**COMPARAÇÃO DE MÉTODOS DE
SELEÇÃO EM POPULAÇÕES
PARCIALMENTE AUTÓGAMAS**

MAURICIO BALLESTEIRO PEREIRA
(Engenheiro Agrônomo)

Orientador: Dr. ROLAND VENCovsky

Tese apresentada à Escola
superior de Agricultura
"Luiz de Queiroz", da
Universidade de São Paulo,
para obtenção do título de
Doutor em Agronomia, Área de
concentração: Genética e
Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Novembro - 1989

P436c

Pereira, Mauricio Ballesteiro

Comparação de métodos de seleção em populações
parcialmente autógamas. Piracicaba, 1989.
147 p.

Tese - ESALQ

Bibliografia.

1. Autogamia parcial 2. Componentes da
variância genotípica 3. Covariância entre
parentes 4. Seleção 5. Progresso genético
1. Escola Superior de Agricultura Luiz de
Queiroz, Piracicaba.

CDD 575.1

COMPARAÇÃO DE MÉTODOS DE SELEÇÃO EM POPULAÇÕES PARCIALMENTE
AUTÓGAMAS

MAURICIO BALLESTEIRO PEREIRA

Aprovada em: 09.02.90

Comissão julgadora:

Prof. Dr. Roland Vencovsky	ESALQ/USP
Prof. Dr. Irineu Umberto Packer	ESALQ/USP
Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho	ESALQ/USP
Prof. Dr. Claudio Lopes de Souza Júnior	ESALQ/USP
Prof. Dr. Magno Antonio Patto Ramalho	ESAL

Dr. ROLAND VENGOVSKY

Orientador

Este trabalho é dedicado a Elizabeth
e a Taís.

O autor agradece a todos que contribuíram para que este trabalho pudesse ser concluído, especialmente à Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro à Escola Superior da Agricultura "Luiz de Queiroz" ao Prof. Dr. ROLAND VENCOVSKY aos funcionários e professores do Departamento de Genética da ESALQ aos funcionários e professores do Departamento de Matemática e Estatística da ESALQ a todos os colegas do curso de pós-graduação em especial aos amigos JOÃO RIBEIRO CRISÓSTOMO e PAULO GONÇALVES DE SOUSA.

SUMÁRIO

	Páginas
LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE TABELAS.....	vii
RESUMO.....	xiii
SUMMARY.....	xv
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1. Medidas de parentesco.....	4
2.2. A covariância entre parentes.....	10
2.3. A estimação dos componentes quadráticos....	17
2.4. Seleção em plantas parcialmente autógamas..	22
3. METODOLOGIA.....	28
3.1. Estimação de componentes quadráticos da variância genotípica.....	28
3.2. Modelo teórico para simulação de resultados	31
3.3. Variâncias e covariâncias entre parentes...	34
3.4. Processos de seleção estudados.....	36
3.2. Ganho genético.....	38
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	43
4.1. A estimação dos componentes quadráticos....	43
4.2. Modelo teórico para simulação de resultados	61
4.3. Variâncias e covariâncias entre parentes...	62

4.4. Ganho genético pela seleção dentro de famílias e pela seleção massal na mistura das famílias selecionadas	79
4.5. Ganho genético pela seleção entre famílias.	103
4.6. Seleção entre e dentro de famílias.....	116
4.7. Seleção pelo teste de progênie.....	125
CONCLUSÕES.....	126
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	129
APÊNDICE.....	134

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Diagramas de parentesco de COCKERHAM & WEIR (1984)..... 19
- Figura 2. Diagramas de parentesco nos quais as covariâncias estão baseadas..... 42
- Figura 3. Diagramas de parentesco usados nas estimativas dos componentes da variância genotípica e sua correspondência para os parentescos usados por COCKERHAM & WEIR (1984)..... 44

