24 ± 1,12	19,26 ± 1,09

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Tabela 4 – Médias do valor fenotípico (VF) e da endogamia (F), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) durante 20 gerações sob MAS, de acordo com o tamanho de família (10, 20, 30, 40 e 50 descendentes) e a estratégia de acasalamento (AA – Acasalamento ao Acaso; MM – Melhores vs Melhores; MP – Melhores vs Piores).

TF	EA	Parâmetros	
		VF	F
10	AA	16,332 ± 0,746	0,488 ± 0,068
	MM	16,534 ± 0,616	0,484 ± 0,054
	MP	16,884 ± 0,683	0,434 ± 0,057
20	AA	16,605 ± 0,818	0,628 ± 0,077
	MM	16,712 ± 0,811	0,619 ± 0,070
	MP	17,442 ± 0,877	0,563 ± 0,069
30	AA	16,575 ± 0,895	0,676 ± 0,075
	MM	16,967 ± 0,827	0,657 ± 0,065
	MP	17,813 ± 0,619	0,605 ± 0,052
40	AA	16,429 ± 0,841	0,717 ± 0,040
	MM	16,906 ± 0,814	0,689 ± 0,062
	MP	17,686 ± 0,788	0,642 ± 0,050
50	AA	16,893 ± 0,958	0,702 ± 0,048
	MM	16,824 ± 1,195	0,705 ± 0,049
	MP	17,451 ± 0,899	0,649 ± 0,043

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Nesta característica o MP mostrou-se mais eficiente na resposta fenotípica já a partir das primeiras gerações sob MAS, em todos os cenários. Mesmo considerando TF distintos, ele supera os demais tipos de acasalamento no incremento fenotípico, requerendo menor número de indivíduos para determinado poder de detecção de QTL. Assim, respostas iguais ou superiores na MAS são obtidas, especialmente em gerações mais avançadas, ao comparar os TF de 10 e 20 sob MP com os demais tamanhos de maiores magnitudes, todavia admitindo as estratégias AA e MM. Ressalta-se que nesta característica o acasalamento seletivo proporcionou otimização nos valores fenotípicos principalmente para os TF com 30 e 40 descendentes. Logo, a maior herdabilidade da característica sob seleção favorece melhores performances com a utilização de menor número de indivíduos, devido ao caráter preditivo da herdabilidade na precisão e na acurácia do valor fenotípico como indicador do valor genético (Falconer & Mackay, 1996).

3.3. Característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$)

Considerando a seleção para característica de alta herdabilidade, com valor de 0,70, tem-se na Tabela 5 os valores fenotípicos médios, e respectivos desvios padrão, obtidos ao longo de 20 gerações sob MAS. Na Tabela 6 são apresentadas, juntamente com seus desvios padrão, às médias gerais dos parâmetros valor fenotípico e endogamia durante as gerações.

Devido a maior acurácia da herdabilidade na predição dos valores fenotípicos, os incrementos médios como resposta a MAS foram superiores em comparação as características de herdabilidade inferior. A média endogâmica resultante em cada cenário evidenciou equivalência relativa ao caráter com herdabilidade de 0,40, exceto para famílias com 10 descendentes, com médias ligeiramente superiores. Em analogia ao caráter de baixa herdabilidade, as médias foram menores para os TF de 20, 30, 40 e 50 sob AA e MM, embora superiores ao considerar a estratégia MP.

As diferenças entre as médias endogâmicas para os três acasalamentos, dentro de cada cenário (TF), mostraram-se de magnitude inferior, especialmente ao relacionar com as diferenças obtidas para característica de baixa herdabilidade. A seleção fenotípica para caráter de alta herdabilidade apresenta maior vantagem, pois o fenótipo reflete a constituição genética do indivíduo. Em características de baixa herdabilidade, em que o fenótipo não reflete o genótipo, estratégias de seleção são necessárias para otimizar seu melhoramento, como a seleção com base no genótipo (MAS), que seleciona os indivíduos em nível de DNA (Dekkers, 2004; Li et al., 2005).

Desta forma, metodologias que visam implementar a seleção genômica, como as estratégias seletivas, terão maior impacto em características de baixa herdabilidade. Nestas, a relevância da MAS torna-se mais proeminente face a importância do ambiente na determinação do valor fenotípico. Logo, a herdabilidade pode ser definida como o parâmetro que quantifica a participação do ambiente na determinação da característica, cujos valores de baixa magnitude refletirão instabilidade em sua expressão fenotípica.

Todavia, apesar da menor magnitude na diferença dos incrementos, quer seja para retardar os níveis endogâmicos ou aumentar o ganho fenotípico, a estratégia seletiva de acasalamento foi superior às demais. Em todos os cenários ela proporcionou, em média, melhores respostas nos parâmetros avaliados.

Tabela 5 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, de acordo com o tamanho de família (10, 20, 30, 40 e 50 descendentes) e a estratégia de acasalamento (AA – Acasalamento ao Acaso; MM – Melhores vs Melhores; MP – Melhores vs Piores).

TF	EA	Gerações									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
10	AA	13,13 ± 0,18	14,45 ± 0,23	15,51 ± 0,26	16,40 ± 0,41	17,17 ± 0,32	18,07 ± 0,40	18,83 ± 0,46	19,44 ± 0,67	20,01 ± 0,69	20,59 ± 0,78
	MM	13,18 ± 0,15	14,44 ± 0,25	15,42 ± 0,42	16,45 ± 0,56	17,38 ± 0,55	18,37 ± 0,62	19,20 ± 0,81	20,00 ± 0,79	20,43 ± 0,95	21,11 ± 1,05
	MP	13,18 ± 0,28	14,71 ± 0,38	15,95 ± 0,52	17,05 ± 0,56	18,00 ± 0,61	18,79 ± 0,69	19,50 ± 0,79	20,26 ± 0,87	20,77 ± 0,94	21,35 ± 0,89
20	AA	13,21 ± 0,14	14,48 ± 0,27	15,72 ± 0,38	17,00 ± 0,60	18,03 ± 0,82	18,87 ± 0,84	19,59 ± 0,89	20,35 ± 1,04	21,01 ± 1,21	21,55 ± 1,32
	MM	13,26 ± 0,16	14,48 ± 0,25	15,66 ± 0,42	16,73 ± 0,53	18,01 ± 0,63	19,02 ± 0,79	19,76 ± 0,85	20,41 ± 0,89	21,08 ± 0,91	21,55 ± 0,96
	MP	13,24 ± 0,15	15,33 ± 0,32	16,93 ± 0,45	18,08 ± 0,44	19,13 ± 0,61	20,01 ± 0,58	20,72 ± 0,68	21,34 ± 0,70	21,84 ± 0,76	22,22 ± 0,84
30	AA	13,19 ± 0,12	14,49 ± 0,38	16,05 ± 0,48	17,20 ± 0,72	18,34 ± 1,00	19,22 ± 1,13	20,11 ± 1,29	20,78 ± 1,39	21,31 ± 1,51	21,78 ± 1,59
	MM	13,24 ± 0,10	14,55 ± 0,41	15,82 ± 0,75	17,04 ± 0,95	18,27 ± 1,13	19,20 ± 1,37	19,89 ± 1,50	20,52 ± 1,66	21,17 ± 1,81	21,62 ± 1,76
	MP	13,25 ± 0,13	15,66 ± 0,40	17,37 ± 0,56	18,59 ± 0,68	19,39 ± 0,69	20,11 ± 0,75	20,78 ± 0,76	21,28 ± 0,64	21,78 ± 0,70	22,09 ± 0,70
40	AA	13,22 ± 0,09	14,64 ± 0,32	16,03 ± 0,51	17,39 ± 0,58	18,47 ± 0,81	19,51 ± 0,88	20,35 ± 0,99	21,06 ± 1,14	21,55 ± 1,27	22,01 ± 1,40
	MM	13,21 ± 0,10	14,66 ± 0,34	15,97 ± 0,54	17,26 ± 0,83	18,21 ± 0,85	19,22 ± 0,97	20,03 ± 1,07	20,66 ± 1,17	21,19 ± 1,20	21,62 ± 1,26
	MP	13,20 ± 0,08	15,79 ± 0,42	17,34 ± 0,54	18,50 ± 0,57	19,39 ± 0,62	20,30 ± 0,84	20,92 ± 0,92	21,43 ± 1,04	21,88 ± 1,20	22,21 ± 1,31
50	AA	13,20 ± 0,08	14,50 ± 0,37	16,02 ± 0,73	17,41 ± 0,99	18,50 ± 1,02	19,41 ± 1,25	20,25 ± 1,33	21,03 ± 1,43	21,58 ± 1,45	22,00 ± 1,54
	MM	13,21 ± 0,09	14,56 ± 0,30	16,10 ± 0,53	17,50 ± 0,87	18,54 ± 0,99	19,46 ± 1,16	20,29 ± 1,30	21,01 ± 1,31	21,46 ± 1,36	21,78 ± 1,35
	MP	13,19 ± 0,08	15,90 ± 0,35	17,60 ± 0,42	18,75 ± 0,41	19,71 ± 0,38	20,40 ± 0,37	21,09 ± 0,32	21,61 ± 0,37	22,00 ± 0,49	22,34 ± 0,56

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Tabela 5 – Continuação...

TF	EA	Gerações									
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
10	AA	21,03 ± 0,84	21,63 ± 0,91	22,04 ± 0,97	22,30 ± 1,00	22,62 ± 0,99	22,78 ± 1,02	23,06 ± 1,06	23,27 ± 1,09	23,49 ± 1,09	23,50 ± 1,07
	MM	21,45 ± 1,15	22,01 ± 1,13	22,39 ± 1,16	22,71 ± 1,12	23,04 ± 1,16	23,22 ± 1,14	23,55 ± 1,16	23,65 ± 1,23	24,00 ± 1,18	24,06 ± 1,25
	MP	21,87 ± 0,99	22,30 ± 0,99	22,63 ± 1,06	22,96 ± 1,06	23,27 ± 1,26	23,44 ± 1,29	23,75 ± 1,31	23,98 ± 1,39	24,20 ± 1,45	24,29 ± 1,43
20	AA	22,02 ± 1,40	22,40 ± 1,54	22,62 ± 1,50	22,81 ± 1,58	23,04 ± 1,61	23,14 ± 1,65	23,30 ± 1,65	23,41 ± 1,72	23,45 ± 1,77	23,48 ± 1,75
	MM	22,01 ± 0,95	22,31 ± 1,04	22,56 ± 1,10	22,81 ± 1,17	23,05 ± 1,18	23,16 ± 1,24	23,34 ± 1,33	23,41 ± 1,30	23,50 ± 1,38	23,54 ± 1,40
	MP	22,61 ± 0,89	22,94 ± 0,92	23,16 ± 0,94	23,43 ± 1,00	23,66 ± 1,12	23,81 ± 1,16	23,90 ± 1,19	23,94 ± 1,26	24,03 ± 1,28	24,07 ± 1,29
30	AA	22,16 ± 1,83	22,44 ± 1,93	22,67 ± 2,11	23,01 ± 2,17	23,06 ± 2,22	23,07 ± 2,25	23,14 ± 2,24	23,21 ± 2,33	23,25 ± 2,32	23,27 ± 2,34
	MM	22,05 ± 1,86	22,25 ± 1,94	22,55 ± 1,98	22,70 ± 2,03	22,82 ± 2,02	22,89 ± 2,08	23,01 ± 2,11	23,06 ± 2,11	23,09 ± 2,08	23,12 ± 2,07
	MP	22,36 ± 0,76	22,71 ± 0,85	22,96 ± 0,91	23,07 ± 0,98	23,20 ± 1,04	23,25 ± 1,13	23,33 ± 1,12	23,36 ± 1,17	23,39 ± 1,18	23,40 ± 1,21
40	AA	22,15 ± 1,45	22,44 ± 1,54	22,67 ± 1,63	22,93 ± 1,70	23,04 ± 1,83	23,11 ± 1,83	23,12 ± 1,87	23,14 ± 1,87	23,20 ± 1,90	23,25 ± 1,83
	MM	22,00 ± 1,35	22,21 ± 1,42	22,43 ± 1,48	22,58 ± 1,51	22,71 ± 1,53	22,77 ± 1,55	22,85 ± 1,54	22,87 ± 1,55	22,89 ± 1,56	23,01 ± 1,51
	MP	22,53 ± 1,42	22,71 ± 1,48	22,91 ± 1,44	23,05 ± 1,44	23,18 ± 1,44	23,25 ± 1,46	23,32 ± 1,41	23,33 ± 1,47	23,35 ± 1,49	23,39 ± 1,42
50	AA	22,20 ± 1,57	22,46 ± 1,55	22,59 ± 1,67	22,67 ± 1,69	22,76 ± 1,74	22,79 ± 1,75	22,92 ± 1,78	22,99 ± 1,77	23,00 ± 1,77	23,02 ± 1,77
	MM	22,09 ± 1,40	22,31 ± 1,45	22,34 ± 1,45	22,42 ± 1,42	22,56 ± 1,45	22,65 ± 1,48	22,70 ± 1,52	22,78 ± 1,52	22,82 ± 1,52	22,84 ± 1,51
	MP	22,56 ± 0,67	22,71 ± 0,75	22,81 ± 0,78	22,87 ± 0,84	22,94 ± 0,84	22,99 ± 0,87	23,01 ± 0,89	23,08 ± 0,90	23,11 ± 0,90	23,15 ± 0,89

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Tabela 6 – Médias do valor fenotípico (VF) e da endogamia (F), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$) durante 20 gerações sob MAS, de acordo com o tamanho de família (10, 20, 30, 40 e 50 descendentes) e a estratégia de acasalamento (AA – Acasalamento ao Acaso; MM – Melhores vs Melhores; MP – Melhores vs Piores).

TF	EA	Parâmetros	
		VF	F
10	AA	19,965 ± 1,116	0,529 ± 0,062
	MM	20,302 ± 0,926	0,526 ± 0,059
	MP	20,613 ± 0,959	0,499 ± 0,073
20	AA	20,474 ± 1,195	0,608 ± 0,057
	MM	20,482 ± 0,951	0,619 ± 0,046
	MP	21,219 ± 0,869	0,566 ± 0,059
30	AA	20,585 ± 1,683	0,662 ± 0,058
	MM	20,442 ± 1,711	0,668 ± 0,049
	MP	21,067 ± 0,837	0,622 ± 0,048
40	AA	20,662 ± 1,368	0,667 ± 0,053
	MM	20,417 ± 1,215	0,686 ± 0,057
	MP	21,099 ± 1,155	0,644 ± 0,048
50	AA	20,564 ± 1,415	0,692 ± 0,041
	MM	20,470 ± 1,249	0,689 ± 0,043
	MP	21,092 ± 0,635	0,673 ± 0,035

TF = tamanho de família; EA = estratégia de acasalamento.

Conforme mencionado para as características anteriores, os benefícios do acasalamento seletivo se estendem para tamanhos de família distintos. Por exemplo, a otimização nas respostas fenotípicas a longo prazo ao considerar apenas 10 descendentes sob a estratégia MP, em analogia as demais, contudo admitindo TF de 20, 30, 40 e 50. Bem como a supremacia no incremento das médias fenotípicas, já nas primeiras gerações, do TF com 20 progênies sob MP em comparação as famílias com 30, 40 e 50 indivíduos em que adotaram acasalamentos distintos (AA e MM).

Na presente característica ($h^2 = 0,70$), a estratégia seletiva potencializou os valores fenotípicos principalmente para o TF com 20 descendentes. Como mencionado, para característica de baixa herdabilidade o aumento no fenótipo foi proporcional ao aumento do TF. Já para o caráter de média herdabilidade genética o valor fenotípico foi de maior magnitude para os TF de 30 e 40. O maior vínculo genético desta característica requer menor número de indivíduos, para determinado desempenho fenotípico, especialmente ao admitir a estratégia seletiva (MP).

4. CONCLUSÕES

- A estratégia de acasalamento dos genitores mais contrastantes, entre os selecionados, de acordo com a distribuição dos extremos, mostrou-se eficiente no progresso fenotípico ao longo das gerações sob MAS.
- O acasalamento seletivo foi superior aos demais na capacidade de incrementar o valor do fenótipo no processo seletivo, em todos os tamanhos de família, nos três níveis de herdabilidade.
- Entre as estratégias de acasalamento, maior magnitude na diferença média dos parâmetros avaliados foi observada para característica de baixa herdabilidade, decaindo com o acréscimo da herdabilidade.
- Na característica de baixa herdabilidade, o acréscimo nos valores fenotípicos como resposta das populações submetidas à MAS elevou-se proporcionalmente com o aumento do tamanho de família. No caráter de média herdabilidade esta otimização foi atingida para os TF de 30 e 40. Já para o nível de alta herdabilidade a maximização foi alcançada em famílias com apenas 20 indivíduos.
- Menor tamanho de família é requerido para elevar o ganho fenotípico utilizando a estratégia de acasalamento seletivo à medida que o valor da herdabilidade da característica aumenta.

CAPÍTULO II

TAMANHO DE FAMÍLIA IDEAL SOB ACASALAMENTO SELETIVO NA SELEÇÃO ASSISTIDA POR MARCADORES MOLECULARES

1. INTRODUÇÃO

A genética molecular vem se tornando uma ferramenta auxiliar nos processos de seleção e melhoramento. Ela possibilita a identificação de regiões cromossômicas associadas a locos de características de relevância econômica (*Quantitative Trait Loci* - QTL), aprimorando os métodos seletivos através da seleção assistida por marcadores (*Marker Assisted Selection* – MAS) (Dekkers & Hospital, 2002).

A detecção de QTL pode ser feita através da análise de todo o genoma, utilizando marcadores microssatélites (Anderson et al., 1994). As regiões associadas com a expressão de características quantitativas são detectáveis quando estão em desequilíbrio gamético com o marcador genético. Segundo Mackay (2001), se um QTL está ligado a um loco marcador poderá haver diferença nos valores médios da característica quantitativa entre indivíduos com diferentes genótipos do loco marcador.

