

LIMITES DA SELEÇÃO RECORRENTE.

I. FATORES QUE AFETAM O ACRÉSCIMO DAS FREQUÊNCIAS ALÉLICAS¹

MAURICIO B. PEREIRA² e ROLAND VENCovsky³

RESUMO - Investigou-se o limite da seleção recorrente e os principais fatores que o afetam, por meio do acréscimo esperado na frequência dos alelos favoráveis, até o esgotamento da variabilidade genética, calculado a partir da probabilidade de fixação destes alelos. Como referência, considerou-se uma seleção fenotípica, feita num só sexo, em espécie alógama. Calcularam-se 360 valores do acréscimo, fazendo variar os principais fatores determinantes do limite seletivo. Apesar das restrições, concluiu-se, de modo geral que: o limite da seleção é extremamente prejudicado quando se combinam baixa herdabilidade (h^2), pequeno tamanho efetivo (N_e), fraca intensidade de seleção (K), baixas frequências iniciais dos alelos favoráveis e um caráter governado por genes de efeitos pequenos. Estando um desses fatores em condições desfavoráveis é possível compensá-lo adequando os demais. Manter alto N_e tende a compensar a inadequação dos demais; isto porém, só é recomendável se não prejudicar a intensidade de seleção (k), pois desta depende o progresso imediato. A baixa precisão experimental reduz h^2 , exigindo maiores N_e . O produto $N_e h$ é indicador de quanto se deve aumentar N_e quando h^2 diminui. Discute-se a adaptação do modelo a dados de milho (*Zea mays* L.) e o uso de populações locais, que só têm a vantagem da adaptação. Verificou-se que 80% a 85% da variação dos acréscimos nas frequências gênicas é devido a fatores que podem ser manipulados pelo melhorista, podendo ser escolhidos esquemas que garantam não só o progresso imediato como um elevado platô seletivo.

Termos para indexação: limites da seleção, fixação de genes, tamanho efetivo, milho, *Zea mays*.

LIMITS IN RECURRENT SELECTION.

I. FACTORS AFFECTING THE INCREMENT IN ALLELIC FREQUENCIES

ABSTRACT - The limit of intrapopulation recurrent selection and the main factors affecting it were investigated, through the total change in allelic frequency, until total depletion of genetic variability, and was computed through the probability of ultimate fixation of favorable alleles. Half mass selection was considered as reference selection scheme, in a panmitic species. For different combinations of the main factors 360 values of the total change were calculated. Despite the restrictions, it was concluded that selection limit is strongly unfavored when we combine: a low coefficient of heritability (h^2), small effective population size (N_e), weak selection intensity, low initial frequency of favorable alleles and a trait controlled by loci with small effects. When one of these factors is at an inadequate level, it can be compensated through changes in the others. High N_e values, during selection cycles, can be chosen for such compensation, provided k is not reduced correspondingly, since, in this case, immediate progress will be reduced. Low experimental precision reduces h^2 , so a high N_e is needed. The product $N_e h$ is a good measure of how much N_e should be increased if h^2 is reduced. The model was applied to corn yield data, and the use of local populations for breeding purposes, which have as only advantage its adaptations, was commented. It was also verified that 80% to 85% of the total change in allelic frequency variation is due to factors under the control of the breeder. This indicates that schemes can be chosen not only to assure adequate immediate progress but also appropriate selection limits.

Index terms: selection limits, gene fixation, effective size, mayze, *Zea mays*.

INTRODUÇÃO

A eficiência dos processos seletivos depende, grandemente, da variabilidade genética disponível

nas populações. Por outro lado, a longevidade de um esquema de seleção recorrente tem uma relação muito íntima com a manutenção adequada dessa variabilidade, ao longo dos ciclos de seleção. Sabe-se que a perda ou redução dessa variabilidade é devida à própria seleção e à fixação aleatória dos alelos, como conseqüência da oscilação genética, atuante em populações finitas.

Em estudos sobre a seleção recorrente, são mais comuns aqueles que se ocupam com o progresso esperado e observado em um ou poucos ciclos de

¹ Aceito para publicação em 25 de fevereiro de 1988

² Eng. - Agr., Prof. - Adjunto, Dep. de Genética, Univ. Fed. Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), Caixa Postal 74509, CEP 23851 Seropédica, RJ.

³ Eng. - Agr., Prof. - Adjunto, Dep. de Genética, USP/ Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Caixa Postal 83, CEP 13400 Piracicaba, SP.

seleção. Menos freqüentes são os que procuram enfocar o problema do ponto de vista dos limites seletivos, ou seja, do comportamento das populações sob seleção até o esgotamento da variabilidade genética. Tal carência, obviamente, decorre da maior complexidade que a questão apresenta e do maior grau de pressuposições que se tem de admitir. Mesmo assim, a preocupação com aspectos do limite na seleção, e o estudo dos fatores que o afetam, não deixa de ser uma contribuição valiosa para se entender os fundamentos da seleção recorrente.