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.	Coeficientes dos componentes quadráticos das covariâncias entre parentes de acordo com o diagrama acima. (COCKERHAM e WEIR, 1984).....	19
Tabela 2.	Coeficientes dos componentes quadráticos nas covariâncias usadas nas fórmulas do progresso permanente (WRIGHT e COCKERHAM, 1986).....	26
Tabela 3.	Coeficientes das covariâncias entre parentes para os diagramas da figura 3.....	45
Tabela 4.	Valores para $(2-S)/(1-S)$, $((2-S)/(1-S))^2$ e $(1-S)/(2-S)$	50
Tabela 5.	Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema de COCKERHAM & WEIR (1984), em cinco níveis de autofecundação.....	52
Tabela 6.	Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema A (mães, S1 e M), em cinco níveis de autofecundação.....	53
Tabela 7.	Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema B (S1, F e M), em cinco níveis de autofecundação.....	54
Tabela 8.	Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema C (mães, S1 e F), em cinco níveis de autofecundação.....	55
Tabela 9.	Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema D (S1, M e H), em cinco níveis de autofecundação.....	56
Tabela 10.	Coeficientes de VA e VAA para casos sem desequilíbrio de identidade e com desequilíbrio de identidade, para a variância genotípica e diversas covariâncias entre parentes, com diferentes valores da taxa de autofecundação (S).....	60
Tabela 11.	Distribuições Beta.....	61

Tabela 12. Componentes quadráticos da variância genética para um caráter com 100 locos, dois alelos por loco, para valores escolhidos da frequência gênica (p) e grau médio de dominância (d) e cinco modelos com frequência gênica variável.....	63
Tabela 13. Coeficientes dos componentes quadráticos nas covariâncias genéticas referentes a ganho permanentes.....	65
Tabela 14. Coeficientes dos componentes quadráticos das covariâncias dentro de famílias (variâncias "entre") e variâncias dentro de famílias para os diversos tipos de famílias usadas.....	66
Tabela 15. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,1.....	67
Tabela 16. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,3.....	68
Tabela 17. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,5.....	69
Tabela 18. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,7.....	70
Tabela 19. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,9.....	71
Tabela 20. Variâncias e covariâncias de acordo com o modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, taxa de autofecundação 0,1.....	73
Tabela 21. Variâncias e covariâncias de acordo com o modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, taxa de autofecundação 0,3.....	74
Tabela 22. Variâncias e covariâncias de acordo com o modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, taxa de autofecundação 0,5.....	75
Tabela 23. Variâncias e covariâncias de acordo com o modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, taxa de autofecundação 0,7.....	76

Tabela 24.	Variâncias e covariâncias de acordo com o modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, taxa de autofecundação 0,9.....	77
Tabela 25.	Valores da soma $V_e + V_W$, para os 20 modelos propostos, em populações panmíticas não endógamas.....	78
Tabela 26.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0.1 e herdabilidade 0.2.....	81
Tabela 27.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.1 e herdabilidade 0.05.....	82
Tabela 28.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.3 e herdabilidade 0.2.....	83
Tabela 29.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.3 e herdabilidade 0.05.....	84
Tabela 30.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.5 e herdabilidade 0.2.....	85
Tabela 31.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.5 e herdabilidade 0.05.....	86
Tabela 32.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.7 e herdabilidade 0.2.....	87

Tabela 33.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.7 e herdabilidade 0.05.....	88
Tabela 34.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.9 e herdabilidade 0.2.....	89
Tabela 35.	Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o cociente da segunda pela primeira. Taxa de autofecundação 0.9 e herdabilidade 0.05.....	90
Tabela 36.	Decomposição da soma de quadrados total dos ganhos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção entre.....	92
Tabela 37.	Médias dos ganhos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção "entre" das populações e das famílias.	94
Tabela 38.	Médias dos ganhos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção "entre" das populações com dois coeficientes de herdabilidade.....	96
Tabela 39.	Médias dos ganhos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção "entre" das populações com cinco taxas de autofecundação	97
Tabela 40.	Médias dos ganhos pela seleção das diversas famílias, obtidas pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção "entre" e com os dois coeficientes de herdabilidade.....	98
Tabela 41.	Médias dos ganhos dos tipos de famílias e dos tipos de seleção com cinco taxas de autofecundação.....	101
Tabela 42.	Médias do ganho permanente na seleção entre famílias, variando a herdabilidade, número de repetições, número de plantas por parcela e taxa de autofecundação.....	104