O tamanho da população e o número de família estão entre os fatores mais importantes para se obterem associações significativas entre o marcador e o QTL. Esses fatores são referidos como controláveis, podendo ser implementados para maximizar o mapeamento dos QTL (Zhu et al., 2001). Segundo Lander & Botstein (1989), experimentos com maior tamanho amostral podem detectar locos quantitativos de menores efeitos genéticos. Um grande número de famílias aumenta as chances de se ter pelo menos uma informativa em cada loco. Além disso, aumentar o tamanho dessas famílias otimizará ainda mais o poder de detecção de QTL, em analogia ao aumento do número de famílias (Van der Beek et al., 1995).

De acordo com Lander & Botstein (1989) e Darvasi & Soller (1992), a estratégia seletiva de genotipagem pode reduzir significativamente o número de

indivíduos requeridos para determinado poder de detecção de QTL. A detecção da associação marcador e QTL está diretamente relacionada com o número de indivíduos genotipados e sua divergência genética. No acasalamento seletivo os indivíduos que estão presentes no extremo superior e inferior da distribuição normal de determinado fenótipo avaliado em uma população experimental são acasalados, e seus descendentes genotipados. Logo, esta metodologia estratégica representa uma técnica de amostragem estatística.

A análise de agrupamento é uma técnica multivariada com o objetivo de propor uma estrutura classificatória ou o reconhecimento da existência de grupos. Ela divide o grupo original de observações em vários subgrupos, seguindo algum critério de similaridade ou dissimilaridade (Cruz & Regazzi, 1994).

Objetivou-se com este trabalho avaliar a estratégia de acasalamento seletivo via simulação de dados, em diferentes tamanhos de família, na tentativa de reduzir o número de descendentes por família exigidos para potencializar o ganho fenotípico ao utilizar à seleção assistida por marcadores moleculares.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Simulação dos genomas e das populações

Foi utilizado neste trabalho dados simulados pelo programa de simulação genética Genesys (*Genetic System*), versão 2009 (Euclides, 2009).

Foram simulados três genomas hipotéticos, separadamente, cuja distinção estava no valor da herdabilidade da característica. Cada genoma foi constituído de uma característica quantitativa com herdabilidade de 0,10; 0,40 e 0,70, respectivamente.

O genoma proposto estava caracterizado geneticamente:

- apresentava 958 centiMorgan (cM) de extensão;
- os marcadores moleculares foram dispostos estrategicamente a cada cinco cM, totalizando 191 marcadores;
- 200 locos quantitativos (QTL) associados à característica, distribuídos ao longo de 40 cromossomos de tamanho aleatório;
- os efeitos aditivos dos QTL foram simulados seguindo a distribuição normal dos dados fenotípicos;
- os locos quantitativos foram dialélicos e não possuíram desvios de dominância e nem epistasia;
- as frequências gênicas iniciais foram iguais para ambos os sexos;
- as frequências gênicas iniciais para os marcadores moleculares seguiram distribuição normal, apresentando valores próximos a 0,5;
- os efeitos de ambiente foram simulados conforme a distribuição normal;

- os dados fenotípicos simulados apresentaram média de 10,00 unidades e desvio padrão 2,00 unidades.

Para cada estrutura genômica simulada foi construída uma população base composta de 500 machos e 500 fêmeas (1.000 indivíduos), todos heterozigotos, não aparentados entre si. Com os 1.000 descendentes escolhidos aleatoriamente em cada população base, obtidos do cruzamento de 100 machos e 100 fêmeas (1 fêmea/macho), produzindo 10 filhos/fêmea/macho (1.000 indivíduos), formaram-se as populações iniciais. Cada população inicial foi submetida à seleção assistida por marcadores por 20 gerações consecutivas com 20 repetições, visando minimizar os efeitos da flutuação genética. A seleção foi conduzida com a finalidade de incrementar o valor fenotípico.

2.2. Estratégias de seleção

A partir de cada uma das três populações iniciais, os reprodutores foram selecionados com base em seus genótipos, de acordo com o número de marcadores moleculares identificados que estariam estatisticamente associados aos locos quantitativos. Desta forma, os genitores eleitos em cada geração representavam os indivíduos detentores de maior informatividade dos marcadores, ou seja, aqueles que apresentavam maior número de marcadores ligados aos QTL. A cada geração, os 10 machos e as 10 fêmeas (1 fêmea/macho) que obtiveram o maior número de marcadores informativos foram acasalados. O número de progênie em cada acasalamento foi dependente do tamanho de família (TF) admitido. Esses descendentes formavam a geração seguinte.

Nas populações para mapeamento de QTL os genitores devem possuir variação genética e fenotípica, o que facilitará a identificação de marcadores informativos (polimórficos), possibilitando traçar eventos de recombinação para mapeamento dos locos quantitativos (Liu, 1998). A partir da escolha dos parentais, desenvolve-se uma progênie numerosa para obter um número suficientemente grande de eventos meióticos, que possibilite estimar a frequência de recombinação genética entre os marcadores (Ferreira & Grattapaglia, 1998).

Neste contexto, na seleção assistida por marcadores, o acasalamento seletivo seguindo a premissa da distribuição dos extremos, ou seja, da genotipagem seletiva, foi escolhido para desenvolver as populações, acasalando os genitores mais

contrastantes, entre os 20 selecionados (10 machos e 10 fêmeas). A justificativa da utilização dessa metodologia é decorrente aos resultados favoráveis obtidos entre as estratégias de acasalamento avaliadas no capítulo anterior. O acasalamento seletivo favoreceu a variabilidade genética entre os genitores selecionados, face à superioridade nos ganhos fenotípicos e a inferioridade nos níveis endogâmicos resultantes neste acasalamento.

A partir das populações iniciais, obtidas para cada genoma (nível de herdabilidade), foram simuladas 10 seleções assistida por marcadores, correspondendo a 10 diferentes tamanhos de família, todas partindo do mesmo valor fenotípico (10,00 unidades). Em cada seleção, as famílias foram compostas de 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 e 50 descendentes. O número de 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 450 e 500 indivíduos foi mantido em cada geração sob MAS, oriundos de 10 acasalamentos seletivos (melhores vs piores), resultando cada qual 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 e 50 progênies, respectivamente.

A identificação de associações entre marcadores e QTL na seleção assistida por marcadores deu-se por meio do método da marca simples. Este método verifica a associação entre cada marcador e a característica de interesse, testando a hipótese nula de que não existe distinção entre as médias fenotípicas de diferentes classes genotípicas dos marcadores. A análise de regressão linear entre os genótipos dos marcadores associados aos QTL e os valores fenotípicos dos descendentes dos acasalamentos foi o teste estatístico utilizado no método. Adotou-se o nível de significância de 5% na regressão linear simples.

2.3. Parâmetros avaliados

Para comparação dos diferentes tamanhos de família adotados na seleção assistida por marcadores foram estimados os valores fenotípicos em cada geração. Também foram estimados os valores médios da endogamia e de alelos favoráveis fixados durante as 20 gerações. As comparações entre os parâmetros genéticos estimados foram realizadas dentro de cada nível de herdabilidade.

2.4. Análises estatísticas

Com base nos valores fenotípicos obtidos ao longo das 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, os tamanhos de família (TF) foram agrupados utilizando análise de agrupamento, por meio do método de otimização proposto por Tocher. Na aplicação dessa técnica de agrupamento, os TF foram considerados como tratamentos. As famílias com número de 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 e 50 descendentes representavam os tratamentos 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10, respectivamente. Cada geração representou uma variável, totalizando 20 variáveis. Elas foram utilizadas com a finalidade de propor uma estrutura classificatória para formação de grupos similares entre os TF.

O método de Tocher é bastante difundido na análise de agrupamento, especialmente na área de melhoramento genético. Ele iniciou-se com a obtenção da matriz de dissimilaridade (distância) entre os tratamentos, sobre a qual foi identificado o par mais similar. Essa matriz foi obtida a partir das informações de diversas gerações, construída com base nas mensurações (estimativas dos valores fenotípicos médios) em cada uma das variáveis (gerações).

Entre os procedimentos disponíveis para obtenção dessa matriz, à distância euclidiana se destaca. Quanto maior o valor dessa distância, menor é a semelhança entre os tratamentos. Considerando X_{ij} a observação no i -ésimo tratamento (TF) para a j -ésima variável (geração), definiu-se a distância euclidiana entre o par de tratamentos i e i' , por meio da seguinte expressão:

$$d_{ii'} = \sqrt{\sum_{j=1}^p (X_{ij} - X_{i'j})^2},$$

em que p é o número de variáveis (gerações).

Entretanto, devido à relação da distância euclidiana com o número de variáveis consideradas, cujo valor sempre aumenta com o acréscimo do número de variáveis analisadas, foi utilizado para o cálculo das matrizes de dissimilaridades à distância euclidiana média, dada por:

$$d_{ii'} = \Delta_{ii'} = \sqrt{\frac{1}{p} \sum_{j=1}^p (X_{ij} - X_{i'j})^2}$$

No método proposto por Tocher realizou-se a partição do conjunto de tratamentos em subgrupos não-vazios e mutuamente exclusivos. Neste método,

adotou-se o critério de manter a distância média intragrupos (dentro de cada grupo) sempre inferior a qualquer distância intergrupos (entre grupos) (Rao, 1952).

Identificou-se na matriz de dissimilaridade o par de tratamentos com as menores distâncias (mais similares), os quais formaram o grupo inicial. A partir daí foi avaliada a possibilidade de inclusão de novos TF ao grupo formado, ou mesmo se haveria a necessidade de formar novos grupos.

Estas análises foram realizadas dentro de cada nível de herdabilidade ($h^2 = 0,10; 0,40$ e $0,70$). Elas foram processadas utilizando o Sistema de Análise Estatísticas – SAEG (Saeg, 2007), descrito por Ribeiro Junior & Melo (2008).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$)

Na Tabela 1 estão os valores fenotípicos médios e seus respectivos desvios padrão obtidos para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) ao longo de 20 gerações sob MAS.

A partir das primeiras gerações foram observados padrões de similaridades entre tamanhos de família específicos, se estendendo até a 20ª geração. Semelhanças no desempenho fenotípico foram obtidas entre TF de 5 e 10, 15 a 25 e 30 a 50 descendentes. Famílias com 5 e 10 progênes propiciaram os menores incrementos fenotípicos, visto que em amostras pequenas somente os QTL de grande efeito são passíveis de identificação. De 15 a 25 descendentes os ganhos foram intermediários. Já nas famílias com 30 a 50 progênes observa-se determinada correspondência nos valores fenotípicos durante todas as gerações, sendo superiores em comparação as menores famílias.

O tamanho da população e o número de família são fatores fundamentais para se obterem resultados consistentes em trabalho de mapeamento. De acordo com Young (1994) e Bhering & Cruz (2008), amostras pequenas apresentarão provavelmente baixa resolução no mapeamento, dificultando a detecção de QTL de pequeno efeito. Esse tamanho limitado disponibiliza poucos genótipos para análise de QTL, minimizando sua associação com os marcadores e, futuramente, sua utilização nas gerações subsequentes sob MAS. O tamanho adequado da população é dependente do tipo de população. Populações que maximizam a dissimilaridade

genética entre seus genitores, a exemplo das resultantes da estratégia seletiva de acasalamento ou populações F_2 , requerem menores tamanhos para determinado poder de detecção de QTL. A vantagem da utilização dos genótipos dessas populações é devido ao maior desequilíbrio gamético encontrado em seus locos (Lannes et al., 2004). Todavia, o tamanho ideal, de acordo com o tipo e a estrutura genômica da população, ainda não está bem definido, devido a falta de padrão para análise de dados envolvendo mapeamento (Cruz, 2006).

As médias gerais, e seus respectivos desvios padrão, para os parâmetros valor fenotípico, endogamia e alelos favoráveis fixados são apresentadas na Tabela 2. O padrão de semelhança indicado pelos valores fenotípicos ao longo das 20 gerações prevalece nessas médias. Os maiores tamanhos de família (30 a 50) proporcionaram incrementos mais elevados nas taxas endogâmicas, resultante da maior consanguinidade entre seus indivíduos. A endogamia tende a fixar alelos, especialmente os alelos favoráveis relacionados com a característica sob seleção (Carneiro et al., 2007). Consequentemente, os maiores níveis de endogamia estarão relacionados às maiores porcentagens de alelos favoráveis fixados, proporcionando melhores respostas fenotípicas ao longo das gerações.

Com a finalidade de justificar os padrões de semelhança entre os TF submetidos à estratégia seletiva de acasalamento foi aplicada a análise estatística multivariada de agrupamento. A análise procedeu utilizando os valores fenotípicos médios obtidos ao longo das 20 gerações, em que cada geração representou uma variável. Foi utilizado o método de otimização proposto por Tocher. À distância euclidiana média foi usada para quantificar as dissimilaridades entre os tratamentos (TF). Essa matriz de dissimilaridades está apresentada na Tabela 3.

A Tabela 4 indicou três grupos distintos formados pelo método de Tocher. No grupo 1 foram classificados os TF com 15, 20 e 25 descendentes. O segundo grupo foi formado pelas famílias com 30 a 50 progênes. Já o grupo 3 compreendeu os tamanhos envolvendo 5 e 10 descendentes. Evidência-se, com base nos incrementos fenotípicos médios, a inferioridade do grupo 3 e a superioridade do grupo 2.

A análise de agrupamento corroborou com as suposições subjetivas feitas inicialmente, com base apenas nas médias fenotípicas. Logo, a complementação advinda com a técnica de estatística multivariada implementou as inferências, proporcionando maior credibilidade aos resultados.

Tabela 1 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes tamanhos de família.

T	TF	Gerações									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	5	10,10 ± 0,24	10,31 ± 0,29	10,36 ± 0,27	10,60 ± 0,40	10,86 ± 0,45	10,96 ± 0,50	11,18 ± 0,44	11,33 ± 0,59	11,43 ± 0,42	11,63 ± 0,46
2	10	10,07 ± 0,27	10,31 ± 0,24	10,44 ± 0,37	10,60 ± 0,32	10,96 ± 0,39	11,07 ± 0,35	11,34 ± 0,49	11,53 ± 0,55	11,65 ± 0,47	11,82 ± 0,56
3	15	10,10 ± 0,22	10,35 ± 0,22	10,62 ± 0,29	11,03 ± 0,44	11,17 ± 0,46	11,45 ± 0,44	11,65 ± 0,52	11,78 ± 0,59	11,96 ± 0,64	12,16 ± 0,68
4	20	10,06 ± 0,16	10,35 ± 0,19	10,62 ± 0,29	10,99 ± 0,40	11,18 ± 0,38	11,48 ± 0,36	11,61 ± 0,45	11,83 ± 0,46	12,01 ± 0,48	12,17 ± 0,51
5	25	10,07 ± 0,14	10,36 ± 0,17	10,71 ± 0,21	10,99 ± 0,34	11,31 ± 0,40	11,51 ± 0,43	11,72 ± 0,42	11,82 ± 0,44	12,02 ± 0,40	12,18 ± 0,45
6	30	10,07 ± 0,07	10,40 ± 0,16	10,79 ± 0,25	11,20 ± 0,42	11,57 ± 0,47	11,80 ± 0,40	12,11 ± 0,40	12,28 ± 0,49	12,51 ± 0,49	12,69 ± 0,53
7	35	10,08 ± 0,11	10,38 ± 0,24	10,82 ± 0,17	11,22 ± 0,35	11,49 ± 0,36	11,80 ± 0,33	12,08 ± 0,40	12,24 ± 0,41	12,48 ± 0,47	12,64 ± 0,47
8	40	10,05 ± 0,11	10,36 ± 0,18	10,86 ± 0,29	11,30 ± 0,40	11,68 ± 0,41	11,85 ± 0,36	12,14 ± 0,46	12,49 ± 0,49	12,65 ± 0,47	12,74 ± 0,54
9	45	10,04 ± 0,07	10,45 ± 0,21	10,88 ± 0,29	11,29 ± 0,30	11,70 ± 0,35	12,01 ± 0,32	12,17 ± 0,34	12,41 ± 0,33	12,58 ± 0,34	12,75 ± 0,37
10	50	10,02 ± 0,08	10,37 ± 0,14	10,81 ± 0,28	11,23 ± 0,39	11,61 ± 0,48	11,84 ± 0,49	12,11 ± 0,53	12,43 ± 0,51	12,62 ± 0,54	12,73 ± 0,50

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 1 – Continuação...