Os autores que têm estudado este assunto o fizeram por meio de modelos genéticos que procuram explicar o comportamento das freqüências gênicas durante a seleção. Como exemplo pode-se citar Robertson (1960), que apresentou uma teoria sobre o limite da seleção baseado na expressão da probabilidade de fixação dos alelos favoráveis, apresentada por Kimura (1957). Segundo este autor, o limite seria $Nsp(1-p)$, sendo N o tamanho efetivo, s o coeficiente de seleção e p a freqüência inicial do alelo. Essa expressão, porém, contém muitas restrições, e não pode ser aplicada aos programas de melhoramento, como admitiu o próprio Robertson (1960). Nesta mesma linha, resultados igualmente ponderáveis foram obtidos por Rawlings (1970), Comstock (s.d.), Vencovsky & Godoi (1976), entre outros. Todos estes autores usaram a expressão de Kimura (1957) para investigar a probabilidade de fixação de genes associada a métodos de seleção. No entanto, usaram em seus estudos os valores de locos individualmente, estendendo-se para um caráter poligênico, através de processo dedutivo.

O objetivo desta pesquisa foi, portanto, o de avaliar a alteração máxima esperada na freqüência dos alelos favoráveis num esquema de seleção recorrente, até o esgotamento da variabilidade genética. Visou-se também, avaliar a influência de certos fatores, como: o tamanho efetivo populacional, a intensidade da seleção, o coeficiente de herdabilidade do caráter poligênico e o número de locos controladores do caráter, sobre a capacidade de o melhorista incrementar a freqüência dos alelos favoráveis, até o platô seletivo. Outro fator introduzido, para investigação, foi o tipo da população-base inicial. Supondo que as freqüências

dos alelos favoráveis de um caráter poligênico, numa população inicial, obedecem uma distribuição Beta, foram simuladas três populações-base, a saber: uma, pouco melhorada; outra, que se aproxima de um composto amplo, altamente segregante; e uma terceira, já submetida previamente à seleção recorrente, estando pois, num nível mais elevado, em termos da freqüência dos alelos favoráveis, no início do processo de seleção.

Vários autores, como Curnow & Baker (1968), Ramalho (1977) e Miranda Filho (1978), já utilizaram distribuições pré-estabelecidas de freqüências alélicas, para simular populações iniciais, na seleção. Tal procedimento tem, ainda, a vantagem de se poder visualizar o caráter quantitativo como um todo, afastando-se, assim, a necessidade de se proceder às investigações, loco a loco.

MATERIAL E MÉTODOS

Para um dado loco, numa dada população alógama, em equilíbrio de Hardy-Weimberg, a quantidade básica sobre a qual este trabalho se fundamentou é o avanço genético

$$\Delta p = u(p) - p,$$

em que p é a freqüência do alelo favorável, no dado loco, na população inicial, e $u(p)$, a probabilidade final de fixação desse alelo (Kimura 1957). Quando a seleção é atuante e a população é infinita, $u(p) = 1,0$, ou seja, existe certeza de se conseguir fixar o alelo desejado, no final do processo de ciclos de seleção recorrente. Em populações finitas, ou amostras de plantas dessa população, sobre as quais a seleção é praticada, $u(p)$ pode ser menor do que 1,0. Isso mostra que, apesar da seleção, pode não se fixar o alelo desejado, o que ocorre por ação da oscilação genética, a qual leva à perda do dito alelo. Com $u(p) = 0,80$, por exemplo, entende-se que, em termos médios, a tentativa de fixar o alelo superior terá sucesso apenas em 80% dos casos. Outra forma de visualizar $u(p)$ é considerá-la como a probabilidade ou freqüência esperada do alelo favorável, no final dos ciclos seletivos, em termos médios, ou de esperança matemática.

Nestes termos, Δp mede o acréscimo médio possível que se espera com a seleção, no dado loco.

Conforme Kimura (1957),

$$u(p) = \frac{1 - e^{-2Nsp}}{1 - e^{-2Nes}} \quad (1)$$

para alelos sem dominância, em que N_e é o tamanho efetivo populacional mantido constante ao longo dos ciclos de seleção, e s é o coeficiente de seleção associado ao

loco. O último parâmetro, também considerado constante durante as etapas de seleção artificial, é tal, que a contribuição genética dos genótipos do loco, por exemplo: L_1L_1 , L_1L_2 e L_2L_2 , é proporcional a 1, 1-0,5s e 1-s, respectivamente. Esta expressão (1) foi desenvolvida para uma seleção massal, e supondo-se gerações contínuas. Pode, no entanto, ser utilizada de modo mais amplo. Nela, tem-se, ainda, que p é a frequência inicial do alelo favorável, e e é a base dos logaritmos naturais.

Claro é que o avanço genético total esperado, Δp , é particular de cada loco, numa população, e depende da eficiência do processo seletivo. Sendo assim tomou-se a quantidade

$$\bar{\Delta p} = \int_0^1 (\Delta p) f(p) dp \quad (2)$$

como o avanço médio para todos os locos segregantes da população, e que abrange o caráter quantitativo como um todo. Na expressão (2), $f(p)$ é a função de densidade da distribuição das frequências alélicas dos locos controladores do caráter, na população original.

Conforme foi mencionado, tomou-se a distribuição Beta para representar a quantidade com que os valores de p ocorrem, numa dada população. A expressão geral de $f(p)$ para a distribuição Beta é

$$f(p) = \frac{1}{B(\alpha, \beta)} p^{\alpha-1} (1-p)^{\beta-1}$$

para $0 < p < 1$ e $\alpha, \beta < 0$,

$f(p)$ sendo nulo nas demais circunstâncias.