Tabela 43.	Decomposição da soma de quadrados total e coeficiente de determinação para os ganhos pela seleção entre famílias.....	105
Tabela 44.	Diferença percentual do ganho médio em situações específicas comparadas duas a duas, para seleção entre famílias S1 com recombinação de S1 e seleção entre famílias de meio-irmãos, com recombinação de meio-irmãos, em dois níveis de autofecundação.....	107
Tabela 45.	Médias dos ganhos genéticos obtidos na seleção entre famílias em diversos valores de herdabilidade e taxas de autofecundação.....	110
Tabela 46.	Médias dos ganhos genéticos obtidos pela seleção entre famílias nas diversas populações simuladas.....	111
Tabela 47.	Médias dos ganhos genéticos obtidos pela seleção entre famílias nas duas taxas de herdabilidade para as populações e número de repetições....	112
Tabela 48.	Médias dos ganhos genéticos obtidos pela seleção entre famílias considerando número de repetições e taxas de autofecundação para diversas populações simuladas.....	113
Tabela 49.	Médias das proporções das previsões do ganho genético, feita pela covariância com a geração descendente imediata e pela covariância com os descendentes após o equilíbrio, seus limites máximo e mínimo, para diversos tipos de famílias e taxas de autofecundação.....	115
Tabela 50.	Médias dos ganhos permanentes na seleção entre e dentro de famílias (total), variando a herdabilidade, número de repetições, número de plantas por parcela e taxa de autofecundação.....	117
Tabela 51.	Soma de quadrados e coeficiente de determinação para os ganhos pela seleção entre e dentro de famílias.	118
Tabela 52.	Médias dos ganhos obtidos pela seleção entre e dentro de famílias em diversos valores de herdabilidade e taxas de autofecundação.....	118

Tabela 53. Médias dos ganhos pela seleção entre e dentro das famílias nas diversas populações simuladas..... 121

Tabela 54. Médias dos ganhos pela seleção entre e dentro de famílias para taxas de herdabilidade, populações e número de repetições..... 122

Tabela 55. Médias do ganho pela seleção entre e dentro de famílias para número de repetições e taxas de autofecundação para as diversas populações simuladas..... 123

COMPARAÇÃO DE MÉTODOS DE SELEÇÃO EM POPULAÇÕES
PARCIALMENTE AUTÓGAMAS

Autor: MAURICIO BALLESTEIRO PEREIRA

Orientador: ROLAND VENGOVSKY

Resumo

Foi estudado o modelo genético proposto por COCKERHAM e WEIR (1984) aplicado à espécies parcialmente autógamas. Neste modelo, que não inclui epistasia e se limita populações em equilíbrio de ligação, a variância genotípica é dividida em seis componentes, caso se suponha qualquer número de alelos por loco, ou cinco, caso se suponha dois alelos por loco. Quatro novos esquemas para estimação dos componentes da variância genotípica foram propostos. Foram estudadas ainda as propriedades dos métodos de seleção baseados em famílias quando aplicados a estas populações, comparando diversos métodos pela simulação de 20 situações diferentes. Os resultados indicaram que os esquemas propostos para a estimação dos componentes da variância genotípica não são eficientes. Pôde-se mostrar que, ignorar a existência dos seis componentes da variância e estimar-se o progresso genético apenas com base na variância genética entre progênies de um só tipo é inadequado na maior parte dos casos. O erro

correspondente foi quantificado. A seleção, em populações parcialmente autógamas, baseada em progênies autofecundadas com recombinação de sementes remanescentes em condições naturais, mostrou-se a mais eficiente. Com este esquema a população tenderá a um novo equilíbrio com um valor ligeiramente superior para F . Recombinação de sementes remanescente de progênies autofecundadas foi sempre superior, qualquer que seja a unidade de seleção. Progênies de polinização natural (maternas), usadas na unidade de seleção, ocuparam o segundo lugar em eficiência. Em geral, a seleção dentro de progênies foi menos eficiente que a seleção na mistura das sementes remanescentes das progênies selecionadas.