T	TF	Gerações									
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	5	11,82 ± 0,49	11,91 ± 0,39	11,95 ± 0,47	12,00 ± 0,49	12,25 ± 0,42	12,28 ± 0,44	12,34 ± 0,56	12,51 ± 0,53	12,56 ± 0,55	12,57 ± 0,57
2	10	11,89 ± 0,65	11,98 ± 0,62	12,16 ± 0,63	12,27 ± 0,60	12,42 ± 0,68	12,55 ± 0,68	12,59 ± 0,73	12,69 ± 0,60	12,72 ± 0,72	12,78 ± 0,72
3	15	12,33 ± 0,63	12,44 ± 0,56	12,48 ± 0,53	12,58 ± 0,53	12,71 ± 0,61	12,78 ± 0,56	12,84 ± 0,56	12,92 ± 0,56	12,93 ± 0,63	12,95 ± 0,68
4	20	12,33 ± 0,52	12,44 ± 0,55	12,50 ± 0,58	12,61 ± 0,67	12,73 ± 0,65	12,77 ± 0,67	12,81 ± 0,70	12,85 ± 0,67	12,89 ± 0,67	12,91 ± 0,63
5	25	12,37 ± 0,43	12,42 ± 0,45	12,49 ± 0,43	12,60 ± 0,47	12,71 ± 0,54	12,77 ± 0,57	12,85 ± 0,52	12,89 ± 0,57	12,93 ± 0,59	12,96 ± 0,55
6	30	12,81 ± 0,55	12,93 ± 0,50	12,98 ± 0,55	13,04 ± 0,56	13,10 ± 0,51	13,18 ± 0,53	13,21 ± 0,55	13,23 ± 0,51	13,24 ± 0,60	13,27 ± 0,48
7	35	12,84 ± 0,53	12,95 ± 0,58	13,00 ± 0,60	13,10 ± 0,61	13,14 ± 0,60	13,25 ± 0,61	13,25 ± 0,60	13,31 ± 0,63	13,32 ± 0,66	13,39 ± 0,67
8	40	12,83 ± 0,53	12,96 ± 0,55	12,97 ± 0,60	13,12 ± 0,60	13,15 ± 0,61	13,18 ± 0,55	13,23 ± 0,61	13,24 ± 0,67	13,24 ± 0,62	13,28 ± 0,62
9	45	12,88 ± 0,41	13,00 ± 0,56	13,05 ± 0,55	13,14 ± 0,59	13,19 ± 0,60	13,21 ± 0,60	13,23 ± 0,58	13,24 ± 0,64	13,24 ± 0,64	13,25 ± 0,61
10	50	12,90 ± 0,63	13,02 ± 0,62	13,07 ± 0,66	13,14 ± 0,64	13,22 ± 0,68	13,26 ± 0,65	13,27 ± 0,69	13,28 ± 0,63	13,29 ± 0,66	13,30 ± 0,67

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 2 - Médias dos parâmetros valor fenotípico (VF), endogamia (F) e alelos favoráveis fixados (AFF), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) durante 20 gerações sob MAS, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes tamanhos de família.

T	TF	Parâmetros		
		VF	F	AFF (%)
1	5	11,547 ± 0,442	0,339 ± 0,051	13,865 ± 4,069
2	10	11,691 ± 0,562	0,443 ± 0,059	21,805 ± 4,636
3	15	11,960 ± 0,528	0,526 ± 0,060	28,948 ± 5,110
4	20	11,957 ± 0,515	0,558 ± 0,060	31,901 ± 4,148
5	25	11,984 ± 0,429	0,572 ± 0,051	33,152 ± 4,037
6	30	12,319 ± 0,470	0,614 ± 0,049	36,504 ± 4,550
7	35	12,338 ± 0,485	0,611 ± 0,059	36,494 ± 4,536
8	40	12,366 ± 0,497	0,629 ± 0,043	38,078 ± 4,060
9	45	12,386 ± 0,449	0,630 ± 0,058	37,466 ± 4,537
10	50	12,376 ± 0,556	0,639 ± 0,060	38,629 ± 5,237

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 3 – Dissimilaridades obtidas pela distância euclidiana média para diferentes tamanhos de família avaliados em característica com herdabilidade 0,10.

Tratamentos	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0,169	0,440	0,442	0,466	0,829	0,846	0,882	0,899	0,896
2	-	0,292	0,294	0,317	0,675	0,691	0,729	0,747	0,741
3	-	-	0,033	0,049	0,392	0,408	0,447	0,463	0,460
4	-	-	-	0,049	0,390	0,409	0,443	0,459	0,457
5	-	-	-	-	0,367	0,386	0,420	0,436	0,435
6	-	-	-	-	-	0,050	0,075	0,087	0,075
7	-	-	-	-	-	-	0,096	0,102	0,077
8	-	-	-	-	-	-	-	0,056	0,052
9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,060

Tabela 4 – Grupos, limite e distâncias obtidas entre os tratamentos (TF) pela aplicação do método de Tocher para herdabilidade 0,10.

Número do grupo	Limite (θ)	Distâncias intragrupos	Número de tratamentos	Tratamentos pertencentes	Tamanhos de família
1	0,169	0,033	2	3; 4	15; 20
1	0,169	0,049	3	3; 4; 5	15; 20; 25
2	0,169	0,050	2	6; 7	30; 35
2	0,169	0,076	3	6; 7; 10	30; 35; 50
2	0,169	0,074	4	6; 7; 10; 8	30; 35; 50; 40
2	0,169	0,076	5	6; 7; 10; 8; 9	30; 35; 50; 40; 45
3	0,169	0,169	2	1; 2	5; 10

Nesta população experimental cuja característica sob seleção é de baixa herdabilidade, manter famílias com 30 descendentes sob MAS é suficiente para otimizar o desempenho fenotípico ao longo das gerações. Progressos fenotípicos comparáveis foram obtidos entre os TF com 30 a 50 progênies. Desta forma, a

estratégia de acasalamento seletivo favorece a manutenção de menores tamanhos de família em pesquisas de mapeamento, minimizando os custos com os processos de genotipagem, em prol de ganho fenotípico semelhante.

3.2. Característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$)

Na Tabela 5 estão os valores fenotípicos médios e seus respectivos desvios padrão obtidos para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) ao longo de 20 gerações sob MAS.

Nas gerações iniciais as respostas fenotípicas foram maximizadas para TF iguais ou superiores a 25 descendentes. Menores incrementos foram observados para as menores famílias, especialmente as constituídas com apenas 5 descendentes. A partir das gerações intermediárias, famílias com 20 a 50 progênes obtiveram resultados relativamente comparáveis. Ao passo que TF com 5 e 10 indivíduos mantiveram as divergências em analogia aos demais, apesar do declínio na magnitude da inferioridade dos ganhos fenotípicos ao longo das gerações.

As médias gerais obtidas durante as 20 gerações, com seus respectivos desvios padrão, para os parâmetros avaliados estão na Tabela 6. Nela, os padrões de semelhança entre os TF envolvendo 25 a 50 descendentes tornam-se mais evidentes, bem como menores magnitudes nas estimativas dos parâmetros para famílias que contemplam 5 e 10 progênes. Uma suave partição na similaridade entre as famílias com 25 a 50 indivíduos foi detectada, resultando considerável semelhança para TF de 25 a 35 e 40 a 50. Os maiores TF proporcionaram acréscimos mais elevados nas taxas endogâmicas e, conseqüentemente, nas porcentagens de alelos favoráveis fixados, indicando as melhores respostas fenotípicas.

Procedeu-se análise de agrupamento utilizando os valores fenotípicos médios obtidos ao longo das 20 gerações. O método de otimização de Tocher foi utilizado para formação de grupos semelhantes, adotando à distância euclideana média para quantificar as dissimilaridades entre os tratamentos (TF). Essas dissimilaridades estão na Tabela 7.

Tabela 5 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes tamanhos de família.

T	TF	Gerações									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	5	11,85 ± 0,27	12,64 ± 0,34	13,12 ± 0,44	13,77 ± 0,42	14,30 ± 0,65	14,76 ± 0,49	15,28 ± 0,50	15,81 ± 0,69	16,17 ± 0,87	16,47 ± 0,97
2	10	11,80 ± 0,17	12,88 ± 0,29	13,79 ± 0,34	14,48 ± 0,58	15,21 ± 0,61	15,78 ± 0,78	16,23 ± 0,84	16,79 ± 0,95	17,10 ± 0,88	17,58 ± 0,92
3	15	11,85 ± 0,17	13,16 ± 0,27	14,29 ± 0,38	15,03 ± 0,51	16,00 ± 0,63	16,72 ± 0,78	17,16 ± 0,82	17,65 ± 0,85	18,02 ± 0,84	18,36 ± 0,90
4	20	11,84 ± 0,15	13,15 ± 0,25	14,31 ± 0,41	15,22 ± 0,52	16,05 ± 0,62	16,80 ± 0,75	17,41 ± 0,83	17,93 ± 0,93	18,30 ± 0,91	18,62 ± 0,95
5	25	11,87 ± 0,08	13,27 ± 0,24	14,48 ± 0,49	15,57 ± 0,51	16,42 ± 0,68	17,03 ± 0,85	17,83 ± 0,82	18,32 ± 0,91	18,57 ± 1,02	18,93 ± 1,04
6	30	11,86 ± 0,10	13,37 ± 0,25	14,55 ± 0,46	15,64 ± 0,51	16,44 ± 0,62	17,06 ± 0,69	17,82 ± 0,75	18,33 ± 0,86	18,62 ± 0,87	18,96 ± 0,96
7	35	11,86 ± 0,14	13,41 ± 0,26	14,67 ± 0,38	15,72 ± 0,46	16,47 ± 0,51	17,22 ± 0,63	17,85 ± 0,76	18,30 ± 0,84	18,60 ± 1,02	18,92 ± 1,04
8	40	11,86 ± 0,11	13,34 ± 0,28	14,71 ± 0,41	15,85 ± 0,54	16,76 ± 0,67	17,43 ± 0,79	18,03 ± 0,85	18,50 ± 0,96	18,92 ± 1,02	19,09 ± 1,02
9	45	11,85 ± 0,09	13,33 ± 0,25	14,70 ± 0,42	15,82 ± 0,59	16,60 ± 0,47	17,38 ± 0,52	18,06 ± 0,51	18,50 ± 0,60	18,96 ± 0,64	19,05 ± 0,79
10	50	11,85 ± 0,09	13,30 ± 0,25	14,62 ± 0,44	15,83 ± 0,40	16,74 ± 0,61	17,47 ± 0,73	18,09 ± 0,86	18,57 ± 0,89	19,01 ± 1,00	19,19 ± 1,05

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 5 – Continuação...

T	TF	Gerações									
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	5	16,89 ± 0,92	17,24 ± 0,93	17,53 ± 0,95	17,84 ± 1,01	18,22 ± 1,03	18,43 ± 1,04	18,73 ± 0,88	19,02 ± 0,84	19,03 ± 0,93	19,29 ± 0,79
2	10	17,92 ± 0,95	18,16 ± 0,88	18,51 ± 0,85	18,82 ± 0,90	19,07 ± 0,95	19,27 ± 1,06	19,51 ± 1,03	19,66 ± 1,08	19,77 ± 1,14	19,78 ± 1,13
3	15	18,64 ± 0,99	18,93 ± 0,95	19,06 ± 0,95	19,25 ± 1,06	19,36 ± 1,02	19,47 ± 1,00	19,64 ± 1,07	19,73 ± 1,07	19,78 ± 1,14	19,80 ± 1,07
4	20	18,91 ± 1,05	19,03 ± 1,13	19,28 ± 1,13	19,51 ± 1,21	19,65 ± 1,20	19,72 ± 1,24	19,77 ± 1,18	19,89 ± 1,22	20,01 ± 1,27	20,03 ± 1,30
5	25	19,22 ± 1,13	19,36 ± 1,07	19,52 ± 1,13	19,70 ± 1,26	19,88 ± 1,25	19,89 ± 1,30	19,90 ± 1,24	19,94 ± 1,23	20,03 ± 1,29	20,05 ± 1,31
6	30	19,27 ± 0,98	19,38 ± 0,96	19,61 ± 1,05	19,72 ± 1,07	19,86 ± 1,13	19,88 ± 1,19	19,91 ± 1,18	19,99 ± 1,17	20,09 ± 1,21	20,10 ± 1,25
7	35	19,21 ± 1,13	19,38 ± 1,16	19,57 ± 1,27	19,70 ± 1,22	19,88 ± 1,27	19,87 ± 1,33	19,92 ± 1,33	19,99 ± 1,34	20,04 ± 1,25	20,05 ± 1,27
8	40	19,44 ± 1,07	19,61 ± 1,05	19,71 ± 1,07	19,84 ± 1,13	19,88 ± 1,12	19,92 ± 1,12	19,93 ± 1,14	20,04 ± 1,11	20,05 ± 1,11	20,05 ± 1,11
9	45	19,42 ± 0,77	19,59 ± 0,82	19,75 ± 0,84	19,83 ± 0,88	20,00 ± 0,97	20,02 ± 0,92	20,03 ± 0,98	20,06 ± 0,95	20,10 ± 0,97	20,10 ± 0,98
10	50	19,50 ± 1,15	19,66 ± 1,17	19,76 ± 1,24	19,86 ± 1,26	19,87 ± 1,31	19,89 ± 1,35	19,92 ± 1,34	19,97 ± 1,39	20,03 ± 1,42	20,04 ± 1,39

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 6 – Médias dos parâmetros valor fenotípico (VF), endogamia (F) e alelos favoráveis fixados (AFF), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) durante 20 gerações sob MAS, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes tamanhos de família.

T	TF	Parâmetros		
		VF	F	AFF (%)
1	5	16,318 ± 0,783	0,394 ± 0,043	22,422 ± 3,822
2	10	17,104 ± 0,829	0,496 ± 0,055	32,832 ± 4,326
3	15	17,595 ± 0,855	0,578 ± 0,056	40,477 ± 3,992
4	20	17,772 ± 0,944	0,600 ± 0,057	41,366 ± 4,740
5	25	17,989 ± 0,975	0,639 ± 0,061	45,268 ± 4,580
6	30	18,022 ± 0,901	0,642 ± 0,055	45,309 ± 4,109
7	35	18,032 ± 0,994	0,641 ± 0,052	45,081 ± 4,005
8	40	18,147 ± 0,920	0,666 ± 0,059	46,886 ± 3,937
9	45	18,158 ± 0,722	0,661 ± 0,055	46,286 ± 4,088
10	50	18,158 ± 1,244	0,668 ± 0,056	46,898 ± 3,792

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 7 – Dissimilaridades obtidas pela distância euclidiana média para diferentes tamanhos de família avaliados em característica com herdabilidade 0,40.

Tratamentos	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0,464	1,176	1,318	1,815	1,843	1,854	1,997	1,999	2,021
2	-	0,717	0,858	1,356	1,385	1,395	1,538	1,540	1,562
3	-	-	0,158	0,659	0,688	0,694	0,830	0,837	0,854
4	-	-	-	0,511	0,541	0,550	0,685	0,690	0,707
5	-	-	-	-	0,047	0,080	0,201	0,194	0,226
6	-	-	-	-	-	0,057	0,175	0,167	0,203
7	-	-	-	-	-	-	0,159	0,155	0,194
8	-	-	-	-	-	-	-	0,062	0,052
9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,083

A Tabela 8 indicou a formação de três grupos distintos pelo método de Tocher. No grupo 1 foram classificados os TF de 25 a 50 descendentes. No segundo grupo foram inseridas as famílias com 15 e 20 progênes. Já o grupo 3 compreendeu os tamanhos com apenas 5 e 10 indivíduos. Evidência-se, com base nos incrementos fenotípicos médios, a inferioridade do grupo 3 e a superioridade do grupo 1.

Nesta população experimental com característica de média herdabilidade, manter famílias com 25 descendentes é suficiente para obtermos desempenho fenotípico satisfatório, face aos progressos fenotípicos comparáveis obtidos entre os TF de 25 a 50 progênes. O efeito e a detecção de QTL estão relacionados à herdabilidade da característica e ao número de indivíduos genotipados, entre outros fatores (Mackay, 2001, Dekkers & Hospital, 2002; Schuster & Cruz, 2004). Quanto

maior a herdabilidade do caráter, estima-se maior efeito de seus QTL, propiciando sua detecção. Desta forma, em analogia a característica anterior ($h^2 = 0,10$), o maior vínculo entre o genótipo e o fenótipo para o caráter em questão favorece a manutenção de menores famílias em pesquisas de mapeamento. As estimativas dos efeitos dos QTL na expressão desta característica serão mais fidedignas devido à maior acurácia experimental, proporcionada pela herdabilidade do caráter, reduzindo a participação do ambiente na determinação do fenótipo.

Tabela 8 – Grupos, limite e distâncias obtidas entre os tratamentos (TF) pela aplicação do método de Tocher para herdabilidade 0,40.

Número do grupo	Limite (θ)	Distâncias intragrupos	Número de tratamentos	Tratamentos pertencentes	Tamanhos de família
1	0,464	0,047	2	5; 6	25; 30
1	0,464	0,069	3	5; 6; 7	25; 30; 35
1	0,464	0,172	4	5; 6; 7; 9	25; 30; 35; 45
1	0,464	0,149	5	5; 6; 7; 9; 8	25; 30; 35; 45; 40
1	0,464	0,152	6	5; 6; 7; 9; 8; 10	25; 30; 35; 45; 40; 50
2	0,464	0,158	2	3; 4	15; 20
3	0,464	0,464	2	1; 2	5; 10

3.3. Característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$)

Os valores fenotípicos médios e seus respectivos desvios padrão obtidos para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$) estão na Tabela 9.

Nas gerações iniciais as respostas fenotípicas foram maximizadas para tamanhos de família com 25 a 50 descendentes. Incrementos inferiores foram observados para as menores famílias (5 e 10 progênies). Entretanto, por meio de gerações consecutivas sob seleção, a partir das gerações intermediárias, os TF envolvendo de 15 a 50 indivíduos obtiveram resultados relativamente comparáveis. Essa equivalência no valor fenotípico foi superior nas gerações mais avançadas. Os TF de 5 e 10 descendentes mantiveram ganhos fenotípicos inferiores frente aos demais, com decréscimo na magnitude dessa inferioridade ao longo das gerações.

As médias gerais obtidas durante as 20 gerações, com seus respectivos desvios padrão, para os parâmetros avaliados estão na Tabela 10. Estimativas menores foram observadas para 5 descendentes. Em contrapartida, os maiores valores foram relacionados às famílias com 25 a 50 progênies.

Tabela 9 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes tamanhos de família.