Sendo

$$B(\alpha, \beta) = \frac{\gamma(\alpha) \cdot \gamma(\beta)}{\gamma(\alpha + \beta)} e$$

$$\gamma(\alpha) = (\alpha - 1) \gamma(\alpha - 1) = (\alpha - 1)!, \text{ resulta}$$

que a média de p , para a distribuição considerada, em termos de esperança matemática é

$$\bar{p} = \frac{B(\alpha + 1, \beta)}{B(\alpha, \beta)}$$

As distribuições de p , nas três populações-base, simuladas neste trabalho, estão representadas na Fig. 1. Consideraram-se, pois:

População 1: com distribuição Beta (2;4), tal que

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

$$\bar{p} = 0,333 \dots$$

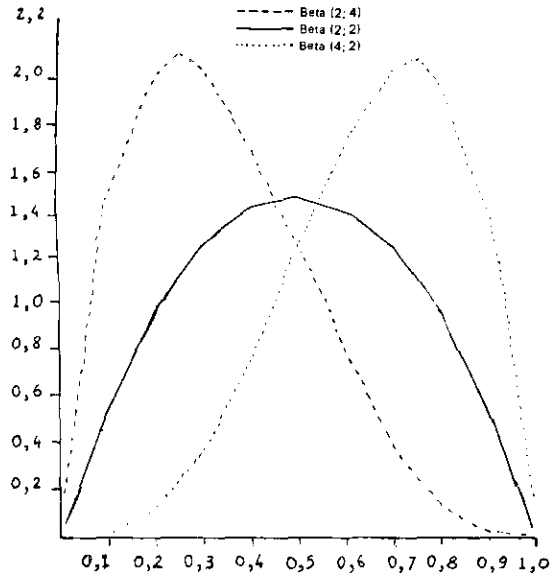


FIG. 1. Configuração aproximada das distribuições Beta usadas.

População 2: com distribuição Beta (2;2), sendo

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

$$\bar{p} = 0,500$$

População 3: com distribuição Beta (4;2), com

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

$$\bar{p} = 0,666 \dots$$

Para o tamanho efetivo tomaram-se os valores 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 75 e 100.

Em relação à magnitude do coeficiente de seleção s , empregou-se processo semelhante ao proposto por Falconer (1960). Conforme este último autor, o acréscimo na frequência de p , em uma geração de seleção, na ausência de dominância, é

$$\Delta p_1 = \frac{(1/2)sp(1-p)}{1-s(1-p)}$$

Este acréscimo, tratando-se de genes de caracteres quantitativos, também pode ser medido por

$$\Delta p_1 = \frac{dkp(1-p)a}{\sigma_F} \text{ (Vencovsky \& Godoi 1976).}$$

Igualando-se as duas últimas expressões, resulta uma quantificação do coeficiente s , que foi utilizada, ou seja:

$$s = \frac{2dk}{\sigma_F^2 + 2dka(1-p)} \quad (3)$$

em que d é o coeficiente de parentesco de Malecot (Kempthorne 1973), correspondente à fração da variância genética aditiva explorada pelo processo de seleção sob estudo, e que, no presente caso, é $d = 0,5$; k é o diferencial de seleção, expresso em desvios-padrões fenotípicos, σ_F é o desvio-padrão fenotípico da unidade de seleção, e a é a metade da diferença entre os valores genotípicos dos homozigotos do loco. Tomou-se, em outras palavras, modelo em que os genótipos L_1L_1 , L_1L_2 e L_2L_2 têm valores genotípicos $c + a$, c e $c - a$, respectivamente.

No caso, evidentemente, $\sigma_F^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$, de modo que σ_F poderá diminuir à medida que a seleção progrida, pela redução de σ_G^2 . Por outro lado, poderá haver um efeito compensatório, pelo aumento de σ_E^2 , em função da maior homozigose do material. Neste caso, σ_F sofrerá pouca alteração.

A contribuição a do loco, na expressão do caráter quantitativo, também incluída na expressão de s (3), foi medida através da variância genética do caráter, σ_A^2 . Considerando-se que m é o número de locos controladores do caráter, σ_A^2/m é a contribuição média de cada loco nesta variância. Ora, tomando-se uma população de base ampla, como a representada pela distribuição Beta (2,2), a média das variâncias aditivas, contribuídas pelos locos individualmente, $\sigma_{A_i}^2 = 2p_i(1-p_i)a_i^2$ é $(2/5)a^2$ (Ramalho 1977). Dessa forma, pode-se escrever que

$$\frac{\sigma_A^2}{m} = \frac{2}{5} a^2 \quad \text{e} \quad a = \left(\frac{5\sigma_A^2}{2m} \right)^{1/2} \quad (4)$$

supondo-se locos de igual efeito, ou seja, homodinâmicos. Esta última expressão de a foi empregada tomando-se valores de σ_A^2 coerentes com a realidade em populações amplas, e m , o número de locos como sendo igual a 10, 50 e 100. Como a é inerente ao loco, os valores obtidos deste parâmetro foram extrapolados para todas as três populações.

Ainda, para obter os valores de s , e partindo-se de σ_A^2 , conhecido da literatura, obtiveram-se valores de σ_F^2 tais, que a herdabilidade no sentido restrito fosse de 0,05 e 0,20.

Pela expressão (3), nota-se que o coeficiente s é particular de cada loco, em função da quantidade $(1-p)$ do denominador.

Nesta pesquisa, considerou-se como processo de referência uma seleção massal, num só sexo, sendo, por isso, $d = 0,5$, conforme mencionado. Admitiram-se taxas de seleção de 20% e 2%, resultando valores de k iguais a 1,40 e 2,42, respectivamente.