COMPARISON OF SELECTION METHODS IN PARTIALLY AUTOGAMOUS POPULATIONS

Author : MAURÍCIO BALLESTEIRO PEREIRA

Adviser: ROLAND VENGOVSKY

Summary

The genetic model proposed by COCKERHAM and WEIR (1984) applied to partially autogamous plants was studied. Under this model, which does not include epistasis and is limited to the populations in linkage equilibrium, the genotypic variance is divided into six components, if we admit any number of alleles per locus, or five, if we admit two alleles per locus. Four new methods for estimating the genotypic variance components were proposed. In addition, the properties of selection methods based on families were studied by comparing different methods through the simulation of 20 different situations. Results indicated that proposed methods for estimation of genetic variance components were inefficient. It could be shown that, ignoring the existence of the six components of variance and estimating progress from selection only on the basis of the genetic variance among a single kind of progenies, is very much inadequate, in most situations. The corresponding biases were quantified. The improvement

of mixed self and random mating populations, based on selfed progenies with the recombination of remnant seed under the natural rate of self fertilization, was shown to be the most efficient. With this scheme the population will tend to a new equilibrium in which the average inbreeding coefficient is only slightly higher than the initial F value. Recombination through remnant seed of selfed progenies was always superior for any type of selection unit. Open pollinated (maternal) progenies as selection units ranked second in efficiency. In general, the traditional within family selection was less efficient than selection of individual plants within a bulk of remnant seed of selected families.

1. INTRODUÇÃO.

As plantas de reprodução sexuada podem ser classificadas pela taxa de autofecundação, sendo chamadas autógamas aquelas com predominância de autofecundação e alógamas aquelas com predominância de fecundação cruzada. Este tipo de classificação pode ser encontrado em quase todos os livros que tratam do melhoramento vegetal, como WELSH (1981); LAWRENCE (1980); ALLARD (1971) e outros.

No entanto ao se verificar as taxas de autofecundação das plantas cultivadas, a situação torna-se bem menos clara. Pode-se então encontrar espécies que apresentam mais de 99% de autofecundação, como o trigo, o arroz, etc... Ou ainda espécies claramente alógamas como o milho com quase 100% de polinização cruzada. Serão encontradas também espécies onde o grau de autofecundação é intermediário, não podendo ser classificadas claramente. Há inclusive espécies onde o grau de autofecundação varia de forma acentuada com a variedade, e até dentro das variedades e com o ambiente.

Segundo POEHLMAN (1974), estas espécies têm "ambos os tipos de polinização", mas neste trabalho preferir-se-á chamá-las de "plantas com autogamia parcial".

O algodão, o sorgo, o girassol, o feijão fava, o melão, o café e o cacau são alguns exemplos de plantas de interesse econômico que apresentam autogamia parcial (FRANKEL & GALUN, 1977).

No processo de melhoramento o tipo de reprodução da espécie é sempre da maior importância. O melhoramento de espécies autógamas sempre prevê a formação de linhagens homozigóticas, estado no qual essas populações têm comportamento estável.

ALLARD (1971), afirma que "todas as plantas alógamas são heterozigóticas e esta heterozigose deve ser mantida durante o processo de melhoramento, ou restaurada no final, para que a produtividade seja satisfatória". Assim, os métodos de melhoramento usados nestas espécies são de tal sorte que respeitam a variabilidade natural das populações e seu estado de heterozigose.

As implicações teóricas do melhoramento têm sido amplamente estudadas, mas geralmente na suposição da endogamia total ou da panmixia. Assim, a base teórica para o melhoramento genético das espécies parcialmente autógamas é ainda em parte desconhecida; porém, alguns trabalhos importantes sobre o tema têm sido publicados nos últimos

anos, como os de GHAI (1982); COCKERHAM & WEIR (1984) e WRIGHT & COCKERHAM (1985 e 1986).

Esta pesquisa teve por objetivos:

1. Estudar os modelos genéticos aplicados a populações com autogamia parcial;
2. Propor outros esquemas para a estimação dos componentes da variância genotípica nestas populações, que sejam de mais fácil aplicação prática pelo melhorista do que o existente, apresentado por COCKERHAM & WEIR (1984).
3. Estudar as propriedades dos métodos de seleção baseados em famílias quando aplicados a populações parcialmente autógamas, estabelecendo expressões do progresso genético para diversos casos ainda não existentes na literatura;
4. Comparar os resultados esperados com os diversos métodos por meio da simulação de caracteres quantitativos.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Medidas de parentesco

Indivíduos aparentados apresentam mais semelhança entre si do que indivíduos tomados ao acaso na população. Esta maior semelhança é devida a alelos que esses indivíduos têm em comum, e que, dada a natureza do processo reprodutivo, são cópias de alelos que se encontravam nos ancestrais comuns a esses indivíduos. A maior ou menor semelhança entre parentes é função da probabilidade maior ou menor de terem genes em comum.