T	TF	Gerações									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	5	12,76 ± 0,24	13,62 ± 0,47	14,45 ± 0,55	15,19 ± 0,69	16,07 ± 0,65	16,99 ± 0,79	17,62 ± 0,99	18,33 ± 1,04	18,84 ± 1,00	19,47 ± 1,04
2	10	12,72 ± 0,26	13,54 ± 0,40	14,57 ± 0,53	15,77 ± 0,63	16,71 ± 0,73	17,51 ± 0,76	18,34 ± 0,83	19,03 ± 0,81	19,71 ± 1,05	20,19 ± 0,99
3	15	12,73 ± 0,15	14,15 ± 0,33	15,53 ± 0,51	16,65 ± 0,70	17,79 ± 0,76	18,72 ± 0,79	19,64 ± 0,88	20,50 ± 0,91	21,22 ± 1,04	21,98 ± 1,21
4	20	12,74 ± 0,15	14,20 ± 0,36	15,77 ± 0,46	16,81 ± 0,60	18,02 ± 0,63	18,97 ± 0,73	19,89 ± 0,68	20,67 ± 0,78	21,40 ± 0,84	21,99 ± 0,87
5	25	12,73 ± 0,14	14,36 ± 0,29	15,98 ± 0,41	17,50 ± 0,59	18,88 ± 0,69	19,89 ± 0,60	20,68 ± 0,57	21,43 ± 0,54	21,95 ± 0,59	22,55 ± 0,69
6	30	12,77 ± 0,09	14,41 ± 0,32	16,35 ± 0,48	17,72 ± 0,48	19,06 ± 0,71	19,98 ± 0,72	20,79 ± 0,68	21,53 ± 0,70	22,14 ± 0,69	22,61 ± 0,69
7	35	12,73 ± 0,11	14,38 ± 0,32	16,14 ± 0,59	17,53 ± 0,77	18,85 ± 0,67	19,85 ± 0,68	20,79 ± 0,71	21,58 ± 0,82	22,24 ± 0,92	22,74 ± 0,99
8	40	12,73 ± 0,09	14,43 ± 0,38	16,14 ± 0,51	17,59 ± 0,60	18,90 ± 0,72	20,02 ± 0,71	20,92 ± 0,76	21,78 ± 0,72	22,42 ± 0,78	22,90 ± 0,86
9	45	12,74 ± 0,14	14,45 ± 0,34	16,49 ± 0,57	17,80 ± 0,52	19,14 ± 0,69	20,20 ± 0,76	21,11 ± 0,91	21,83 ± 0,95	22,58 ± 1,02	22,91 ± 1,07
10	50	12,74 ± 0,08	14,46 ± 0,29	16,44 ± 0,37	17,90 ± 0,41	19,18 ± 0,60	20,20 ± 0,71	21,05 ± 0,86	21,79 ± 0,93	22,41 ± 1,07	22,90 ± 1,23

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 9 – Continuação...

T	TF	Gerações									
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	5	19,99 ± 0,93	20,41 ± 0,87	20,89 ± 0,92	21,24 ± 0,91	21,59 ± 1,00	21,95 ± 1,01	22,32 ± 0,84	22,60 ± 0,91	22,93 ± 0,98	23,24 ± 1,05
2	10	20,81 ± 1,03	21,28 ± 1,03	21,76 ± 0,98	22,19 ± 1,11	22,53 ± 1,17	22,87 ± 1,26	23,11 ± 1,29	23,46 ± 1,28	23,69 ± 1,23	23,93 ± 1,16
3	15	22,43 ± 1,41	22,77 ± 1,53	23,17 ± 1,51	23,39 ± 1,57	23,72 ± 1,67	23,90 ± 1,72	24,07 ± 1,78	24,14 ± 1,77	24,17 ± 1,79	24,20 ± 1,78
4	20	22,45 ± 0,92	22,86 ± 0,98	23,21 ± 1,03	23,58 ± 1,00	23,73 ± 1,00	23,91 ± 1,10	24,03 ± 1,13	24,10 ± 1,18	24,17 ± 1,18	24,20 ± 1,27
5	25	22,96 ± 0,76	23,38 ± 0,77	23,61 ± 0,75	23,87 ± 0,77	24,00 ± 0,88	24,10 ± 0,99	24,14 ± 1,01	24,20 ± 1,00	24,23 ± 1,05	24,25 ± 1,01
6	30	22,95 ± 0,77	23,32 ± 0,74	23,60 ± 0,79	23,87 ± 0,77	23,99 ± 0,83	24,05 ± 0,82	24,11 ± 0,90	24,17 ± 0,90	24,22 ± 0,85	24,25 ± 0,89
7	35	23,10 ± 1,06	23,56 ± 1,09	23,89 ± 1,19	23,93 ± 1,23	24,15 ± 1,28	24,16 ± 1,31	24,24 ± 1,36	24,29 ± 1,36	24,33 ± 1,38	24,44 ± 1,38
8	40	23,14 ± 0,83	23,66 ± 0,87	23,87 ± 0,91	23,99 ± 0,98	24,15 ± 0,99	24,17 ± 1,06	24,26 ± 1,11	24,27 ± 1,17	24,34 ± 1,24	24,40 ± 1,20
9	45	23,34 ± 1,11	23,75 ± 1,27	23,97 ± 1,26	24,06 ± 1,32	24,22 ± 1,29	24,23 ± 1,35	24,34 ± 1,35	24,38 ± 1,38	24,43 ± 1,37	24,49 ± 1,38
10	50	23,25 ± 1,20	23,70 ± 1,25	23,88 ± 1,29	24,03 ± 1,28	24,10 ± 1,29	24,17 ± 1,32	24,21 ± 1,35	24,22 ± 1,33	24,28 ± 1,34	24,31 ± 1,32

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Tabela 10 – Médias dos parâmetros valor fenotípico (VF), endogamia (F) e alelos favoráveis fixados (AFF), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$) durante 20 gerações sob MAS, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes tamanhos de família.

T	TF	Parâmetros		
		VF	F	AFF (%)
1	5	19,024 ± 0,845	0,370 ± 0,053	21,016 ± 4,063
2	10	19,686 ± 0,961	0,462 ± 0,079	27,875 ± 4,894
3	15	20,742 ± 1,270	0,555 ± 0,061	36,720 ± 4,994
4	20	20,835 ± 0,859	0,578 ± 0,053	39,691 ± 4,065
5	25	21,234 ± 0,733	0,638 ± 0,050	44,310 ± 4,076
6	30	21,293 ± 0,716	0,648 ± 0,039	45,462 ± 3,163
7	35	21,346 ± 0,992	0,654 ± 0,044	45,244 ± 3,926
8	40	21,403 ± 0,851	0,662 ± 0,045	45,811 ± 3,609
9	45	21,523 ± 1,069	0,654 ± 0,053	45,407 ± 4,251
10	50	21,460 ± 1,038	0,664 ± 0,044	46,377 ± 3,859

T = tratamento; TF = tamanho de família (número de descendentes).

Os valores fenotípicos médios (Tabela 9) foram submetidos à análise de agrupamento. Aplicou-se o método de otimização de Tocher, admitindo à distância euclidiana média para mensurar as dissimilaridades entre os tratamentos. Essas dissimilaridades estão na Tabela 11.

O método de Tocher indicou a formação de três grupos similares, conforme exemplificado na Tabela 12. O grupo 1 foi representado pelos TF com 20 a 50 descendentes. No segundo grupo incluíram-se as famílias com 5 e 10 progênes. O grupo 3 compreendeu apenas a família com 15 indivíduos. Embora os progressos fenotípicos demonstrassem similaridade entre os TF de 15 a 50 descendentes na maioria das gerações, o método foi sensível ao discriminar a família com 15 progênes das demais, face sua relativa divergência nas gerações iniciais. Evidenciase, com base nos incrementos fenotípicos médios, a inferioridade do grupo 2 e a superioridade do grupo 1.

Para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$), a população sob seleção poderá apresentar tamanho de família ainda menor, em analogia às duas características anteriores. Os resultados sugerem semelhança entre os valores fenotípicos obtidos para as famílias com 20 a 50 descendentes. Por representar um fator determinante na detecção de QTL, essa alta herdabilidade favorece maior identidade entre o genótipo e o fenótipo dos indivíduos, além de QTL com maiores efeitos sobre a característica. Isso proporciona maior acurácia na identificação e caracterização dos locos quantitativos e, conseqüentemente, a exigência de menor tamanho de família para otimizar o desempenho fenotípico.

Tabela 11 – Dissimilaridades obtidas pela distância euclideana média para diferentes tamanhos de família avaliados em característica com herdabilidade 0,70.

Tratamentos	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0,727	1,503	2,108	2,384	2,444	2,499	2,570	2,689	2,634
2	-	0,824	1,429	1,715	1,784	1,826	1,901	2,021	1,973
3	-	-	0,631	0,931	1,008	1,032	1,108	1,232	1,187
4	-	-	-	0,322	0,406	0,413	0,491	0,614	0,575
5	-	-	-	-	0,121	0,143	0,206	0,321	0,271
6	-	-	-	-	-	0,153	0,185	0,261	0,199
7	-	-	-	-	-	-	0,092	0,208	0,188
8	-	-	-	-	-	-	-	0,146	0,131
9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,095

Tabela 12 – Grupos, limite e distâncias obtidas entre os tratamentos (TF) pela aplicação do método de Tocher para herdabilidade 0,70.

Número do grupo	Limite (θ)	Distâncias intragrupos	Número de tratamentos	Tratamentos pertencentes	Tamanhos de família
1	0,727	0,092	2	7; 8	35; 40
1	0,727	0,160	3	7; 8; 10	35; 40; 50
1	0,727	0,150	4	7; 8; 10; 9	35; 40; 50; 45
1	0,727	0,200	5	7; 8; 10; 9; 6	35; 40; 50; 45; 30
1	0,727	0,212	6	7; 8; 10; 9; 6; 5	35; 40; 50; 45; 30; 25
1	0,727	0,470	7	7; 8; 10; 9; 6; 5; 4	35; 40; 50; 45; 30; 25; 20
2	0,727	0,727	2	1; 2	5; 10
3	0,727	****	1	3	15

4. CONCLUSÕES

- O acasalamento seletivo reduziu o número de descendentes por família exigidos para potencializar o ganho fenotípico ao utilizar a seleção assistida por marcadores moleculares.
- Famílias com 30 a 50 descendentes evidenciaram equivalência nos incrementos fenotípicos obtidos ao longo das gerações sob MAS, para característica de baixa herdabilidade.
- Para característica de média herdabilidade, famílias com 25 a 50 progênies demonstraram similaridades no desempenho fenotípico.
- Já para o caráter de alta herdabilidade, tamanhos de família envolvendo de 20 a 50 indivíduos propiciaram progressos fenotípicos comparáveis.
- À medida que a magnitude da herdabilidade se eleva menores tamanhos de família são exigidos para determinado incremento fenotípico.

CAPÍTULO III

ANÁLISE DE AGRUPAMENTO DE DIFERENTES NÍVEIS DE SATURAÇÃO POR MARCADORES NO MAPEAMENTO GENÉTICO

1. INTRODUÇÃO

O melhoramento genético, através da seleção e de cruzamentos, objetiva a cada geração aumentar a frequência de genes associados às características favoráveis. O avanço no conhecimento de técnicas moleculares tem permitido a identificação e manipulação direta de sequências de DNA, possibilitando a utilização da seleção assistida por marcadores (*Marker Assisted Selection* – MAS) como complemento aos métodos tradicionais de melhoramento, otimizando os ganhos genéticos (Ledur & Schmit, 2000).

Os QTL (*Quantitative Trait loci*) são regiões genômicas associadas às características quantitativas. Essas regiões são identificadas a partir de associações estatísticas significativas entre valores genotípicos de marcadores moleculares e a variabilidade fenotípica existente em uma população.

A varredura genômica é uma estratégia que utiliza marcadores espalhados ao longo do genoma ou do cromossomo, identificando regiões que afetam características econômicas de interesse. Quanto maior o número de marcadores utilizados na análise de ligação, maior será a saturação/resolução do mapeamento. Essas informações moleculares são de grande importância para programas de melhoramento (Ledur et al., 2004).

O número de marcadores utilizados no mapeamento é um dos fatores relevantes para obtenção de associações significativas entre marcador e QTL. A utilização de poucos marcadores distribuídos aleatoriamente diminui as chances de encontrar desequilíbrio gamético entre marcador e QTL, que é fundamental para detectar associações significativas entre eles. Já o uso de muitos marcadores

genotipados e avaliados sob baixo rigor estatístico poderá levar há falsas ligações com QTL (QTL fantasmas).

Apesar do aumento no número de estudos de mapeamento de QTL, a resolução dos mapas utilizados ainda é considerada baixa, em geral, estando na ordem de 20 a 30 centiMorgan - cM (Ledur et al., 2003). Estudos de simulação evidenciaram que 5 cM representa uma distância adequada entre os marcadores a ser adotada em mapas para detecção de QTL (Moreau et al., 1998). O mapeamento de alta resolução contribuirá para aumentar a eficiência da MAS e de programas de introgressão, visto que a região genômica a ser controlada será menor (Dekkers & Hospital, 2002).

Um dos métodos mais utilizados para classificar elementos/tratamentos em categorias de similaridade é a análise de agrupamento (*cluster analysis*). Essa técnica considera um conjunto inicial de elementos, os quais são associados a medidas de variáveis classificatórias, utilizadas para se obterem grupos similares em relação aos valores assumidos por essas variáveis (Everitt, 1993).

O objetivo deste trabalho foi avaliar diferentes níveis de saturação por marcadores no mapeamento genético na resposta fenotípica à seleção assistida por marcadores, utilizando acasalamento seletivo, via processo de simulação.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Simulação dos genomas e das populações

Foi utilizado neste trabalho dados simulados pelo programa de simulação genética Genesys (*Genetic System*), versão 2009 (Euclides, 2009).

Foram simulados três genomas hipotéticos, separadamente, cuja distinção estava no valor da herdabilidade da característica. Cada genoma foi constituído de uma característica quantitativa com herdabilidade de 0,10; 0,40 e 0,70, respectivamente.

O genoma proposto estava caracterizado geneticamente:

- apresentava 958 centiMorgan (cM) de extensão;
- os marcadores moleculares foram dispostos estrategicamente em intervalos fixos, representados pela distância em cM, cuja quantidade estava de acordo com o nível de saturação desejado no mapeamento;
- 200 locos quantitativos (QTL) associados à característica, distribuídos ao longo de 40 cromossomos de tamanho aleatório;
- os efeitos aditivos dos QTL foram simulados seguindo a distribuição normal dos dados fenotípicos;
- os locos quantitativos foram dialélicos e não possuíram desvios de dominância e nem epistasia;
- as frequências gênicas iniciais foram iguais para ambos os sexos;
- as frequências gênicas iniciais para os marcadores moleculares seguiram distribuição normal, apresentando valores próximos a 0,5;

- os efeitos de ambiente foram simulados conforme a distribuição normal;
- os dados fenotípicos simulados apresentaram média de 10,00 unidades e desvio padrão 2,00 unidades.

Para cada estrutura genômica simulada foi construída uma população base composta de 500 machos e 500 fêmeas (1.000 indivíduos), todos heterozigotos, não aparentados entre si. Com os 500 descendentes escolhidos aleatoriamente em cada população base, obtidos do acasalamento de 50 machos e 50 fêmeas (1 fêmea/macho), produzindo 10 filhos/fêmea/macho (500 indivíduos), formaram-se as populações iniciais. Cada população inicial foi submetida à seleção assistida por marcadores por 20 gerações consecutivas com 20 repetições, visando minimizar os efeitos da flutuação genética. A seleção foi conduzida com a finalidade de incrementar o valor fenotípico.

2.2. Estratégias de seleção

A partir de cada uma das três populações iniciais, os reprodutores foram selecionados com base em seus genótipos, de acordo com o número de marcadores moleculares identificados que estariam estatisticamente associados aos locos quantitativos. Desta forma, os genitores eleitos em cada geração representavam os indivíduos detentores de maior informatividade dos marcadores, ou seja, aqueles que apresentavam maior número de marcadores ligados aos QTL. A cada geração, os 50 machos e as 50 fêmeas (1 fêmea/macho) que obtiveram o maior número de marcadores informativos foram acasalados. O número de progênies resultante em cada cruzamento foi igual a dez (10). Esses descendentes formavam a geração seguinte.

Delineamentos experimentais que maximizam a variabilidade genética entre os indivíduos de uma população favorecem a identificação de marcadores informativos (polimórficos), viabilizando o mapeamento de QTL (Liu, 1998). De acordo com os níveis endogâmicos obtidos no capítulo 1, o acasalamento seletivo otimizou a variabilidade genética entre os genitores selecionados, beneficiando o incremento fenotípico na MAS. Desta forma, o acasalamento seletivo foi adotado na seleção assistida por marcadores, acasalando os genitores mais contrastantes, entre os 100 selecionados (50 machos e 50 fêmeas).

À seleção assistida por marcadores foi conduzida em diferentes níveis de saturação por marcadores nos mapas. Esses níveis foram representados pela distância, em centiMorgan (cM), entre marcadores adjacentes. Foram admitidos 15 níveis de saturação, que representavam 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28 e 30 cM, correspondendo a utilização de 479, 239, 159, 119, 95, 79, 68, 59, 53, 47, 43, 39, 36, 34 e 31 marcadores moleculares, respectivamente. Desta forma, obtida a população inicial para cada genoma (nível de herdabilidade), foram simuladas 15 seleções assistida por marcadores, todas partindo do mesmo valor fenotípico (10,00 unidades).

A identificação de associações entre marcadores e QTL na seleção assistida por marcadores deu-se por meio do método da marca simples. Este método verifica a associação entre cada marcador e a característica de interesse, testando a hipótese nula de que não existe distinção entre as médias fenotípicas de diferentes classes genotípicas dos marcadores. A análise de regressão linear entre os genótipos dos marcadores associados aos QTL e os valores fenotípicos dos descendentes dos acasalamentos foi o teste estatístico utilizado no método. Adotou-se o nível de significância de 5% na regressão linear simples.