Ao todo, foram calculados 360 valores do avanço genético médio Δp , para abranger: as três populações, os dois níveis de seleção; as três alternativas de controle

genético do caráter quanto ao número de locos; os dois níveis de herdabilidade, e as dez alternativas do tamanho efetivo. Para mensurar a importância relativa desses cinco fatores sobre a variação de Δp , calculou-se a soma de quadrados devidas aos fatores, e as de suas interações. Com essas somas de quadrados, calculou-se o coeficiente de determinação R^2 , para cada fonte de variação, pelo quociente $R^2 = (\text{SQ } \Delta p, \text{ fonte de variação}) / (\text{SQ } \Delta p \text{ total})$.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As expressões do avanço genético médio, Δp , obtidas para as três populações, foram as seguintes:

População 1; Beta (2;4):

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

População 2; Beta (2;2):

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

População 3; Beta (4;2):

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

Nestas expressões, $B = 2N_e\bar{s}$. Como, na teoria que levou à probabilidade final de fixação $u(p)$, o coeficiente de seleção \bar{s} é considerado constante para cada loco, optou-se, inicialmente, pelo valor $\bar{s} = \int_0^1 s f(p) dp$. Esta integral foi resolvida por processo numérico. Nos vários casos desenvolvidos para as três populações, no entanto, verificou-se que \bar{s} se aproximou de $s\bar{p}$; isto é, do valor de s para a frequência gênica média. Portanto, utilizou-se $s\bar{p}$ para se obter Δp , de modo que se tomou $B = 2N_e s\bar{p}$.

Numa revisão feita por Ramalho (1977), o autor reuniu 30 estimativas da variância aditiva relativa à produção de grãos, de diversas populações de milho brasileiras. O valor médio dessas estimativas foi de $\sigma_A^2 = 4 \times 10^{-4}$ (em kg^2 de grãos por planta) e a herdabilidade oscilou entre 2% a 30%. Considerando a amplitude desta estimativa de σ_A^2 , ela foi considerada como aplicável a uma população do tipo 2 (distribuição das frequências alélicas em torno de 0,5 e do tipo Beta (2;2)). Assim, pela expressão (4)

$$a = \left(\frac{5}{2m} \cdot \frac{4}{10^4} \right)^{1/2} = \frac{0,031623}{\sqrt{m}} \text{ kg/loco/planta.}$$

Com 50 locos segregantes, a contribuição de cada um, medida por a , seria de $a = 4,47$ g/loco/planta, aproximadamente. Nestes termos, a diferença do valor genotípico entre os dois homozigotos seria de $2a = 8,94$ g. Supondo 100 locos segregando, $a = 3,16$ g.

Tomando-se o valor de a para 50 locos, supondo um coeficiente de herdabilidade de 20% numa intensidade de seleção de 20%, e sendo $\bar{p} = 0,5$, obtém-se, pela expressão (3), $s\bar{p} = 0,1308$. Supondo-se 100 locos segregando, $s\bar{p} = 0,0943$. Com 10 locos em segregação, $s\bar{p} = 0,2707$. Estes foram os valores dos coeficientes de seleção empregados para se obter o avanço genético $\Delta\bar{p}$, no caso da população 2. São valores pequenos, a nível de cada loco, mas coerentes com a natureza poligênica do caráter. Falconer (1960) estimou que $s = 0,2$ seria razoável na seleção artificial para locos de caracteres quantitativos. Na expressão 3, σ_F decorre de se conhecer σ_A^2 e h^2 .

Uma questão que deve ser discutida, neste ponto, é o fato de se ter tomado uma estimativa de σ_A^2 de um caráter, como a produção de grãos no milho, em que há dominância gênica em certo grau, num modelo que pressupõe ausência de dominância. Essa incoerência, todavia, não compromete os resultados; pelo contrário: quando se comparam alelos nas mesmas condições paramétricas, um sendo aditivo, e outro, com dominância, sabe-se que a probabilidade de fixação do alelo em casos com dominância é maior do que sem dominância (Comstock (s.d.)). Desse modo,

as medidas do avanço $\Delta\bar{p} = u(p) - p$ obtidas nesse trabalho, em que se supôs um caráter como a produção de grãos no milho, mas sem dominância, serão revestidos de maior rigor. Assim, os valores de $\Delta\bar{p}$ calculados são subestimados, e, portanto, conservadores. Há que lembrar, ainda, que o cálculo da probabilidade de fixação $u(p)$ com dominância é extremamente mais complexa do que sem dominância.

As Tabelas 1, 2 e 3 apresentam acréscimos médios esperados nas frequências alélicas ($\Delta\bar{p}$) até o limite seletivo, nas populações Beta (2;4), (2;2) e (4;2) respectivamente, para um caráter controlado por 10 locos, nas diferentes combinações de N_e , h^2 e k . Semelhantemente, as Tabelas 4, 5 e 6 referem-se a um caráter com 50 locos, e as Tabelas 7, 8 e 9, a um caráter com 100 locos.

Os valores $\Delta\bar{p}$ obtidos são esperanças matemáticas dos acréscimos nas frequências alélicas, ou seja, valores médios relativos a todo o universo de locos controladores do caráter, na população. Aplicam-se, pois, a rigor, em populações infinitas, sendo também infinitamente grande o número de locos envolvidos. Nesta investigação, contudo, considerou-se finito esse número de locos ($m = 10; 50; 100$). Desse modo, as quantidades $\Delta\bar{p}$ calculadas têm validade, supondo-se que a distribuição das frequências alélicas, com m finito, tem as mesmas características ou são equivalentes às distribuições Beta consideradas. Essa equivalência, pois, pressupõe igualdade nas esperanças matemáticas de $\Delta\bar{p}$. Da mesma forma, ao se considerar finito o número de indivíduos sob seleção ($N_e = 5, 10, 15, \dots; 75, 100$), os valores $\Delta\bar{p}$ passam a representar as quantidades esperadas ao se repetir o processo seletivo em infinitas subpopulações, com o dado tamanho efetivo.