Para expressar essas probabilidades, foram criados coeficientes chamados de medidas de parentesco. KEMPTHORNE (1973), faz uma apresentação didática sobre o assunto. Segundo este autor, as bases para o entendimento das medidas de parentesco foram lançadas por WRIGHT (1921), mas Malécot¹ em 1948 (citado por KEMPTHORNE, 1973) chegou essencialmente às mesmas fórmulas que Wright de maneira muito mais simples.

¹ MALECOT, G. *Les mathématiques de l'hérédité*. Paris, Masson et Cii, 1948.

A noção básica apresentada por Malécot é que dois alelos podem ser semelhantes por dois motivos. Primeiro, eles podem ser semelhantes porque um é cópia do outro ou ambos são cópias de um outro gene que se encontrava em um ancestral comum. Estes genes são chamados "Idênticos por descendência". Segundo, eles podem ser semelhantes apenas em "estado" e não por descendência, isto é, ambos são "A", por exemplo, mas não são cópias de um mesmo alelo.

Malécot definiu o "coeficiente de coancestralidade" (coeficiente de parentéé), como sendo a probabilidade, em dois indivíduos X e Y, de dois genes tomados ao acaso, um em cada indivíduo, serem idênticos por descendência. Se X tem alelos x_1 x_2 e Y, y_1 y_2

$$f_{xy} = (1/4)[P(x_1 \equiv y_1) + P(x_1 \equiv y_2) + P(x_2 \equiv y_1) + P(x_2 \equiv y_2)].$$

Este valor, em casos de panmixia, é igual a metade do coeficiente de parentesco aditivo (coefficient of relationship) usado por WRIGHT (1922).

Outro conceito importante é o do coeficiente de endogamia (F), usado por Wright. Este coeficiente é a probabilidade de dois gametas que se juntam para formar o indivíduo portarem alelos idênticos por descendência. Como, na fecundação, gametas femininos e masculinos se unem ao acaso, o valor de F é igual ao do coeficiente de coancestralidade dos pais do indivíduo considerado.

Nos casos de dominância, é necessário usar um outro coeficiente, que, considerando os indivíduos X e Y como anteriormente, será:

$$u_{xy} = [P(x_1 \equiv y_1 \text{ e } x_2 \equiv y_2) + P(x_1 \equiv y_2 \text{ e } x_2 \equiv y_1)]$$

sendo x_1 diferente de x_2 e y_1 diferente de y_2 (KEMPTHORNE, 1973).

HARRIS(1964), apresentou um sistema de medida de parentesco mais complexo que os apresentados anteriormente, procurando coeficientes que pudessem descrever situações onde estão envolvidos além dos efeitos aditivos e de dominância, também a endogamia. Para isso, além dos coeficientes de endogamia (F_x e F_y), parentesco aditivo (r_{xy}) de Wright e o coeficiente u_{xy} de Kempthorne, usou mais quatro medidas de identidade gênica que descreveu como:

$$s_{xy} = (1/2) [P(A_{xs} \equiv A_{xd} \equiv A_{ys}) + P(A_{xs} \equiv A_{xd} \equiv A_{yd})]$$

$$s_{yx} = (1/2) [P(A_{ys} \equiv A_{yd} \equiv A_{xs}) + P(A_{ys} \equiv A_{yd} \equiv A_{xd})]$$

$$t_{xy} = P(A_{xs} \equiv A_{xd} \equiv A_{ys} \equiv A_{yd})$$

$$v_{xy} = P(A_{xs} \equiv A_{xd} \text{ dif } A_{ys} \equiv A_{yd})$$

onde A_{xs} e A_{xd} são os alelos do loco A de X que têm origem paterna e materna respectivamente; da mesma forma para Y.

COCKERHAM (1971), interrelacionou todas as funções de probabilidade para todas as situações, com relação ao estado de identidade gênica, envolvendo quatro

alelos , podendo a identidade ser para dois, três ou quatro alelos em um, dois, três ou quatro indivíduos diferentes.