2.3. Parâmetros avaliados

Para comparação dos níveis de saturação adotados na seleção assistida por marcadores foram estimados os valores fenotípicos em cada geração. Também foram estimados os valores médios da endogamia e de alelos favoráveis fixados durante as 20 gerações. As comparações entre os parâmetros estimados foram realizadas dentro de cada nível de herdabilidade.

2.4. Análises estatísticas

Com base nos valores fenotípicos obtidos ao longo das 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, os níveis de saturação foram agrupados utilizando análise de agrupamento, por meio do método de otimização proposto por Tocher. Na aplicação dessa técnica de agrupamento, os níveis foram considerados como tratamentos. Os espaçamentos de 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28 e 30 cM representavam os tratamentos 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14 e 15, respectivamente, sendo que o tratamento 1 representava a maior saturação. Cada

geração representou uma variável, totalizando 20 variáveis. Elas foram utilizadas com a finalidade de propor uma estrutura classificatória para formação de grupos similares entre os níveis de saturação.

O método de Tocher é bastante difundido na análise de agrupamento, especialmente na área de melhoramento genético. Ele iniciou-se com a obtenção da matriz de dissimilaridade (distância) entre os tratamentos, sobre a qual foi identificado o par mais similar. Essa matriz foi obtida a partir das informações de diversas gerações, construída com base nas mensurações (estimativas dos valores fenotípicos médios) em cada uma das variáveis (gerações).

À distância euclideana média foi utilizada para o cálculo das matrizes de dissimilaridades. Quanto maior o valor dessa distância, menor é a semelhança entre os tratamentos. Considerando X_{ij} a observação no i -ésimo tratamento (nível de saturação) para a j -ésima variável (geração), definiu-se a distância euclideana média entre o par de tratamentos i e i' , por meio da seguinte expressão:

$$d_{ii'} = \Delta_{ii'} = \sqrt{\frac{1}{p} \sum_{j=1}^p (X_{ij} - X_{i'j})^2},$$

em que p é o número de variáveis (gerações).

No método proposto por Tocher realizou-se a partição do conjunto de tratamentos em subgrupos não-vazios e mutuamente exclusivos. Neste método, adotou-se o critério de manter a distância média intragrupos (dentro de cada grupo) sempre inferior a qualquer distância intergrupos (entre grupos) (Rao, 1952).

Identificou-se na matriz de dissimilaridade o par de tratamentos com as menores distâncias (mais similares), os quais formaram o grupo inicial. A partir daí foi avaliada a possibilidade de inclusão de novos níveis de saturação ao grupo formado, ou mesmo se haveria a necessidade de formar novos grupos.

Estas análises foram realizadas dentro de cada nível de herdabilidade ($h^2 = 0,10; 0,40$ e $0,70$). Elas foram processadas utilizando o Sistema de Análise Estatísticas – SAEG (Saeg, 2007), descrito por Ribeiro Junior & Melo (2008).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$)

Na Tabela 1 estão os valores fenotípicos médios e seus respectivos desvios padrão obtidos para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) ao longo de 20 gerações sob MAS. Foram admitidos diferentes níveis de saturação por marcadores, que se distinguem pela disposição fixa dos marcadores adjacentes, possibilitando varredura genômica em distintas quantidades de marcadores moleculares.

Logo nas primeiras gerações foi observado padrões de similaridade entre os mapeamentos que adotaram alta saturação (maior número de marcadores), estendendo-se até a 20ª geração. Segundo Lander & Botstein (1989), quanto mais próximo o QTL estiver dos marcadores, maior será o seu poder de detecção. As densidades de 4 e 6 cM apresentaram desempenhos fenotípicos superiores, principalmente a partir das gerações intermediárias. Essa superioridade tornou-se de maior magnitude com as subseqüentes gerações sob MAS. Resultados expressivos também foram detectados nas seleções que utilizaram até 68 marcadores moleculares (MM). Todavia, os mapas de baixa saturação (26, 28 e 30 cM) proporcionaram os piores resultados ao longo de todas as gerações, face ao seu baixo poder de detecção. Neles, a posição do QTL não pode ser precisamente determinada, em virtude do confundimento do seu efeito e da sua posição (Liu, 1998).

De acordo com Moreau et al. (1998), estudos de simulação evidenciaram que 5 cM representa uma distância adequada entre os marcadores a ser adotada em mapas para detecção de QTL. Trabalhos de simulação também foram realizados por Darvasi

et al. (1993), avaliando diversos fatores, entre eles o espaçamento entre marcadores no poder de detecção de QTL. Neste estudo constataram-se que o poder de detecção de QTL foi semelhante ao usar marcadores espaçados a uma distância igual ou inferior a 10 cM. Decréscimos na eficiência do poder de detecção foram observados ao admitir espaçamento igual ou superior a 20 cM.

O número de marcadores utilizados representa um fator relevante para se detectar ligação verdadeira entre marcador e QTL. A utilização de poucos marcadores esparsamente distribuídos minimiza as chances de encontrar desequilíbrio gamético entre os locos. Em contrapartida, o uso de muitos marcadores, se avaliados sob baixo rigor estatístico, pode favorecer falsas ligações com QTL. Segundo Hillel (1997), a utilização de muitos marcadores estrategicamente espaçados na detecção de QTL maximiza a probabilidade de se identificar ligações verdadeiras.

As médias gerais, e seus respectivos desvios padrão, para os parâmetros valor fenotípico, endogamia e alelos favoráveis fixados estão na Tabela 2. A identidade entre as seleções que admitiram mapeamento com alta saturação prevaleceu nessas médias. Apesar dessa maior quantidade de marcadores ter proporcionado níveis endogâmicos mais elevados, ela beneficiou a fixação de alelos favoráveis, resultando em progressos fenotípicos de maiores magnitudes.

Com o propósito de buscar uma estrutura classificatória entre os níveis de saturação foi aplicada a análise estatística multivariada de agrupamento. A análise procedeu-se utilizando os valores fenotípicos médios obtidos ao longo das 20 gerações (Tabela 1). Cada geração representou uma variável. O método de otimização de Tocher foi utilizado no agrupamento. A distância euclideana média foi usada para quantificar as dissimilaridades entre os tratamentos (níveis de saturação). Essa matriz de dissimilaridades esta na Tabela 3.

A Tabela 4 indicou a formação de cinco grupos distintos pelo método de Tocher. No grupo 1 foram classificados os espaçamentos de 26, 28 e 30 cM. O grupo 2 pelos de 16, 18 e 20 cM. O terceiro grupo foi formado pelos níveis de 2, 8, 10, 12 e 14 cM. As distâncias de 22 e 24 cM agruparam-se no quarto grupo. Já o grupo 5 compreendeu os níveis de saturação com um marcador a cada 4 e 6 cM. Evidência-se, com base nos incrementos fenotípicos médios, a inferioridade do grupo 1 e a superioridade do grupo 5. Ganhos fenotípicos expressivos também foram obtidos pelos níveis de saturação que constituíram o grupo 3.

Tabela 1 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes níveis de saturação por marcadores.

T	cM	NM	Gerações									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	2	479	10,21 ± 0,10	10,47 ± 0,12	10,75 ± 0,16	11,01 ± 0,24	11,36 ± 0,26	11,59 ± 0,18	11,82 ± 0,18	12,18 ± 0,18	12,42 ± 0,20	12,65 ± 0,26
2	4	239	10,28 ± 0,04	10,50 ± 0,09	10,86 ± 0,12	11,21 ± 0,20	11,61 ± 0,13	11,85 ± 0,26	12,20 ± 0,29	12,43 ± 0,38	12,73 ± 0,44	13,01 ± 0,45
3	6	159	10,39 ± 0,11	10,93 ± 0,12	11,21 ± 0,16	11,54 ± 0,23	11,91 ± 0,32	12,23 ± 0,37	12,44 ± 0,34	12,73 ± 0,29	13,05 ± 0,32	13,23 ± 0,41
4	8	119	10,45 ± 0,10	10,65 ± 0,14	10,95 ± 0,20	11,25 ± 0,14	11,50 ± 0,17	11,86 ± 0,22	12,02 ± 0,20	12,40 ± 0,13	12,53 ± 0,22	12,62 ± 0,27
5	10	95	10,14 ± 0,07	10,69 ± 0,08	10,87 ± 0,11	11,12 ± 0,10	11,56 ± 0,18	11,78 ± 0,26	12,00 ± 0,26	12,10 ± 0,38	12,49 ± 0,36	12,59 ± 0,32
6	12	79	10,25 ± 0,07	10,65 ± 0,10	11,04 ± 0,21	11,39 ± 0,33	11,74 ± 0,32	12,00 ± 0,43	12,19 ± 0,42	12,37 ± 0,52	12,61 ± 0,53	12,78 ± 0,45
7	14	68	10,30 ± 0,06	10,66 ± 0,14	11,16 ± 0,24	11,39 ± 0,29	11,59 ± 0,25	11,86 ± 0,30	12,07 ± 0,32	12,26 ± 0,32	12,49 ± 0,36	12,72 ± 0,48
8	16	59	10,38 ± 0,09	10,63 ± 0,08	10,81 ± 0,10	11,00 ± 0,17	11,22 ± 0,16	11,43 ± 0,32	11,73 ± 0,29	11,90 ± 0,30	12,18 ± 0,30	12,32 ± 0,40
9	18	53	10,18 ± 0,06	10,42 ± 0,17	10,72 ± 0,16	11,05 ± 0,19	11,23 ± 0,25	11,42 ± 0,29	11,58 ± 0,34	11,84 ± 0,20	12,03 ± 0,33	12,28 ± 0,33
10	20	47	10,32 ± 0,08	10,59 ± 0,12	10,73 ± 0,20	11,10 ± 0,18	11,24 ± 0,22	11,45 ± 0,18	11,64 ± 0,27	12,01 ± 0,30	12,23 ± 0,31	12,32 ± 0,35
11	22	43	10,29 ± 0,08	10,45 ± 0,13	10,80 ± 0,20	11,05 ± 0,21	11,29 ± 0,31	11,46 ± 0,24	11,70 ± 0,27	11,91 ± 0,29	12,11 ± 0,25	12,28 ± 0,33
12	24	39	10,20 ± 0,05	10,45 ± 0,13	10,72 ± 0,20	10,91 ± 0,15	11,04 ± 0,27	11,24 ± 0,29	11,40 ± 0,39	11,49 ± 0,46	11,77 ± 0,49	11,90 ± 0,45
13	26	36	10,05 ± 0,08	10,23 ± 0,11	10,36 ± 0,23	10,56 ± 0,19	10,80 ± 0,32	10,96 ± 0,27	11,12 ± 0,39	11,21 ± 0,37	11,36 ± 0,36	11,56 ± 0,38
14	28	34	10,09 ± 0,07	10,18 ± 0,10	10,44 ± 0,17	10,48 ± 0,20	10,69 ± 0,28	10,89 ± 0,28	11,09 ± 0,29	11,33 ± 0,47	11,38 ± 0,64	11,53 ± 0,63
15	30	31	10,04 ± 0,07	10,28 ± 0,13	10,49 ± 0,20	10,56 ± 0,24	10,67 ± 0,28	10,88 ± 0,33	11,10 ± 0,30	11,32 ± 0,37	11,37 ± 0,40	11,50 ± 0,41

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Tabela 1 – Continuação...

T	cM	NM	Gerações									
			11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	2	479	12,81 ± 0,29	13,01 ± 0,30	13,19 ± 0,32	13,39 ± 0,40	13,50 ± 0,39	13,61 ± 0,37	13,74 ± 0,37	13,83 ± 0,43	14,04 ± 0,47	14,22 ± 0,47
2	4	239	13,17 ± 0,45	13,48 ± 0,49	13,65 ± 0,40	13,94 ± 0,42	14,14 ± 0,51	14,34 ± 0,48	14,47 ± 0,54	14,65 ± 0,56	14,91 ± 0,55	15,06 ± 0,62
3	6	159	13,51 ± 0,40	13,75 ± 0,44	13,92 ± 0,48	14,14 ± 0,51	14,28 ± 0,47	14,47 ± 0,49	14,57 ± 0,47	14,74 ± 0,45	14,92 ± 0,46	15,03 ± 0,51
4	8	119	12,92 ± 0,26	13,24 ± 0,36	13,28 ± 0,40	13,42 ± 0,44	13,64 ± 0,44	13,77 ± 0,47	13,95 ± 0,46	14,13 ± 0,56	14,22 ± 0,50	14,40 ± 0,55
5	10	95	12,73 ± 0,30	13,17 ± 0,31	13,28 ± 0,32	13,39 ± 0,35	13,62 ± 0,35	13,79 ± 0,39	13,88 ± 0,44	14,14 ± 0,52	14,27 ± 0,53	14,43 ± 0,57
6	12	79	13,01 ± 0,43	13,20 ± 0,51	13,21 ± 0,52	13,31 ± 0,47	13,49 ± 0,40	13,63 ± 0,41	13,80 ± 0,40	13,91 ± 0,39	14,12 ± 0,42	14,21 ± 0,38
7	14	68	12,87 ± 0,41	13,07 ± 0,40	13,28 ± 0,45	13,35 ± 0,46	13,54 ± 0,47	13,69 ± 0,52	13,75 ± 0,51	13,85 ± 0,48	14,05 ± 0,53	14,19 ± 0,60
8	16	59	12,59 ± 0,44	12,70 ± 0,37	12,83 ± 0,34	12,97 ± 0,38	13,14 ± 0,42	13,32 ± 0,41	13,53 ± 0,42	13,61 ± 0,44	13,78 ± 0,45	13,84 ± 0,52
9	18	53	12,52 ± 0,32	12,63 ± 0,29	12,76 ± 0,27	12,96 ± 0,31	13,17 ± 0,34	13,35 ± 0,37	13,45 ± 0,27	13,58 ± 0,36	13,71 ± 0,31	13,82 ± 0,27
10	20	47	12,61 ± 0,41	12,80 ± 0,33	12,89 ± 0,40	13,10 ± 0,41	13,29 ± 0,43	13,43 ± 0,41	13,52 ± 0,46	13,70 ± 0,48	13,87 ± 0,51	13,97 ± 0,50
11	22	43	12,38 ± 0,38	12,54 ± 0,37	12,63 ± 0,40	12,75 ± 0,43	12,90 ± 0,37	13,01 ± 0,29	13,13 ± 0,28	13,15 ± 0,39	13,31 ± 0,39	13,42 ± 0,45
12	24	39	12,02 ± 0,46	12,17 ± 0,46	12,28 ± 0,52	12,42 ± 0,54	12,54 ± 0,60	12,58 ± 0,56	12,82 ± 0,68	12,87 ± 0,70	13,01 ± 0,70	13,11 ± 0,72
13	26	36	11,74 ± 0,40	11,83 ± 0,36	12,03 ± 0,41	12,14 ± 0,41	12,27 ± 0,44	12,40 ± 0,44	12,45 ± 0,50	12,48 ± 0,54	12,54 ± 0,51	12,64 ± 0,55
14	28	34	11,75 ± 0,70	11,97 ± 0,66	11,99 ± 0,70	12,10 ± 0,65	12,26 ± 0,70	12,33 ± 0,72	12,36 ± 0,76	12,42 ± 0,72	12,45 ± 0,64	12,62 ± 0,69
15	30	31	11,63 ± 0,41	11,72 ± 0,53	11,87 ± 0,49	11,97 ± 0,52	12,15 ± 0,63	12,22 ± 0,66	12,38 ± 0,70	12,49 ± 0,76	12,57 ± 0,63	12,60 ± 0,66

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Tabela 2 – Médias dos parâmetros valor fenotípico (VF), endogamia (F) e alelos favoráveis fixados (AFF), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$) durante 20 gerações sob MAS, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes níveis de saturação por marcadores.

T	cM	NM	Parâmetros		
			VF	F	AFF (%)
1	2	479	12,489 ± 0,295	0,229 ± 0,048	10,368 ± 2,852
2	4	239	12,924 ± 0,391	0,214 ± 0,049	9,445 ± 3,939
3	6	159	13,149 ± 0,374	0,231 ± 0,066	10,463 ± 4,558
4	8	119	12,661 ± 0,324	0,196 ± 0,037	9,350 ± 2,408
5	10	95	12,601 ± 0,322	0,204 ± 0,042	9,528 ± 3,261
6	12	79	12,645 ± 0,395	0,215 ± 0,053	9,808 ± 4,334
7	14	68	12,607 ± 0,386	0,177 ± 0,033	6,086 ± 2,401
8	16	59	12,296 ± 0,329	0,161 ± 0,034	5,669 ± 1,909
9	18	53	12,235 ± 0,279	0,163 ± 0,032	5,593 ± 2,019
10	20	47	12,339 ± 0,353	0,164 ± 0,040	5,330 ± 2,590
11	22	43	12,127 ± 0,308	0,165 ± 0,027	5,382 ± 2,168
12	24	39	11,847 ± 0,479	0,164 ± 0,042	5,601 ± 3,165
13	26	36	11,537 ± 0,384	0,168 ± 0,039	5,191 ± 2,197
14	28	34	11,517 ± 0,552	0,163 ± 0,042	4,988 ± 2,984
15	30	31	11,490 ± 0,469	0,157 ± 0,026	4,614 ± 2,075

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Em uma população experimental cuja característica sob seleção apresenta baixa herdabilidade, a utilização de mapeamento fino (alta saturação) proporciona maior poder de detecção de QTL e, conseqüentemente, melhores incrementos fenotípicos ao longo das gerações sob MAS. Santos et al. (2006) relacionam o efeito do QTL a herdabilidade da característica. Assim, a identificação de QTL de pequeno efeito requer grande quantidade de marcadores estrategicamente ordenados. Resultados comparáveis entre os níveis de saturação que admitiram distribuição agregada de um marcador a cada 2, 4, 6, 8, 10, 12 e 14 cM foram observados, maximizando os ganhos fenotípicos com a seleção genômica, especialmente ao considerar os espaçamentos de 4 e 6 cM.