Os acréscimos calculados permitem simular o progresso genético total esperado na média do caráter, até o esgotamento da variação genética. Na tabela 8, com $N_e = 100$, $h^2 = 0,05$ e 20% de pressão de seleção, resultou $\Delta\bar{p} = 0,449$. Tendo-se, no exemplo $m = 100$ locos segregando, resulta que $a = 0,031623/(\sqrt{100})$ kg de grãos de milho por loco por planta. O progresso genético total, sob o modelo em pauta é $G_s(T) = 2 a m \Delta\bar{p}$ (Kojima 1961), o que equivale a 283,97 g/planta ou 14.198 kg por hectare de 50.000 plantas. Tal

TABELA 1. Acréscimos ($\Delta\bar{p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (2;4); $m = 10$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial: $\bar{p} = 0,333$.

N_e	k	1,40		2,42		
		h^2	0,05	0,20	0,05	0,20
5			0,139	0,248	0,221	0,352
10			0,267	0,419	0,387	0,518
15			0,368	0,512	0,486	0,583
20			0,441	0,563	0,543	0,614
25			0,492	0,593	0,577	0,630
30			0,529	0,611	0,599	0,640
40			0,576	0,633	0,624	0,651
50			0,602	0,644	0,638	0,656
75			0,634	0,656	0,653	0,662
100			0,647	0,660	0,658	0,664
(máximo)		(0,667)				

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

TABELA 2. Acréscimos ($\Delta\bar{p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (2;2); $m = 10$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,500$.

N_e	k	1,40		2,42		
		h^2	0,05	0,20	0,05	0,20
5			0,141	0,242	0,218	0,372
10			0,255	0,375	0,352	0,438
15			0,335	0,433	0,417	0,470
20			0,386	0,459	0,449	0,482
25			0,419	0,472	0,465	0,488
30			0,440	0,480	0,475	0,492
40			0,464	0,489	0,485	0,495
50			0,476	0,492	0,490	0,497
75			0,489	0,497	0,496	0,499
100			0,493	0,498	0,498	0,499
(máximo)		(0,500)				

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

valor permite especular sobre o grande potencial da seleção recorrente, em populações de ampla base genética. Com dominância gênica, o progresso total seria ainda maior, pois essa interação alélica favorece a fixação de alelos favoráveis.

Da inspeção dos valores de Δp calculados, pode-se depreender como os fatores agem e interagem na determinação dos acréscimos nas frequências dos alelos, até o limite seletivo. Altos valores de

N_e , forte intensidade de seleção e frequências alélicas iniciais mais elevadas favorecem a meta de se alcançar elevados platôs seletivos. São favoráveis também altas herdabilidades e bases genéticas mais simples do caráter. Isto, em linhas gerais já era sabido.

Do ponto de vista prático, deve-se, portanto, levar em conta que, se um ou mais desses fatores não estiverem favorecendo o limite seletivo, é

TABELA 3. Acréscimos ($\Delta\bar{p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (4;2); $m = 10$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,667$.

N_e	k	1,40		2,42		
		h^2	0,05	0,20	0,05	0,20
5			0,129	0,214	0,195	0,277
10			0,220	0,298	0,285	0,324
15			0,273	0,322	0,316	0,331
20			0,301	0,329	0,326	0,333
25			0,316	0,331	0,330	0,333
30			0,323	0,332	0,332	0,333
40			0,330	0,333	0,333	0,333
50			0,332	0,333	0,333	0,333
75			0,333	0,333	0,333	0,333
100			0,333	0,333	0,333	0,333
(máximo)			(0,333)			

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

TABELA 4. Acréscimos ($\Delta\bar{p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (2;4); $m = 50$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,333$.

N_e	k	1,40		2,42		
		h^2	0,05	0,20	0,05	0,20
5			0,068	0,126	0,111	0,203
10			0,132	0,245	0,217	0,364
15			0,195	0,342	0,309	0,465
20			0,254	0,416	0,382	0,526
25			0,306	0,470	0,439	0,564
30			0,353	0,510	0,482	0,589
40			0,426	0,561	0,539	0,617
50			0,480	0,591	0,574	0,633
75			0,558	0,628	0,618	0,650
100			0,596	0,643	0,637	0,657
(máximo)			(0,667)			

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

preciso compensá-los adequando-se os demais.

Vale ressaltar a importância do coeficiente de herdabilidade. Aumentá-lo, para um dado caráter num programa de seleção, através de uma maior precisão experimental, tem reflexos marcantes no platô seletivo e não apenas no progresso imediato. Valores cronicamente baixos de h^2 comprometem o programa de seleção, sob todos os aspectos. Trata-se de situação em que a perda aleatória de

alelos favoráveis é maior. A baixa precisão experimental é mais comprometedora quando o tamanho efetivo é menor e quando se parte de populações menos melhoradas, como a do tipo 1 e 2.