Quando são considerados apenas dois alelos, há duas probabilidades a serem consideradas: o coeficiente de endogamia, F , que se refere à identidade dos dois alelos no mesmo indivíduo; e o coeficiente de coancestralidade, f , que se refere à identidade de dois alelos tomados ao acaso.

Se três alelos forem considerados, as seguintes probabilidades podem acontecer:

probabilidade	Identidade
G_{abc}	$a \equiv b \equiv c$
G_{ab}	$a \equiv b$
G_{ac}	$a \equiv c$
G_{bc}	$b \equiv c$
$G_{\emptyset}$	$\emptyset$

Note-se que:

$$f_{ab} = P(a \equiv b) = G_{abc} + G_{ab}$$

$$f_{ac} = P(a \equiv c) = G_{abc} + G_{ac}$$

$$f_{bc} = P(b \equiv c) = G_{abc} + G_{bc}$$

Para quatro alelos as probabilidades são as seguintes:

Probabilidade	Identidade	Probabilidade	Identidade
t_{abcd}	$a \equiv b \equiv c \equiv d$	t_{ab}	$a \equiv b$
t_{abc}	$a \equiv b \equiv c$	t_{ac}	$a \equiv c$
t_{abd}	$a \equiv b \equiv d$	t_{ad}	$a \equiv d$
t_{acd}	$a \equiv c \equiv d$	t_{bc}	$b \equiv c$
t_{bcd}	$b \equiv c \equiv d$	t_{bd}	$b \equiv d$
$t_{ab,cd}$	$a \equiv b, c \equiv d$	t_{cd}	$c \equiv d$
$t_{ac,bd}$	$a \equiv c, b \equiv d$	$t_{\emptyset}$	$\emptyset$
$t_{ad,bc}$	$a \equiv d, b \equiv c$		

note-se que:

$$G_{abc} = t_{abcd} + t_{abc}$$

$$G_{abd} = t_{abcd} + t_{abd}$$

$$G_{acd} = t_{abcd} + t_{acd}$$

$$\begin{aligned}
 G_{bcd} &= t_{abcd} + t_{bcd} \\
 f_{ab} &= t_{.bcd} + t_{abc} + t_{abd} + t_{ab.cd} + t_{ab} \\
 f_{ac} &= t_{abcd} + t_{abc} + t_{acd} + t_{ac.bd} + t_{ac} \\
 f_{ad} &= t_{abcd} + t_{abd} + t_{acd} + t_{ad.bc} + t_{ad} \\
 f_{bc} &= t_{abcd} + t_{abc} + t_{bcd} + t_{ad.bc} + t_{bc} \\
 f_{bd} &= t_{abcd} + t_{abd} + t_{bcd} + t_{ac.bd} + t_{bd} \\
 f_{cd} &= t_{abcd} + t_{acd} + t_{bcd} + t_{ab.cd} + t_{cd}
 \end{aligned}$$

As probabilidades de quarta ordem podem ser calculadas com base nas de terceira e segunda ordem, à excessão de t_{abcd} , $t_{ab.cd}$, $t_{ac.bd}$ e $t_{ad.bc}$.

Usa-se também:

$$\begin{aligned}
 T_{ab.cd} &= t_{abcd} + t_{ab.cd} \\
 T_{ac.bd} &= t_{abcd} + t_{ac.bd} \text{ e} \\
 T_{ad.bc} &= t_{abcd} + t_{ad.bc}.
 \end{aligned}$$

Se os alelos a e b estão no indivíduo X e c e d no indivíduo Y, então pode-se representar:

$$\begin{aligned}
 t_{x'.y'} &= t_{abcd}, \quad T_{x'.y'} = T_{ab.cd}, \quad 2T_{x'+y'} = \\
 &T_{ac.bd} + T_{ad.bc}, \quad 2G_{x'y} = G_{abc} + G_{abd}, \quad 2G_{xy'} = \\
 &G_{acd} + G_{bcd}, \quad 4f_{xy} = f_{ab} + f_{ad} + f_{bc} + f_{bd}, \quad F_{x'} = \\
 &f_{ab}, \quad F_{y'} = f_{cd}.
 \end{aligned}$$

Usou-se o apostrofe (') para indicar que ambos os alelos do indivíduo estão envolvidos na probabilidade referida.