Tabela 3 – Dissimilaridades obtidas pela distância euclidiana média para diferentes níveis de saturação por marcadores avaliados em característica com herdabilidade 0,10.

Tratamentos	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	0,481	0,650	0,151	0,123	0,166	0,132	0,280	0,318	0,221	0,541	0,664	1,065	1,088	1,122
2	-	0,256	0,377	0,399	0,456	0,475	0,742	0,778	0,680	1,013	1,134	1,533	1,557	1,590
3	-	-	0,526	0,571	0,570	0,603	0,912	0,958	0,855	1,180	1,303	1,711	1,734	1,767
4	-	-	-	0,118	0,140	0,135	0,394	0,443	0,338	0,663	0,785	1,192	1,214	1,246
5	-	-	-	-	0,176	0,155	0,363	0,402	0,305	0,629	0,748	1,152	1,176	1,208
6	-	-	-	-	-	0,089	0,384	0,431	0,341	0,630	0,750	1,160	1,183	1,214
7	-	-	-	-	-	-	0,336	0,382	0,290	0,585	0,707	1,118	1,141	1,173
8	-	-	-	-	-	-	-	0,093	0,084	0,284	0,402	0,806	0,829	0,859
9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,119	0,243	0,360	0,759	0,785	0,816
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,342	0,462	0,863	0,886	0,918
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,128	0,536	0,560	0,592
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,419	0,446	0,471
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,071	0,098
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,093

Tabela 4 – Grupos, limite e distâncias obtidas entre os tratamentos (níveis de saturação) pela aplicação do método de Tocher para herdabilidade 0,10.

Número do grupo	Limite (θ)	Distâncias intragrupos	Número de tratamentos	Tratamentos pertencentes	Níveis de saturação (cM)
1	0,256	0,071	2	13; 14	26; 28
1	0,256	0,096	3	13; 14; 15	26; 28; 30
2	0,256	0,084	2	8; 10	16; 20
2	0,256	0,106	3	8; 10; 9	16; 20; 18
3	0,256	0,089	2	6; 7	12; 14
3	0,256	0,138	3	6; 7; 4	12; 14; 8
3	0,256	0,150	4	6; 7; 4; 1	12; 14; 8; 2
3	0,256	0,143	5	6; 7; 4; 1; 5	12; 14; 8; 2; 10
4	0,256	0,128	2	11; 12	22; 24
5	0,256	0,256	2	2; 3	4; 6

3.2. Característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$)

A Tabela 5 apresenta os valores fenotípicos médios e seus respectivos desvios padrão obtidos para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) ao longo de 20 gerações sob MAS. Foram mantidos os padrões de espaçamento entre os marcadores.

Novamente, resultados comparáveis ao longo das gerações foram observados nos mapeamentos que adotaram alta saturação (maior número de marcadores), exceto para a maior saturação (2 cM), cujos valores fenotípicos se assemelhavam aos espaçamentos com aproximadamente 20 cM de distância. Maximização nos ganhos fenotípicos com a seleção genômica foram obtidos para os níveis de 4, 6, 8 e 10 cM. Resultados expressivos também foram detectados nas seleções que utilizaram até 59 marcadores (16 cM). Contudo, os mapas de baixa saturação (26, 28 e 30 cM) mantiveram os piores resultados ao longo das gerações, pois o baixo refinamento diminui o poder de detecção de QTL.

Ao utilizar mapas muito saturados por marcadores espera-se grande poder de detecção de QTL. Entretanto, na prática, esta alta saturação em algumas regiões genômicas pode ter efeito diverso. Marcadores muito próximos (espaçamento mínimo) poderão apresentar uma junção em seus efeitos, ocasionando redução na capacidade de identificar associações entre marcadores e QTL. Dois ou mais marcadores minimamente espaçados poderão funcionar como único marcador. Desta forma, a redução excessiva no espaçamento entre marcadores pode não resultar em ganhos ótimos na seleção genômica, conforme relatado para o nível de saturação de 2 cM.

Tabela 5 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes níveis de saturação por marcadores.

T	cM	NM	Gerações									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	2	479	11,00 ± 0,07	11,56 ± 0,09	12,24 ± 0,25	13,10 ± 0,26	13,63 ± 0,25	14,36 ± 0,21	15,11 ± 0,27	15,55 ± 0,28	16,20 ± 0,41	16,72 ± 0,42
2	4	239	11,10 ± 0,09	12,19 ± 0,16	13,23 ± 0,33	14,08 ± 0,27	14,89 ± 0,30	15,65 ± 0,31	16,27 ± 0,43	16,93 ± 0,47	17,60 ± 0,60	18,14 ± 0,62
3	6	159	11,20 ± 0,11	12,46 ± 0,19	13,32 ± 0,11	14,09 ± 0,20	14,98 ± 0,35	15,80 ± 0,41	16,64 ± 0,43	17,09 ± 0,49	18,02 ± 0,52	18,55 ± 0,65
4	8	119	10,95 ± 0,05	11,91 ± 0,15	12,79 ± 0,15	13,82 ± 0,22	14,55 ± 0,25	15,07 ± 0,37	15,93 ± 0,40	16,61 ± 0,50	17,11 ± 0,50	17,97 ± 0,55
5	10	95	11,34 ± 0,11	12,43 ± 0,15	13,26 ± 0,30	14,13 ± 0,35	14,93 ± 0,50	15,57 ± 0,56	16,09 ± 0,50	16,85 ± 0,58	17,46 ± 0,64	17,97 ± 0,69
6	12	79	10,94 ± 0,08	11,93 ± 0,12	12,92 ± 0,24	13,75 ± 0,34	14,43 ± 0,43	14,91 ± 0,45	15,72 ± 0,46	15,81 ± 0,53	16,94 ± 0,55	17,51 ± 0,55
7	14	68	10,88 ± 0,07	11,53 ± 0,15	12,72 ± 0,17	13,44 ± 0,34	13,64 ± 0,39	14,93 ± 0,57	15,62 ± 0,67	15,74 ± 0,66	16,88 ± 0,75	17,47 ± 0,78
8	16	59	10,98 ± 0,08	11,68 ± 0,13	12,67 ± 0,17	13,50 ± 0,23	13,78 ± 0,32	14,92 ± 0,50	15,84 ± 0,56	15,92 ± 0,61	16,80 ± 0,65	17,35 ± 0,73
9	18	53	11,11 ± 0,06	11,87 ± 0,15	12,62 ± 0,41	13,42 ± 0,40	13,84 ± 0,58	14,84 ± 0,56	15,73 ± 0,58	15,90 ± 0,59	16,70 ± 0,57	16,83 ± 0,53
10	20	47	10,72 ± 0,04	11,35 ± 0,20	12,32 ± 0,24	13,03 ± 0,32	13,66 ± 0,46	14,58 ± 0,55	15,36 ± 0,53	15,71 ± 0,47	16,44 ± 0,40	16,68 ± 0,39
11	22	43	11,00 ± 0,08	11,74 ± 0,18	12,42 ± 0,23	13,09 ± 0,25	13,79 ± 0,41	14,55 ± 0,39	15,37 ± 0,43	15,86 ± 0,46	16,34 ± 0,54	16,84 ± 0,59
12	24	39	11,05 ± 0,08	11,87 ± 0,11	12,57 ± 0,22	13,18 ± 0,35	13,88 ± 0,47	14,61 ± 0,51	15,42 ± 0,62	15,73 ± 0,66	16,42 ± 0,73	16,68 ± 0,68
13	26	36	10,85 ± 0,07	11,78 ± 0,10	12,67 ± 0,19	13,29 ± 0,45	13,71 ± 0,55	14,33 ± 0,55	15,34 ± 0,55	15,85 ± 0,58	16,24 ± 0,65	16,68 ± 0,65
14	28	34	10,23 ± 0,08	11,02 ± 0,12	11,64 ± 0,18	12,24 ± 0,42	12,88 ± 0,57	13,42 ± 0,73	13,89 ± 0,89	14,50 ± 0,85	15,16 ± 0,76	15,68 ± 0,70
15	30	31	10,27 ± 0,11	11,31 ± 0,12	11,71 ± 0,20	12,53 ± 0,34	13,02 ± 0,42	13,57 ± 0,41	14,09 ± 0,49	14,56 ± 0,62	15,10 ± 0,61	15,56 ± 0,72

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Tabela 5 – Continuação...

T	cM	NM	Gerações									
			11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	2	479	17,34 ± 0,40	17,85 ± 0,46	18,13 ± 0,56	18,71 ± 0,52	19,10 ± 0,56	19,45 ± 0,60	19,80 ± 0,61	20,04 ± 0,67	20,41 ± 0,69	20,67 ± 0,73
2	4	239	18,74 ± 0,54	19,36 ± 0,55	19,87 ± 0,62	20,43 ± 0,68	20,91 ± 0,72	21,13 ± 0,69	21,56 ± 0,77	21,86 ± 0,78	22,37 ± 0,77	22,77 ± 0,68
3	6	159	19,14 ± 0,68	19,67 ± 0,58	20,24 ± 0,60	20,65 ± 0,53	21,21 ± 0,54	21,58 ± 0,53	22,07 ± 0,59	22,29 ± 0,57	22,91 ± 0,55	23,01 ± 0,53
4	8	119	18,60 ± 0,57	19,10 ± 0,72	19,68 ± 0,78	20,22 ± 0,86	20,61 ± 1,01	21,02 ± 0,97	21,20 ± 0,94	21,77 ± 1,01	21,99 ± 0,95	22,35 ± 1,00
5	10	95	18,62 ± 0,81	19,21 ± 0,77	19,66 ± 0,89	20,12 ± 0,89	20,55 ± 0,89	21,01 ± 0,83	21,38 ± 0,84	21,73 ± 0,87	22,07 ± 0,98	22,70 ± 0,94
6	12	79	17,96 ± 0,52	18,43 ± 0,49	18,53 ± 0,46	19,20 ± 0,45	19,71 ± 0,44	20,05 ± 0,58	20,31 ± 0,63	20,82 ± 0,60	20,93 ± 0,68	21,43 ± 0,68
7	14	68	17,85 ± 0,63	18,47 ± 0,64	18,56 ± 0,65	19,10 ± 0,71	19,61 ± 0,81	20,08 ± 0,81	20,45 ± 0,83	20,84 ± 0,78	21,03 ± 0,87	21,52 ± 0,91
8	16	59	17,86 ± 0,72	18,25 ± 0,71	18,63 ± 0,74	19,04 ± 0,74	19,68 ± 0,78	19,84 ± 0,79	20,23 ± 0,86	20,38 ± 0,94	20,81 ± 0,99	21,43 ± 0,94
9	18	53	17,41 ± 0,49	17,82 ± 0,45	18,20 ± 0,40	18,88 ± 0,57	18,98 ± 0,66	19,35 ± 0,65	19,70 ± 0,65	20,07 ± 0,66	20,45 ± 0,69	20,67 ± 0,69
10	20	47	17,34 ± 0,40	17,74 ± 0,35	18,18 ± 0,41	18,72 ± 0,43	18,81 ± 0,42	19,23 ± 0,45	19,56 ± 0,52	19,82 ± 0,64	20,10 ± 0,61	20,37 ± 0,64
11	22	43	17,39 ± 0,66	17,81 ± 0,63	18,24 ± 0,69	18,67 ± 0,61	18,92 ± 0,71	19,32 ± 0,69	19,63 ± 0,60	19,96 ± 0,55	20,07 ± 0,65	20,35 ± 0,64
12	24	39	17,41 ± 0,63	17,82 ± 0,67	18,29 ± 0,60	18,61 ± 0,62	18,91 ± 0,80	19,29 ± 0,75	19,42 ± 0,85	19,67 ± 0,79	19,80 ± 0,80	20,09 ± 0,86
13	26	36	17,01 ± 0,70	17,38 ± 0,60	17,68 ± 0,60	18,02 ± 0,67	18,24 ± 0,62	18,40 ± 0,76	18,73 ± 0,67	18,85 ± 0,73	19,18 ± 0,70	19,28 ± 0,71
14	28	34	16,11 ± 0,70	16,44 ± 0,90	16,92 ± 0,91	17,28 ± 1,08	17,61 ± 1,00	17,86 ± 1,00	18,22 ± 1,02	18,58 ± 1,05	18,82 ± 1,04	19,02 ± 0,92
15	30	31	15,96 ± 0,67	16,36 ± 0,61	16,85 ± 0,72	17,20 ± 0,72	17,49 ± 0,80	17,80 ± 0,94	18,08 ± 0,85	18,38 ± 0,94	18,53 ± 0,91	18,73 ± 1,05

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

As médias gerais dos parâmetros avaliados, e seus respectivos desvios padrão, estão na Tabela 6. As estimativas mantiveram os padrões de semelhança entre as seleções que adotaram mapeamento fino, bem como divergência entre as seleções que admitiram alta e baixa saturação. Valores fenotípicos superiores prevaleceram ao considerar elevada saturação por marcadores, apesar do relativo incremento consanguíneo, minimizado pelas maiores médias de alelos favoráveis fixados.

Tabela 6 – Médias dos parâmetros valor fenotípico (VF), endogamia (F) e alelos favoráveis fixados (AFF), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$) durante 20 gerações sob MAS, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes níveis de saturação por marcadores.

T	cM	NM	Parâmetros		
			VF	F	AFF (%)
1	2	479	16,548 ± 0,448	0,258 ± 0,055	12,140 ± 3,273
2	4	239	17,953 ± 0,559	0,245 ± 0,039	14,295 ± 3,677
3	6	159	18,245 ± 0,487	0,254 ± 0,051	14,683 ± 3,968
4	8	119	17,662 ± 0,650	0,247 ± 0,058	13,963 ± 4,260
5	10	95	17,854 ± 0,701	0,238 ± 0,046	13,233 ± 4,452
6	12	79	17,110 ± 0,479	0,228 ± 0,037	12,235 ± 3,263
7	14	68	17,018 ± 0,642	0,205 ± 0,043	10,103 ± 3,679
8	16	59	16,978 ± 0,653	0,202 ± 0,031	9,848 ± 2,760
9	18	53	16,720 ± 0,539	0,203 ± 0,048	9,788 ± 2,759
10	20	47	16,486 ± 0,433	0,205 ± 0,045	9,256 ± 2,919
11	22	43	16,567 ± 0,539	0,205 ± 0,056	9,313 ± 3,614
12	24	39	16,536 ± 0,629	0,196 ± 0,064	9,298 ± 3,431
13	26	36	16,174 ± 0,569	0,196 ± 0,054	9,333 ± 3,569
14	28	34	15,376 ± 0,799	0,191 ± 0,071	8,900 ± 3,307
15	30	31	15,354 ± 0,647	0,184 ± 0,043	7,841 ± 2,922

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Agrupamentos entre os níveis de saturação foram estabelecidos pela aplicação do método de Tocher, sob os valores fenotípicos médios obtidos ao longo das gerações (variáveis). As dissimilaridades entre os tratamentos (níveis de saturação), quantificadas pela distância euclidiana média, estão na Tabela 7.

O método de Tocher indicou a formação de cinco grupos, conforme a Tabela 8. No grupo 1 foram classificados os espaçamentos de 2, 18, 20, 22 e 24 cM. O grupo 2 inseriu os de 28 e 30 cM. O terceiro grupo foi formado pelos níveis de 12, 14 e 16 cM. As distâncias de 4, 6, 8 e 10 cM agruparam-se no quarto grupo. Já o grupo 5 compreendeu apenas o nível de saturação que usou um marcador a cada 26 cM. Evidência-se, com base nos incrementos fenotípicos médios, a inferioridade dos grupos 2 e 5 e a superioridade dos grupos 3 e 4. Ganhos fenotípicos intermediários foram obtidos pelos níveis de saturação que constituíram o grupo 1.

Tabela 7 – Dissimilaridades obtidas pela distância euclidiana média para diferentes níveis de saturação por marcadores avaliados em característica com herdabilidade 0,40.

Tratamentos	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	1,480	1,788	1,211	1,351	0,597	0,541	0,470	0,273	0,196	0,180	0,285	0,683	1,220	1,288
2	-	0,328	0,318	0,185	0,931	0,987	1,049	1,369	1,559	1,503	1,574	2,023	2,690	2,753
3	-	-	0,609	0,476	1,239	1,288	1,356	1,675	1,868	1,810	1,880	2,327	2,999	3,064
4	-	-	-	0,277	0,695	0,730	0,804	1,131	1,300	1,247	1,327	1,785	2,418	2,487
5	-	-	-	-	0,798	0,870	0,926	1,235	1,435	1,371	1,440	1,888	2,561	2,621
6	-	-	-	-	-	0,226	0,225	0,486	0,674	0,613	0,684	1,130	1,787	1,844
7	-	-	-	-	-	-	0,172	0,482	0,627	0,590	0,683	1,130	1,734	1,805
8	-	-	-	-	-	-	-	0,370	0,539	0,493	0,574	1,021	1,665	1,727
9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,265	0,205	0,268	0,692	1,369	1,415
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,138	0,199	0,557	1,154	1,212
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,140	0,573	1,215	1,267
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,487	1,177	1,215
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,858	0,856
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,169

Tabela 8 – Grupos, limite e distâncias obtidas entre os tratamentos (níveis de saturação) pela aplicação do método de Tocher para herdabilidade 0,40.