Manter alta precisão experimental também pode representar economia no programa de seleção. Na Tabela 5, por exemplo, com 20% de intensidade de seleção, $\Delta\bar{p} = 0,45$ em duas situações, a saber: com $h^2 = 0,05$ e $N_e = 75$ ou $h^2 = 0,20$ e

TABELA 5. Acréscimos ($\overline{\Delta p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (2;2); $m = 50$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,500$.

N_e	k	1,40		2,42	
		h^2			
		0,05	0,20	0,05	0,20
5		0,067	0,128	0,112	0,201
10		0,132	0,235	0,210	0,334
15		0,190	0,315	0,288	0,403
20		0,241	0,369	0,344	0,439
25		0,285	0,404	0,383	0,459
30		0,321	0,428	0,411	0,470
40		0,374	0,456	0,444	0,482
50		0,409	0,471	0,462	0,488
75		0,454	0,486	0,482	0,495
100		0,472	0,492	0,490	0,497
(máximo)		(0,500)			

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

TABELA 6. Acréscimos ($\overline{\Delta p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (4;2); $m = 50$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,667$.

N_e	k	1,40		2,42	
		h^2			
		0,05	0,20	0,05	0,20
5		0,065	0,118	0,104	0,181
10		0,120	0,206	0,186	0,274
15		0,169	0,261	0,242	0,310
20		0,208	0,293	0,278	0,324
25		0,239	0,310	0,300	0,329
30		0,263	0,320	0,312	0,331
40		0,294	0,328	0,325	0,332
50		0,311	0,331	0,329	0,333
75		0,327	0,333	0,332	0,333
100		0,331	0,333	0,333	0,333
(máximo)		(0,333)			

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

$N_e = 40$. O mesmo teto final é pois esperado com seleção numa população bastante menor, porém avaliada sob condições experimentais melhores quanto ao limite seletivo, o progresso máximo anteriormente de 14.198 kg/ha seria de 15.337 kg/ha se o coeficiente de herdabilidade pudesse ser mantido na faixa dos 20%, ao invés de 5%. Claro é que a elevação de h^2 para um certo caráter tem seus limites, dependendo da natureza deste.

É comum recomendar-se uma seleção mais branda quando a herdabilidade é baixa. Tal recomendação tem validade relativa. Deve ser praticada quando, ao longo do programa, por razões incontornáveis, houver aumento do erro experimental. Não parece ser adequada, porém, como estratégia geral de um programa. Pelos valores de $\overline{\Delta p}$ obtidos, nota-se que uma das formas de compensar baixas herdabilidades é justamente aumentar a intensi-

TABELA 7. Acréscimos ($\Delta\bar{p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (2;4); $m = 100$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,333$.

N_e	k	1,40		2,42		
		h^2	0,05	0,20	0,05	0,20
5			0,047	0,091	0,079	0,150
10			0,094	0,180	0,158	0,285
15			0,140	0,262	0,231	0,389
20			0,185	0,332	0,297	0,459
25			0,228	0,389	0,353	0,508
30			0,268	0,435	0,400	0,543
40			0,339	0,501	0,470	0,585
50			0,396	0,543	0,518	0,610
75			0,494	0,600	0,584	0,638
100			0,549	0,625	0,614	0,649
(máximo)			(0,667)			

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

TABELA 8. Acréscimos ($\Delta\bar{p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (2;2); $m = 100$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,500$.

N_e	k	1,40		2,42		
		h^2	0,05	0,20	0,05	0,20
5			0,048	0,093	0,081	0,151
10			0,095	0,178	0,157	0,270
15			0,140	0,249	0,223	0,349
20			0,181	0,306	0,278	0,398
25			0,219	0,349	0,322	0,428
30			0,254	0,381	0,357	0,447
40			0,310	0,423	0,404	0,468
50			0,353	0,447	0,433	0,479
75			0,418	0,474	0,467	0,490
100			0,449	0,485	0,480	0,494
(máximo)			(0,500)			

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

dade de seleção, mas sem com isso comprometer o tamanho efetivo. Na seleção massal, praticada num só sexo, $N_e = 4Nu/(1 + 3u)$ (Vencovsky 1978), sendo u a fração de seleção e N o número total de plantas, antes da seleção. No presente caso, $u_1 = 0,20$ e $u_2 = 0,02$. Para que N_e seja o mesmo, nas duas intensidades, $N_2/N_1 = 6,62$, ou seja, é preciso plantar um lote de plantas 6 a 7 vezes maior para se poder forçar a seleção até 2% sem

comprometer a base genética da população.

As populações 1, 2 e 3 simuladas têm frequências alélicas médias iniciais diferentes, ou seja $\bar{p} = 0,333$; 0,500 e 0,667. Por isso, os valores de $\Delta\bar{p}$ são maiores na primeira população, diminuindo nas demais. No entanto, para se alcançar o limite seletivo máximo, ou então 90% do progresso possível, é preciso trabalhar com tamanho efetivo maior na população 1, que é a menos melhorada.

TABELA 9. Acréscimos ($\Delta\bar{p}$) esperados, por seleção, na frequência do alelo favorável, até o limite seletivo. População Beta (4;2); $m = 100$ locos, variando N_e , k e h^2 . Valor médio inicial $\bar{p} = 0,667$.

N_e	k	1,40		2,42		
		h^2	0,05	0,20	0,05	0,20
5			0,047	0,087	0,076	0,138
10			0,088	0,159	0,141	0,231
15			0,126	0,214	0,194	0,272
20			0,161	0,260	0,234	0,307
25			0,191	0,280	0,264	0,320
30			0,216	0,298	0,284	0,326
40			0,256	0,317	0,309	0,330
50			0,282	0,325	0,320	0,332
75			0,314	0,331	0,330	0,333
100			0,326	0,333	0,332	0,333
(máximo)			(0,333)			

Valores em negrito indicam o ponto em que 90% ou mais do acréscimo máximo é atingido.