Pode-se escrever ainda:

$$\begin{aligned}
 t_{x'.y'} &= t_{abcd} \\
 2t_{x'y} &= 2G_{x'y} - 2t_{x'.y'} &= t_{abc} + t_{abd} \\
 2t_{xy'} &= 2G_{xy'} - 2t_{x'.y'} &= t_{acd} + t_{bcd} \\
 t_{x''.y''} &= T_{x''.y''} - t_{x'.y'} &= t_{ab.cd} \\
 2t_{x'+y'} &= 2T_{x'+y'} - 2t_{x'.y'} &= t_{ac.bd} + t_{ad.bc} \\
 t_{x'} &= F_{x'} - T_{x''.y''} - 2G_{x'y} + 2t_{x'.y'} &= t_{ab} \\
 t_{y'} &= F_{y'} - T_{x''.y''} - 2G_{xy'} + 2t_{x'.y'} &= t_{cd}
 \end{aligned}$$

$$4t_{xy} = 4f_{xy} - 4T_{x \cdot + y \cdot} - 4G_{x \cdot y \cdot} - 4G_{xy \cdot} + 8D_{x \cdot y \cdot} = t_{ac} + t_{ad} + t_{bc} + t_{bd}$$

COCKERHAM (1984) e COCKERHAM & WEIR (1984), acrescentaram ainda a probabilidade de um indivíduo ter alelos idênticos por descendência tanto no loco "i" como no loco "j", que chamaram de $F_{C,i,j}$ e o valor $T_{C,i,j}$, que definiram como a probabilidade, para dois indivíduos, de que os dois alelos do loco i, em um indivíduo, sejam idênticos por descendência entre si, e que ao mesmo tempo os dois alelos do loco j do outro sejam também idênticos por descendência. Desprezando o efeito da ligação fatorial e considerando populações em equilíbrio de Wright, os autores atribuíram o valor $F_{C,i,j} = F_C = F(1+2F)/(2+F)$. Este valor seria igual a F^2 caso não houvesse variação do valor de F. O valor $T_{C,i,j}$ foi chamado por COCKERHAM & MATZINGER (1985) de "coeficiente de coancestralidade conjunta". Quando existe recombinação livre e sem variação do valor de F, $T_{C,xy} = F_x \cdot F_y$, mas considerando a existência de ligação e da variância do coeficiente de endogamia (F) na população, este valor dependerá de F_C . Estes últimos autores mostram uma expressão exata para T_C no caso por eles estudado.

2.2 A covariância entre parentes

Há muito tempo que a covariância entre indivíduos aparentados tem sido usada para se estudar o comportamento hereditário dos caracteres nas populações. Como exemplo, pode-se citar os trabalhos apresentados por Galton, no século passado, Pearson, Yule, Weinberg, no início deste século, etc... Os trabalhos de FISHER (1918) e WRIGHT (1921 e 1922) foram marcos importantes nessa área por incluir a decomposição da variância genética em variância aditiva, de dominância e epistática (FISHER) e por incluir a endogamia nestes estudos (WRIGHT).

KEMPTHORNE (1954, 1955a), fez uma decomposição da variância genética em seus componentes, incluindo efeitos epistáticos na interpretação da covariância entre parentes.

KEMPTHORNE (1955b) estudou a correlação entre irmãos perfeitos em uma geração "u", com endogamia constante nas gerações, e a correlação pai filhos. Apresentou uma fórmula para a variância genotípica

$$V(G) = [pq(1+F_n)/2]y^2 - (1-F_n)^2 p^2q^2x^2 + \\ (1/2)(1-F_n)pqx^2 + (1-F_n)pq(p-q)xy$$

onde o valor genotípico de AA é y, o de Aa é (y-x)/2 e o de aa é zero, p é a frequência do alelo A e q do a e F_n o coeficiente de endogamia da geração.

Notou que as variâncias e as covariâncias da população endógama, neste modelo, não dependiam da variância genética aditiva ou de dominância da população panmítica original.

Até este ponto não se tinha ainda procedimentos adequados para trabalhar com covariâncias entre parentes em populações com qualquer nível de endogamia.