Número do grupo	Limite (θ)	Distâncias intragrupos	Número de tratamentos	Tratamentos pertencentes	Níveis de saturação (cM)
1	0,487	0,138	2	10; 11	20; 22
1	0,487	0,170	3	10; 11; 12	20; 22; 24
1	0,487	0,220	4	10; 11; 12; 1	20; 22; 24; 2
1	0,487	0,253	5	10; 11; 12; 1; 9	20; 22; 24; 2; 18
2	0,487	0,169	2	14; 15	28; 30
3	0,487	0,172	2	7; 8	14; 16
3	0,487	0,226	3	7; 8; 6	14; 16; 12
4	0,487	0,185	2	2; 5	4; 10
4	0,487	0,298	3	2; 5; 4	4; 10; 8
4	0,487	0,471	4	2; 5; 4; 3	4; 10; 8; 6
5	0,487	****	1	13	26

Para característica de média herdabilidade ($h^2 = 0,40$), o refinamento no mapeamento está relativamente associado à maximização dos ganhos fenotípicos com a seleção genômica. Nestas circunstâncias, a otimização do poder de detecção de QTL não está ligada proporcionalmente aos maiores níveis de saturação. O maior vínculo genético do caráter favorece uma distribuição menos agregada de marcadores, permitindo menor gasto em material e mão de obra, além do ganho de tempo, em prol de incrementos superiores. Maiores valores fenotípicos foram observados ao admitir os níveis de saturação de 4, 6, 8, 10, 12, 14 e 16 cM, especialmente ao considerar os espaçamentos de 4, 6, 8 e 10 cM.

3.3. Característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$)

Os valores fenotípicos médios e seus respectivos desvios padrão obtidos para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$), ao longo de 20 gerações sob MAS, estão na Tabela 9.

Valores fenotípicos superiores e correspondentes foram observados nas seleções que adotaram espaçamentos entre 4 a 14 cM, ao longo de todas as gerações. Até as gerações intermediárias, o maior nível de saturação (2 cM) indicou ganhos fenotípicos semelhantes aos espaçamentos entre 16 a 22 cM. Das gerações intermediárias até a 20^a geração, esta alta saturação diferenciou-se das demais, proporcionando incrementos fenotípicos medianos. Otimização nos progressos fenotípicos foram evidenciados para os níveis de 6 e 8 cM. Todavia, como já relatado para as características anteriores, os mapas com baixa saturação por marcadores (26, 28 e 30 cM) mantiveram os piores resultados ao longo das gerações. Esses resultados

aproximam-se aos da característica de média herdabilidade, apesar da relevância do mapeamento de alta saturação ter sido reduzida em comparação a ela.

As médias gerais dos parâmetros avaliados, juntamente com seus respectivos desvios padrão, estão na Tabela 10. Apesar dos valores representarem estimativas pontuais de diversas observações, eles demonstram correspondência com os valores fenotípicos da Tabela 9, de acordo com os níveis de saturação por marcadores nos mapas.

Com os valores fenotípicos médios obtidos ao longo das gerações aplicou-se o método de Tocher, reunindo os espaçamentos similares em grupos distintos, com base em suas dissimilaridades mensuradas pela distância euclidiana média (Tabela 12).

O método de Tocher indicou a formação de cinco grupos, conforme a Tabela 11. No grupo 1 foram classificados os espaçamentos de 16, 18, 20, 22 e 24 cM. O grupo 2 inseriu os de 26, 28 e 30 cM. O terceiro grupo foi formado pelos níveis de 4, 10, 12 e 14 cM. As distâncias de 6 e 8 cM agruparam-se no quarto grupo. Já o grupo 5 compreendeu apenas o maior nível de saturação, ou seja, 2 cM. Evidência-se, com base nos incrementos fenotípicos médios, a inferioridade do grupo 2 e a superioridade dos grupos 3 e 4. Ganhos fenotípicos intermediários foram obtidos pelo nível de saturação de 2 cM (grupo 5).

Neste cenário, cuja característica sob seleção apresenta herdabilidade de 0,70, o mapeamento com os níveis de saturação mais elevados (2 e 4 cM) não maximizou os ganhos fenotípicos na seleção genômica. Infere-se que a otimização do poder de detecção de QTL não está associada aos maiores níveis de saturação. A elevada relação entre o genótipo e o fenótipo demanda uma distribuição menos densa de marcadores nos mapas, pois a magnitude do efeito dos QTL coincide com a alta herdabilidade da característica avaliada. Incrementos fenotípicos satisfatórios foram observados ao admitir os níveis de 4, 6, 8, 10, 12 e 14 cM, potencializando o desempenho fenotípico ao considerar os espaçamentos de 6 e 8 cM.

Tabela 9 – Valores fenotípicos médios e respectivos desvios padrão obtidos para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$) ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes níveis de saturação por marcadores.

T	cM	NM	Gerações									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	2	479	11,50 ± 0,11	12,62 ± 0,10	13,60 ± 0,20	14,73 ± 0,26	15,83 ± 0,42	16,79 ± 0,46	17,72 ± 0,48	18,70 ± 0,54	19,50 ± 0,69	20,52 ± 0,61
2	4	239	11,62 ± 0,05	13,29 ± 0,22	14,39 ± 0,23	15,23 ± 0,25	16,51 ± 0,27	17,57 ± 0,39	18,68 ± 0,42	19,52 ± 0,57	20,36 ± 0,54	21,31 ± 0,62
3	6	159	12,19 ± 0,05	13,79 ± 0,12	15,09 ± 0,11	16,20 ± 0,21	17,37 ± 0,44	18,42 ± 0,48	19,41 ± 0,55	20,31 ± 0,59	21,27 ± 0,61	22,09 ± 0,70
4	8	119	11,67 ± 0,13	13,65 ± 0,14	15,06 ± 0,19	16,13 ± 0,38	17,18 ± 0,38	18,31 ± 0,30	19,18 ± 0,37	20,12 ± 0,34	21,03 ± 0,37	21,90 ± 0,42
5	10	95	11,58 ± 0,06	13,38 ± 0,17	14,45 ± 0,23	15,67 ± 0,30	16,71 ± 0,48	17,71 ± 0,41	18,81 ± 0,46	19,67 ± 0,37	20,54 ± 0,34	21,39 ± 0,43
6	12	79	12,14 ± 0,12	13,23 ± 0,15	14,31 ± 0,24	15,41 ± 0,30	16,48 ± 0,35	17,53 ± 0,46	18,56 ± 0,41	19,45 ± 0,47	20,31 ± 0,39	21,22 ± 0,40
7	14	68	11,75 ± 0,16	12,92 ± 0,22	14,12 ± 0,31	15,26 ± 0,22	16,40 ± 0,34	17,35 ± 0,35	18,38 ± 0,41	19,36 ± 0,45	20,21 ± 0,56	21,17 ± 0,65
8	16	59	11,61 ± 0,09	12,85 ± 0,18	13,86 ± 0,30	14,76 ± 0,47	15,64 ± 0,64	16,55 ± 0,70	17,51 ± 0,78	18,32 ± 0,90	19,12 ± 0,88	19,89 ± 0,75
9	18	53	11,50 ± 0,05	12,50 ± 0,21	13,52 ± 0,40	14,62 ± 0,53	15,54 ± 0,66	16,50 ± 0,80	17,42 ± 0,73	18,33 ± 0,79	19,11 ± 0,66	19,87 ± 0,64
10	20	47	11,39 ± 0,12	12,36 ± 0,23	13,16 ± 0,21	14,53 ± 0,29	15,64 ± 0,32	16,64 ± 0,49	17,34 ± 0,74	18,24 ± 0,65	19,01 ± 0,66	19,85 ± 0,67
11	22	43	11,41 ± 0,09	12,44 ± 0,15	13,22 ± 0,30	14,52 ± 0,45	15,63 ± 0,66	16,53 ± 0,77	17,41 ± 0,71	18,39 ± 0,80	19,13 ± 0,92	19,92 ± 0,91
12	24	39	11,16 ± 0,10	12,35 ± 0,23	13,22 ± 0,23	14,11 ± 0,29	15,04 ± 0,29	15,86 ± 0,35	16,83 ± 0,47	17,75 ± 0,60	18,48 ± 0,71	19,19 ± 0,81
13	26	36	10,92 ± 0,10	11,96 ± 0,29	12,90 ± 0,44	13,99 ± 0,50	14,90 ± 0,48	15,82 ± 0,59	16,68 ± 0,59	17,53 ± 0,64	18,49 ± 0,77	19,32 ± 0,63
14	28	34	11,16 ± 0,07	12,17 ± 0,18	13,00 ± 0,25	14,26 ± 0,33	15,05 ± 0,45	16,01 ± 0,53	16,79 ± 0,60	17,57 ± 0,75	18,34 ± 0,81	18,97 ± 0,95
15	30	31	11,26 ± 0,12	12,08 ± 0,21	13,11 ± 0,32	14,12 ± 0,53	14,93 ± 0,54	15,75 ± 0,62	16,68 ± 0,53	17,57 ± 0,54	18,44 ± 0,50	19,07 ± 0,59

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Tabela 9 – Continuação...

T	cM	NM	Gerações									
			11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	2	479	21,34 ± 0,68	22,14 ± 0,77	22,85 ± 0,86	23,51 ± 0,84	24,01 ± 0,85	24,41 ± 0,76	25,01 ± 0,75	25,38 ± 0,68	25,84 ± 0,67	26,36 ± 0,61
2	4	239	22,07 ± 0,67	22,84 ± 0,57	23,60 ± 0,65	24,29 ± 0,72	24,99 ± 0,75	25,58 ± 0,77	25,98 ± 0,78	26,51 ± 0,75	26,96 ± 0,72	27,64 ± 0,67
3	6	159	22,90 ± 0,63	23,66 ± 0,72	24,37 ± 0,78	24,91 ± 0,81	25,70 ± 0,82	26,31 ± 0,80	26,90 ± 0,85	27,35 ± 0,88	27,79 ± 0,88	28,23 ± 0,87
4	8	119	22,68 ± 0,35	23,42 ± 0,38	24,11 ± 0,34	24,78 ± 0,42	25,44 ± 0,45	26,13 ± 0,39	26,67 ± 0,51	27,25 ± 0,53	27,73 ± 0,55	28,18 ± 0,55
5	10	95	22,01 ± 0,55	22,77 ± 0,50	23,42 ± 0,54	24,13 ± 0,48	24,75 ± 0,58	25,45 ± 0,56	25,88 ± 0,55	26,40 ± 0,52	26,89 ± 0,58	27,41 ± 0,48
6	12	79	21,93 ± 0,42	22,87 ± 0,41	23,45 ± 0,51	24,09 ± 0,61	24,72 ± 0,61	25,33 ± 0,63	25,99 ± 0,58	26,34 ± 0,64	26,93 ± 0,67	27,36 ± 0,67
7	14	68	21,85 ± 0,85	22,80 ± 0,82	23,52 ± 0,84	24,23 ± 0,83	24,85 ± 0,90	25,46 ± 0,85	25,83 ± 0,74	26,41 ± 0,81	26,86 ± 0,80	27,48 ± 0,72
8	16	59	20,48 ± 0,72	21,26 ± 0,72	21,99 ± 0,68	22,67 ± 0,57	23,26 ± 0,52	23,86 ± 0,51	24,36 ± 0,68	24,76 ± 0,71	25,23 ± 0,83	25,61 ± 0,88
9	18	53	20,52 ± 0,76	21,16 ± 0,75	21,82 ± 0,63	22,46 ± 0,69	22,96 ± 0,65	23,44 ± 0,70	23,90 ± 0,83	24,26 ± 0,77	24,74 ± 0,89	24,98 ± 0,94
10	20	47	20,49 ± 0,63	21,18 ± 0,56	21,97 ± 0,64	22,45 ± 0,92	22,88 ± 0,91	23,45 ± 0,81	23,71 ± 0,87	24,25 ± 0,89	24,70 ± 0,92	24,92 ± 0,91
11	22	43	20,50 ± 0,96	21,13 ± 1,00	21,79 ± 0,99	22,42 ± 0,97	23,00 ± 0,96	23,41 ± 1,00	23,80 ± 1,03	24,23 ± 1,06	24,69 ± 1,04	25,01 ± 1,11
12	24	39	20,04 ± 0,76	20,72 ± 0,74	21,29 ± 0,70	22,02 ± 0,60	22,42 ± 0,71	22,99 ± 0,72	23,42 ± 0,93	23,94 ± 0,94	24,22 ± 1,00	24,63 ± 1,02
13	26	36	20,06 ± 0,60	20,66 ± 0,58	21,27 ± 0,64	21,83 ± 0,59	22,24 ± 0,57	22,79 ± 0,71	22,98 ± 0,78	23,45 ± 0,83	23,92 ± 1,05	24,05 ± 1,01
14	28	34	19,61 ± 1,07	20,25 ± 1,08	20,79 ± 0,94	21,13 ± 0,95	21,66 ± 1,00	22,11 ± 1,07	22,57 ± 1,03	22,86 ± 1,05	23,25 ± 1,12	23,50 ± 1,06
15	30	31	19,65 ± 0,52	20,05 ± 0,62	20,54 ± 0,63	20,91 ± 0,87	21,30 ± 0,84	21,64 ± 0,89	22,02 ± 0,85	22,44 ± 0,93	22,92 ± 0,91	23,13 ± 0,99

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Tabela 10 – Médias dos parâmetros valor fenotípico (VF), endogamia (F) e alelos favoráveis fixados (AFF), com os respectivos desvios padrão, obtidas para característica de alta herdabilidade ($h^2 = 0,70$) durante 20 gerações sob MAS, admitindo estratégia de acasalamento seletivo, para diferentes níveis de saturação por marcadores.

T	cM	NM	Parâmetros		
			VF	F	AFF (%)
1	2	479	20,118 ± 0,622	0,241 ± 0,044	13,755 ± 3,431
2	4	239	20,947 ± 0,562	0,244 ± 0,047	15,444 ± 4,404
3	6	159	21,713 ± 0,637	0,247 ± 0,064	16,158 ± 4,760
4	8	119	21,531 ± 0,384	0,241 ± 0,048	15,620 ± 3,521
5	10	95	20,951 ± 0,467	0,241 ± 0,039	15,078 ± 3,595
6	12	79	20,881 ± 0,459	0,235 ± 0,038	13,113 ± 3,208
7	14	68	20,810 ± 0,644	0,234 ± 0,048	13,198 ± 3,862
8	16	59	19,679 ± 0,655	0,214 ± 0,044	11,823 ± 3,024
9	18	53	19,457 ± 0,667	0,212 ± 0,065	11,890 ± 3,090
10	20	47	19,407 ± 0,662	0,207 ± 0,063	10,360 ± 3,281
11	22	43	19,429 ± 0,717	0,203 ± 0,050	9,722 ± 3,129
12	24	39	18,984 ± 0,656	0,202 ± 0,062	9,628 ± 3,293
13	26	36	18,788 ± 0,647	0,199 ± 0,049	9,713 ± 2,800
14	28	34	18,553 ± 0,738	0,192 ± 0,045	9,528 ± 3,086
15	30	31	18,380 ± 0,622	0,188 ± 0,055	8,694 ± 2,991

T = tratamento; cM = distância em centiMorgan; NM = número de marcadores.

Tabela 11 – Grupos, limite e distâncias obtidas entre os tratamentos (níveis de saturação) pela aplicação do método de Tocher para herdabilidade 0,70.

Número do grupo	Limite (θ)	Distâncias intragrupos	Número de tratamentos	Tratamentos pertencentes	Níveis de saturação (cM)
1	0,570	0,082	2	10; 11	20; 22
1	0,570	0,103	3	10; 11; 9	20; 22; 18
1	0,570	0,268	4	10; 11; 9; 12	20; 22; 18; 24
1	0,570	0,384	5	10; 11; 9; 12; 8	20; 22; 18; 24; 16
2	0,570	0,152	2	14; 15	28; 30
2	0,570	0,258	3	14; 15; 13	28; 30; 26
3	0,570	0,161	2	6; 7	12; 14
3	0,570	0,180	3	6; 7; 2	12; 14; 4
3	0,570	0,205	4	6; 7; 2; 5	12; 14; 4; 10
4	0,570	0,211	2	3; 4	6; 8
5	0,570	****	1	1	2

Tabela 12 – Dissimilaridades obtidas pela distância euclideana média para diferentes níveis de saturação por marcadores avaliados em característica com herdabilidade 0,70.

Tratamentos	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	0,865	1,620	1,457	0,864	0,777	0,728	0,570	0,789	0,823	0,807	1,025	1,607	1,757	1,872
2	-	0,775	0,609	0,168	0,184	0,175	1,375	1,617	1,659	1,638	1,870	2,453	2,594	2,705
3	-	-	0,211	0,779	0,856	0,915	2,111	2,347	2,391	2,370	2,611	3,189	3,321	3,427
4	-	-	-	0,610	0,706	0,753	1,948	2,187	2,230	2,210	2,448	3,027	3,160	3,267
5	-	-	-	-	0,196	0,250	1,346	1,583	1,626	1,604	1,844	2,423	2,556	2,664
6	-	-	-	-	-	0,161	1,274	1,515	1,559	1,539	1,774	2,356	2,493	2,602
7	-	-	-	-	-	-	1,251	1,492	1,530	1,512	1,742	2,325	2,470	2,581
8	-	-	-	-	-	-	-	0,295	0,367	0,341	0,533	1,106	1,240	1,353
9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,121	0,085	0,284	0,847	0,982	1,093
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,082	0,253	0,810	0,950	1,064
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,266	0,828	0,964	1,077
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,589	0,741	0,856
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,200	0,316
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,152

4. CONCLUSÕES

- Sob varredura genômica, acasalando os genitores mais contrastantes geneticamente, entre os selecionados, o refinamento no mapeamento empregando de média a alta saturação por marcadores mostrou-se eficiente em relação aos incrementos fenotípicos obtidos com a MAS.
- A análise de agrupamento indicou que os níveis de saturação de 4 e 6 cM evidenciaram equivalência, maximizando os ganhos fenotípicos para característica de baixa herdabilidade.
- Considerando característica de média herdabilidade, os espaçamentos de 4, 6, 8 e 10 cM indicaram similaridade e otimização nos incrementos fenotípicos.
- Já para a característica de alta herdabilidade, níveis de saturação envolvendo as distâncias de 6 e 8 cM propiciaram progressos fenotípicos superiores e comparáveis.
- À medida que a magnitude da herdabilidade se eleva menores quantidades de marcadores são requeridos para manter determinado poder de detecção de QTL.
- A distância de 6 cM entre marcadores adjacentes assinalou desempenho fenotípico ótimo para os três cenários de herdabilidade.