Essa exigência diminui na população 2, que simula um composto amplo, e reduz-se mais na terceira, que representa, por exemplo, um sintético de linhagens-elite não aparentadas. Nesses termos, pode-se especular que populações locais, agronomicamente inferiores, não são necessariamente boas populações-base para seleção recorrente. Devem, no entanto, servir como fontes de alelos para adaptabilidade, em cruzamento com outras agronomicamente superiores.

A influência da base genética do caráter sobre $\Delta\bar{p}$ pode ser visualizada considerando-se a população 2 (Beta 2;2) com $k = 1,40$ e $h^2 = 0,05$. Se a meta for, por exemplo, conseguir 90% do progresso máximo, requerem-se valores de N_e iguais a 40, 75 e 100 para caracteres governados por 10, 50 e 100 locos, respectivamente. Com muitos locos segregando, é válido afirmar que cada um tenha uma contribuição menor sobre o caráter, e, desse modo, tornar-se-á mais difícil captar os alelos favoráveis. Um modo de compensar essa maior dificuldade é, pois, incrementar N_e .

Quanto ao tamanho efetivo ideal para um programa de seleção recorrente, não é possível, em princípio, dar uma recomendação única. É preciso lembrar que os valores de N_e aqui considerados e as quantidades $\Delta\bar{p}$ decorrentes referem-se ao nível de locos individualmente. No melhoramento,

todavia, o interesse é a fixação simultânea de alelos favoráveis, para vários caracteres. Rawlings (1970) refere-se a 30 como um tamanho efetivo adequado. Os valores de N_e , aqui encontrados para se atingir 90% do avanço total possível, variaram muito, dependendo dos demais fatores.

Na maioria dos programas de seleção recorrente em milho, no nosso meio, os tamanhos efetivos são grandes. Ajudarte Neto et al. (1976) trabalharam com valores de 274 e 328. Lima & Paterniani (1977), em seleção com famílias de meios-irmãos, usaram intensidades que levaram a N_e de 327 e 453.

Valores desse porte se justificam em programas a longo prazo e sobretudo se os demais fatores estiverem desfavorecendo o limite seletivo. O que não se justifica é adotar N_e alto às custas de uma seleção pouco intensa. Essa estratégia compromete sobretudo o progresso imediato. Não se justifica, também, dizer que $N_e = 30$ é adequado em geral.

Dos fatores investigados influenciando sobre $\Delta\bar{p}$, a escolha da população-base, do tamanho efetivo e da intensidade de seleção está sob controle direto do melhorista. O coeficiente de herdabilidade está sob controle parcial, ficando a base genética do caráter como fator natural, não controlável. A soma de quadrados dos 360 valores de $\Delta\bar{p}$ obtidos,

desdobrados nas várias fontes de variação, está na Tabela 10.

TABELA 10. Desdobramento da soma de quadrados dos valores $\overline{\Delta p}$ e respectivos coeficientes de determinação R^2 .

F.V.	GL	SQ	R^2
Populações (P)	2	1,8198	0,224
Intensidade (K)	1	0,2564	0,032
Herdabilidade (H)	1	0,4162	0,051
Tamanho efetivo (N)	9	3,8063	0,468
Número de Locos (M)	2	0,7348	0,090
P x K	2	0,0333	0,004
P x H	2	0,0537	0,007
P x N	18	0,4823	0,059
P x M	4	0,1020	0,012
K x H	1	0,0067	0,001
K x N	9	0,0459	0,006
K x M	2	0,0145	0,002
H x N	9	0,0781	0,010
H x M	2	0,0244	0,003
N x M	18	0,1727	0,021
Demais interações	278	0,0872	0,011
Total	359	8,1343	1,001

Pela amplitude dos valores N_e adotada, verifica-se que este fator foi responsável por 46,8% da variação observada em $\overline{\Delta p}$. Neste trabalho, este fator foi, portanto, o que mais influenciou nas medidas do avanço genético. Segue-se o tipo da população-base com 22,4%, a natureza genética do caráter, com 9,0%, e assim por diante.

Das interações de segunda ordem, destacou-se a que envolve o tamanho efetivo e o tipo da população-base, com R^2 de 5,9%. Reunindo-se os fatores sob controle do melhorista e suas interações, tomados dois a dois, tem-se um valor R^2 acumulado de 0,772. Considerando que a herdabilidade está sob controle parcial do pesquisador, não é exagero afirmar que, de início, 80% a 85% da influência dos fatores determinantes do limite seletivo pode ser manipulada pelo melhorista, nas condições analisadas e expostas. Os restantes 15% a 20% não são diretamente manipuláveis, pois referem-se à natureza intrínseca dos caracteres mas podem ser compensados através da escolha de tamanho efetivo compatível, de adequada intensidade de seleção que também atenda os interesses

de progresso imediato e da manutenção de seus coeficientes de variação o menor possível nos experimentos, para minimizar o erro experimental e maximizar o coeficiente de herdabilidade.