CONCLUSÕES GERAIS

- A estratégia de acasalamento dos genitores mais contrastantes, entre os selecionados, de acordo com a distribuição dos extremos, foi superior aos demais métodos de amostragem na capacidade de incrementar o valor fenotípico na seleção assistida por marcadores, em todos os tamanhos de família, nos três níveis de herdabilidade.
- O acasalamento seletivo reduziu o número de descendentes por família exigidos para potencializar o ganho fenotípico ao utilizar a seleção assistida por marcadores moleculares.
- O emprego de amostras com tamanhos de família superiores a 30; 25 e 20 descendentes, para características com herdabilidades de 0,10; 0,40 e 0,70, respectivamente, torna-se desnecessário, conforme os incrementos fenotípicos equivalentes indicados pelo método de agrupamento proposto por Tocher.
- A análise de agrupamento indicou otimização e correspondência nas respostas fenotípicas ao admitir os níveis de saturação: i) 4 e 6 cM; ii) 4, 6, 8 e 10 cM; e iii) 6 e 8 cM, para características com herdabilidades de 0,10; 0,40 e 0,70, respectivamente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABECASIS, G.R.; CHERNY, S.S.; CARDON, L.R. The impact of genotyping error on family-based analysis of quantitative traits. **European Journal of Human Genetics**, v.9, n.2, p.130-134, 2001.
- AMOS, W.; HOFFMAN, J.I.; FRODSHAM, A.; ZHANG, L.; BEST, S.; HILL, A.V.S. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions. **Molecular Ecology Notes**, v.7, p.10-14, 2007.
- ANDERSSON, L.; GEORGES, M. Domestic-animal genomics: deciphering the genetics of complex traits. **Nature Reviews Genetics**, v.5, p.202-212, 2004.
- ANDERSSON, L.; HALEY, C.S.; ELLEGREN, H.; KNOTT, S.A.; JOHANSSON, M.; ANDERSSON, K.; ANDERSSON-EKLUND, L.; EDFORS-LILJA, I.; FREDHOLM, M.; HANSSON, I.; et al. Genetic mapping of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. **Science**, v.263, n.5154, p.1771-1774, 1994.
- BATLEY, J.; BARKER, G.; O'SULLIVAN, H.; EDWARDS, K.J.; EDWARDS, D. Mining for single nucleotide polymorphisms and insertions/deletions in maize expressed sequence tag data. **Plant Physiology**, v.132, p.84-91, 2003.
- BHERING, L.L.; CRUZ, C.D. Tamanho de população ideal para mapeamento genético em famílias de irmãos completos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.43, n.3, p.379-385, 2008.
- BOLFARINE, H.; BUSSAB, W.O. **Elementos de amostragem**. São Paulo: Edgar Blucher, 2005. 274p.
- BOTSTEIN, D.; WHITE, R.L.; SKOLNICK, M.; DAVIS, R.W. Construction of genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. **The American Journal of Human Genetics**, v.32, n.3, p.314-331, 1980.

- BOVENHUIS, H.; SPELMAN, R.J. Selective genotyping to detect quantitative trait loci for multiple traits in outbred populations. **Journal of Dairy Science**, v.83, n.1, p.173-180, 2000.
- BOVENHUIS, H.; VAN ARENDONK, J.A.M.; DAVIS, G.; ELSEN, J.M.; HALEY, C.S.; HILL, W.G.; BARET, P.V.; HETZEL, D.J.S.; NICHOLAS, F.W. Detection and mapping of quantitative trait loci in farm animals. **Livestock Production Science**, v.52, p.135-144, 1997.
- CARLSON, C.S.; EBERLE, M.A.; KRUGLYAK, L.; NICKERSON, D.A. Mapping complex disease loci in whole-genome association studies. **Nature**, v.429, p.446-452, 2004.
- CARNEIRO, P.L.S.; MACHADO, C.H.M.; EUCLYDES, R.F.; CARNEIRO, A.P.S.; CUNHA, E.E. Endogamia, fixação de alelos e limite de seleção em populações selecionadas por métodos tradicionais e associados a marcadores moleculares. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.36, n.2, p.369-375, 2007.
- COELHO, A.S.G. Considerações gerais sobre a análise de QTL's. In: PINHEIRO, J.B.; CARNEIRO, I.F. (Eds.). **Análise de QTL no melhoramento de plantas**. Goiânia: FUNAPE, 2000. p.1-36.
- CORRÊA, F.J.C. **Avaliação de métodos de seleção tradicionais, assistida por marcadores moleculares e por genes candidatos, com dados simulados**. Dissertação (Mestrado em Zootecnia), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2001. 54p.
- CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1994. 390p.
- CRUZ, E.M. **Efeito da saturação e do tamanho de populações F₂ e de retrocruzamento sobre a acurácia do mapeamento genético**. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2006. 119p.
- DACHS, J.N.W. **Estatística computacional**. Rio de Janeiro: LTC Editora, 1988. 236p.
- DARVASI, A. The effect of selective genotyping on QTL mapping accuracy. **Mammalian Genome**, v.8, n.1, p.67-68, 1997.
- DARVASI, A.; SOLLER, M. Selective genotyping for determination of linkage between a marker locus and a quantitative trait locus. **Theoretical and Applied Genetics**, v.85, n.2-3, p.353-359, 1992.
- DARVASI, A.; WEINREB, A.; MINKE, V. WELLER, J.I.; SOLLER, M. Detecting marker-QTL linkage and estimating QTL gene effect and map location using a saturated genetic map. **Genetics**, v.134, n.3, p.943-951, 1993.
- DEEB, N.; LAMONT, S.J. Genetic architecture of growth and body composition in unique chicken populations. **The American Genetic Association**, v.93, p.107-118, 2002.

- DEKKERS, J.C.M. Commercial application of marker-and gene-assisted selection in livestock: Strategies and lessons. **Journal of Animal Science**, v.82, n.13 electronic supplement, p.313-328, 2004.
- DEKKERS, J.C.M; HOSPITAL, F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. **Nature Reviews Genetics**, v.3, n.3, p.22-32, 2002.
- DIAS, L.A.S. Análises multidimensionais. In. ALFENAS, A. C. **Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins: fundamentos e aplicações em plantas e microorganismos**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, p.405-473, 1998.
- DOUGLAS, J.A.; BOEHNKE, M.; LANGE, K. A Multipoint method for detecting genotyping errors and mutations in sibling-pair linkage data. **The American Journal of Human Genetics**, v.66, n.4, p.1287-1297, 2000.
- ERICKSON, D.L.; FENSTER, C.B.; STENOIEN, H.K.; PRICE, D. Quantitative trait locus analyses and the study of evolutionary process. **Molecular Ecology**, v.13, p.2505-2522, 2004.
- EUCLYDES, R.F. **Uso do sistema para simulação Genesys na avaliação de métodos de seleção clássicos e associados a marcadores moleculares**. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1996. 149p.
- EUCLYDES, R.F. **Genesys: Sistema de Simulação Genética**. Versão 9.1. Viçosa: Fundação Arthur Bernardes – UFV, 2009.
- EVERITT, B.S. **Cluster analysis**. 3rd ed. London: Heinemann Educational Books, 1993. 122p.
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4.ed. London: Longman, 1996. 464p.
- FERREIRA, M.E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. 3.ed. Brasília: EMBRAPA/CENARGEM, 1998. 220p.
- FISHER, R.A. Average excess and average effect of a gene substitution. **Annals of Eugenics**, v.11, n.1, p.53-63, 1941.
- FLINT-GARCIA, S.A.; THORNSBERRY, J.M.; BUCKLER, E.S. 4th. Structure of linkage disequilibrium in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v.54, p.357-374, 2003.
- HILLEL, J. Map-based quantitative trait loci identification. **Poultry Science**, v.76, p.1115-1120, 1997.
- JIN, C.; LAN, H.; ATTIE, A.D. CHURCHILL, G.A.; BULUTUGLO, D.; YANDELL, B.S. Selective phenotyping for increased efficiency in genetic mapping studies. **Genetics**, v.168, n.4, p.2285-2293, 2004.

- JOHNSON, R.A.; WICHERN, D.W. **Applied multivariate statistical analysis**. 4.ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1998. 816p.
- LANDE, R. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. **Genetics**, v.99, n.3-4, p.541-553, 1981.
- LANDER, E.S.; BOTSTEIN, D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics**, v.121, n.1, p.185-199, 1989.
- LANNES, S.D.; ZIMMER, P.D.; OLIVEIRA, A.C.; IRAJÁ, F.; CARVALHO, F.; VIEIRA, E.A.; MAGALHÃES JUNIOR, A.M.; KOPP, M.M.; FREITAS, F.A. Regeneração *in vitro* de anteras de arroz irrigado (*Oryza sativa* L.) e mapeamento de QTL associado. **Ciência Rural**, v.34, n.5, p.1355-1362, 2004.
- LEDUR, M.C.; BERTANI, G.R.; NONES, K. Genômica nos programas de melhoramento genético avícola. **Anais da conferência de ciência e tecnologia avícola**. APINCO: Campinas, p.87-105, 2003.
- LEDUR, M. C.; NONES, K.; ALVES, H. J.; BERTANI, G.R. A importância do conhecimento do genoma para a produção de aves. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, Campo Grande, **Anais...**, p.379-389, 2004.
- LEDUR, M.C.; SCHMIT, G.S. Genética Molecular: Aplicação de tecnologias moleculares no melhoramento genético de aves. **Revista Avicultura Industrial**, v.90, n.1075, p.13-19, 2000.
- LEE, S.H.; VAN DER WERF, J.H.J. The efficiency of designs for fine-mapping of quantitative trait loci using combined linkage disequilibrium and linkage. **Genetics Selection Evolution**, v.36, n.2, p.145-161, 2004.
- LI, H.; DEEB, N.; ZHOU, H.; ASHWELL, C.M.; LAMONT, S.J. Chicken quantitative trait loci for growth and body composition associated with the very low density apolipoprotein-II gene. **Poultry Science**, v.84, p.697-703, 2005.
- LITT, M.; LUTTY, J.A. A hypervariable microsatellite revealed by *in vitro* amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. **The American Journal of Human Genetics**, v.44, n.3, p.398-401, 1989.
- LIU, B. H. **Statistical genomics: linkage, mapping and QTL analysis**. Boca Raton: CRC Press, 1998. 611p.
- LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Sunderland: Sinauer Associates, 1998. 980p.
- MACARI, M.; FURLAN, R.L.; GONZALES, E. **Fisiologia Aviária Aplicada a Frangos de Corte**. 2. ed. Jaboticabal: FUNEP, v.1, 2002. 375p.
- MACKAY, T. F. C. Genetic architecture of quantitative traits. **Annual Review of Genetics**, v.35, p.303-339, 2001.

- MARKET, C.L.; MOLLER, F. Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic and species specific patterns. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.45, n.5, p.753-763, 1959.
- MARTINEZ, M.L.; MACHADO, M.A. Programa genoma brasileiro de bovinos e suas perspectivas de aplicações práticas. In: Simpósio Nacional de Melhoramento Animal, Campo Grande, **Anais da Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal**, p.48-57, 2002.
- MARTINEZ, M.L.; MACHADO, M.A.; FERREIRA, A.M. Biotecnologia na pecuária: genética molecular. **Informe Agropecuário**, v.21, n.204, p.67-78, 2000.
- MAXWELL, A.E. **Multivariate analysis in behavioural research**. London: Chapman and Hall, 1977. 164p.
- MEUWISSEN, T.H.E.; WOOLLIAMS, J.A. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. **Theoretical and Applied Genetics**, v.89, n.7-8, p.1019-1026, 1994.
- MOODY, D.E.; POMP, D.; NIELSEN, M.K.; VAN VLECK, L.D. Identification of quantitative trait loci influencing traits related to energy balance in selection and inbred lines of mice. **Genetics**, v.152, p.699-711, 1999.
- MOREAU, L.; CHARCOSSET, A.; HOSPITAL, F.; GALLAIS, A. Marker-assisted selection efficiency in populations of finite size. **Genetics**, v.148, p.1353-1365, 1998.
- MUIR, W.M. Use of molecular genetics in poultry breeding. In: Proc. of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier-France, **Anais 7th WCGALP**, p.19-23, 2002.
- MULLIS, K.B.; FALOONA, F.A. Specific synthesis of DNA in vitro via a polimerase-catalyzed chain reaction. **Methods Enzymol**, v.155, p.335-350, 1987.
- MURANTY, H.; GOFFINET, B.; SANTI, F. Multitrait and multipopulation QTL search using selective genotyping. **Genetical Research**, v.70, n.3, p.259-265, 1997.
- NASS, L.L.; VALOIS, A.C.C.; MELO I.S.; VALADARES-INGLIS, M.C. **Recursos genéticos e melhoramento - plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. 1183p.
- NONES, K. **Mapeamento de QTLs no cromossomo 1 de *Gallus gallus* que influenciam características de desempenho e carcaça**. Tese (Doutorado em Agronomia - Área de concentração: Ciência Animal e Pastagens), Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2004. 110p.
- RAFALSKI, A. Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics: Genome studies and molecular genetics. **Current Opinion in Plant Biology**, v.5, n.2, p.94-100, 2002.
- RAO, R.C. **Advanced statistical methods in biometric research**. New York: John Wiley, 1952. 390p.

- RIBEIRO JUNIOR, J.I.; MELO, A.L.P. **Guia prático para utilização do SAEG**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2008. 288p.
- ROSA, G.J.M. Delineamento de experimentos em genética genômica. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.36, suplemento especial, p.211-218, 2007.
- SANTOS, M.A.; NICOLÁS, M.F.; HUNGRIA, M. Identificação de QTL associados à simbiose entre *Bradyrhizobium japonicum*, *B. elkanii* e soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.41, n.1, p.67-75, 2006.
- SAEG – **Sistema para análises estatísticas**. Versão 9.1: Fundação Arthur Bernardes – UFV – Viçosa, 2007.
- SAX, K. The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus Vulgaris*. **Genetics**, v.8, n.6, p.52-560, 1923.
- SCHMID, M.; NANDA, I.; BURT, D.W. Second report on chicken genes and chromosomes. **Cytogenetic and Genome Research**, v.109, n.4, p.415-479, 2005.
- SCHUSTER, I.; CRUZ, C.D. **Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2004. 568p.
- SOLLER, M.; BRODY, T.; GENIZI, A. On the power of experimental designs for the detection of linkage between marker loci and quantitative loci in crosses between inbred lines. **Theoretical and Applied Genetics**, v.47, n.1, p.35-39, 1976.
- TANKSLEY, S.D. Mapping polygenes. **Annual Review of Genetics**, v.27, p.205-233, 1993.
- TAUTZ, D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. **Nucleic Acids Research**, v.17, n.16, p.6463-6471, 1989.
- VAN DER BEEK.; VAN ARENDONK, J.A.M.; GROEN, A.F. Power of two and three-generation QTL, mapping experiments in an outbred population containing full-sib or half-sib families. **Theoretical and Applied Genetics**, v.91, p.1115-1124, 1995.
- VAN GESTEL, S.; HOUWING-DUISTERMAAT, J.J.; ADOLFSSON, R.; VAN DUIJN, C.M.; VAN BROECKHOVEN, C. Power of selective genotyping in genetic association analyses of quantitative traits. **Behavior Genetics**, v.30, n.2, p.141-146, 2000.
- VAN OOIJEN, J.W. Accuracy of mapping quantitative trait loci in autogamous species. **Theoretical and Applied Genetics**, v.84, n.7-8, p.803-811, 1992.
- VOS, P.; HOGERS, R.; BLEEKER, M.; REIJANS, M.; VAN DER LEE, T.; HORNES, M.; FRIJTERS, A.; POT, J.; PELEMAN, J.; KUIPER, M. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. **Nucleic Acids Research**, v.23, n.21, p.4407-4414, 1995.

- ZHU, J.J.; LILLEHOJ, H.S.; CHENG, H.H.; POLLOCK, D.; SADJADI, M.; EMARA, M.G. Screening for highly heterozygous chickens in outbred commercial broiler lines for QTL mapping to increase detection power. **Poultry Science**, v.80, p.6-12, 2001.
- WEBER, J.L.; MAY, P.E. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the Polymerase Chain Reaction. **The American Journal of Human Genetics**, v.44, n.3, p.388-396, 1989.
- WELLER, J.I. **Quantitative Trait Loci Analysis in Animals**. Cambridge - USA: CABI Publishing, 2001. 287p.
- WELSH, J.; MCCLELLAND, M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. **Nucleic Acids Research**, v.18, n.24, p.7213-7218, 1990.
- WILLIAMS, J.G.K.; KUBELICK, A.R.; LIVAK, K.J.; RAFALSKI, J.A.; TINGEY, S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Research**, v.18, n.22, p.6531-6535, 1990.
- YONASH, N.; CHENG, H.H.; HILLEL, J.; HELLER, D.E.; CAHANER, A. DNA microsatellites linked to quantitative trait loci affecting antibody response and survival rate in meat-type chickens. **Poultry Science**, v.80, p.22-28, 2001.
- YOUNG, N.D. Constructing a plant genetic linkage map with DNA makers. In: PHILLIPS, R.L.; VASIL, I.K. **DNA: based markers in plants**. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, p.31-47, 1994.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)