Quanto à compensação de um fator que esteja desfavorável, através de outro, vale ressaltar a combinação entre o tamanho efetivo e o coeficiente de herdabilidade. Pela investigação dos valores $\overline{\Delta p}$, e conforme já ressaltado por Pereira (1980), quando está fixado k , o produto $N_e h$ é elucidativo para se avaliar o teto seletivo. Sendo diminuído h (a raiz quadrada do coeficiente de herdabilidade), N_e deve ser aumentado proporcionalmente. No presente caso, $\sqrt{0,05} = 0,2236$ e $\sqrt{0,20} = 0,4472$, de sorte que o mesmo teto seletivo é esperado nas duas situações se com 5% de herdabilidade se trabalhar com tamanho efetivo duas vezes maior.

CONCLUSÕES

Sem desprezar as várias restrições impostas pelo modelo adotado, algumas conclusões genéricas puderam ser tomadas para elucidar a questão dos fatores que interferem no progresso máximo possível, quando se pratica seleção recorrente intrapopulacional:

1. Dado que os fatores determinantes do limite seletivo são vários, é tática conveniente saber como compensar a situação desfavorável de uns, através da escolha adequada dos demais.

2. O platô seletivo para determinado caráter fica prejudicado quando se combinam: baixo coeficiente de herdabilidade, pequeno tamanho efetivo, fraca intensidade de seleção, população-base com baixas frequências iniciais dos alelos favoráveis, e um caráter controlado por grande número de locos.

3. A importância de determinado fator cresce à medida que um ou vários dos demais estejam em condições desfavoráveis.

4. Manter tamanho efetivo elevado ao longo dos ciclos de seleção tende a compensar a inadequação dos demais fatores. Essa estratégia, no entanto, só é recomendável se for conseguida sem sacrificar a intensidade de seleção, pois dessa última depende o progresso imediato.

5. Coeficientes de herdabilidade (h^2) cronicamente baixos ou coeficientes de variação altos nos experimentos, combinados com tamanho efetivo inadequado, comprometem o teto seletivo irreversivelmente. O produto $N_e h$ indica, aproximadamente, quanto se deve elevar N_e quando h^2 diminui, para se manter o mesmo limite seletivo como meta final.

6. Atingir baixos coeficientes de variação pelo aprimoramento das técnicas experimentais deve ser preocupação constante, pois isto, além de favorecer o teto seletivo, pode levar a uma economia, em termos do necessário tamanho dos ensaios, na seleção.

7. Populações iniciais agronomicamente desfavoráveis, ou com frequências dos alelos favoráveis muito baixas, comprometem o programa de seleção, pelo esforço que requerem para se atingir tetos seletivos. Tratando-se de populações locais, seria recomendável usá-las como fonte de genes para adaptabilidade em cruzamentos com populações agronomicamente melhores, ou na formação de compostos de base ampla, usando-se como critério para a escolha dos materiais a sua capacidade de combinação.

REFERÊNCIAS

- AJUDARTE NETO, F.; WEIGEL, P.; PENNA NETO, A.M.; ZINSLY, J.R. Seleção recorrente fenotípica em milho pipoca (*Zea mays* L.) para capacidade de expansão. *Relat. Ci. Inst. Genét. Esc. Sup. Agric. Luiz de Queiroz*, 10:1-3, 1976.
- COMSTOCK, R.E. Consequences of genetic linkage. In: *WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION*, 1., Madrid, 1974. *Proceedings*. s.n.t. p.353-64.
- CURNOW, R.N. & BAKER, L.H. The effect of repeated cycles of selection and regeneration in population of finite size. *Genet. Res.*, 11:105-12, 1968.
- FALCONER, D.S. *Introduction to quantitative genetics*. London, Oliver and Boyd, 1960. 365p.
- KEMPTHORNE, O. *An introduction to genetic statistics*. New York, Wiley, 1973. 545p.
- KIMURA, M., Some problems of stochastic processes in genetics. *Ann. Math. Stat.*, 28:882-901, 1957.
- KOJIMA, K.I. Effects of dominance and size of population on response to mass selection. *Genet. Res.*, 2:177-88, 1961.
- LIMA, M. & PATERNIANI, E. Seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos na população de milho (*Zea mays* L.) ESALQ-VD-2. *Relat. Ci. Inst. Genét. Esc. Sup. Agric. Luiz de Queiroz*, 11:82-3, 1977.
- MIRANDA FILHO, J.B. Avaliação teórica do potencial genético de um método de seleção de híbridos. Piracicaba, ESALQ, 1978. 93p. Tese Livre-Docência.
- PEREIRA, M.B. Progresso imediato e fixação de genes em um método de seleção. Piracicaba, ESALQ, 1980. 125p. Tese Mestrado.
- RAMALHO, M.A.P. Eficiências relativas de alguns processos de seleção intrapopulacional no milho baseados em famílias não endógamas. Piracicaba, ESALQ, 1977. 122p. Tese Doutorado.
- RAWLINGS, J.O. Present status of research on long and short-term recurrent selection in finite population; choice of population size. s.l., s. ed., 1970. 15p. Trabalho apresentado no "II Meeting of Working Group on Quantitative Genetics", New Orleans, 1970.
- ROBERTSON, A. A theory of limits in artificial selection. *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 153:234-49, 1960.
- VENCOVSKY, R. Effective size of monnocious populations submitted to artificial selection. *R. bras. Genét.*, 1(3):181-91, 1978.
- VENCOVSKY, R. & GODOI, C.R.M. Immediate response and probability of fixation of favorable alleles in some selection schemes. In: *INTERNATIONAL BIOMETRIC CONFERENCE*, 9. *Proceedings*. Boston, Biometric Society, 1976. v.2, p.292-7.