COCKERHAM (1963), apresentou a expressão

$$\text{COV}_{xy} = c_1 V_A + c_2 V_D + c_1^2 V_{AA} + c_2^2 V_{DD} + c_1 c_2 V_{AD} + \dots$$

válida para populações panmíticas, e que pode também incluir parentes endógamos se a frequência alélica for 0,5, pelo ajuste dos coeficientes. Por exemplo, na autofecundação sucessiva $c_1 = (1+F_t)$ e $c_2 = \{(1+F_t)/(1-F_t)\}(1-F_{-})(1-F_{-})$, onde F_t é o coeficiente de endogamia do último progenitor comum e F_{-} e F_{-} são o mesmo coeficiente nos indivíduos considerados.

HARRIS (1964), desenvolveu uma parametrização geral para a covariância entre valores genotípicos de indivíduos aparentados, com qualquer nível de endogamia e qualquer parentesco. Os parâmetros a que chegou não são influenciados pelo nível de endogamia nem pelo parentesco, e são relacionados a uma população panmítica ideal com as mesmas frequências gênicas. Considerou apenas genes autossômicos sem ligação fatorial.

Os resultados obtidos foram extremamente complexos, principalmente quando foi incluída a epistasia entre 2 locos (28 parâmetros diferentes de zero). Sem epistasia, 5 parâmetros foram diferentes de zero. Tudo isso atesta a complexidade do modelo, que foi o mais geral até a sua publicação. Porém, o autor não considerou o efeito da endogamia conjunta de locos, a variação no valor de F entre indivíduos, nem da correlação entre a endogamia dos locos dentro de um indivíduo (COCKERHAM e WEIR, 1984).

WEIR & COCKERHAM (1977), apresentaram expressões para variância genotípica, e discutiram a covariância entre indivíduos para dois locos. Os autores consideram epistasia e ligação fatorial, em uma população parcialmente autógama em equilíbrio. A complexidade da expressão foi tal que sugeriu-se a busca de simplificações, principalmente pelo uso de aproximações para as medidas de parentesco.

GHA1 (1982), estudou a covariância entre indivíduos aparentados em populações parcialmente autógamas, usando um modelo genético simples, que incluía taxa variável de autofecundação, frequência alélica qualquer, dois alelos por loco e valores genotípicos u , $(1/2)(u-v)$ e ϕ (a representação mais tradicional é a , d e $-a$), para os genótipos AA , Aa e aa , respectivamente. Com esse modelo o autor deduziu as expressões da variância genotípica, da variância aditiva e da variância de

dominância para populações em equilíbrio de Wright, isto é, aquelas onde as frequências genotípicas são $p^2 + pqF$, $2pq(1-F)$ e $q^2 + pqF$ para os genótipos AA, Aa e aa respectivamente, onde p e q são as frequências dos alelos A e a e F é o coeficiente de endogamia. As expressões apresentadas pelo autor dependem da taxa de autofecundação, transformando-se nas expressões tradicionais para populações panmíticas ou autógamas caso esta seja igual a 0 ou 1, respectivamente. As covariâncias entre parentes apresentadas eram funções das variâncias aditiva e de dominância e da taxa de autofecundação (S). Por exemplo:

$$\text{Cov}(P, F) = (1/2) (1+S) V_A + (1/2) S V_D ,$$

$$\text{Cov}(IG) = (1/2) (1+S) V_A + (1/4) (1+2S) V_D$$

$$\text{Cov}(MI) = (1/4) (1+S)^2 V_A + (1/4) S^2 V_D .$$

Esse modelo tem a vantagem da simplicidade, pois divide a variância genotípica em apenas duas componentes, mas tem também alguns inconvenientes tais como as variâncias aditiva e de dominância serem variáveis conforme a taxa de autofecundação, ser restrito a um loco com um par de alelos e não se saber como as covariâncias encontradas se relacionam com o ganho genético permanente.

Além disso COCKERHAM & WEIR (1984), criticaram o trabalho de GHAI (1982) por não levar em conta o desequilíbrio inter-locos nem a variação na taxa de endogamia e suas consequência nas variâncias e covariâncias.

Esses autores apresentaram um modelo bem mais completo que o anterior. Consideraram um modelo aditivo idêntico ao apresentado por WEIR & COCKERHAM (1977), mas sem epistasia, em que para o indivíduo com alelos j e k no loco i tem-se o valor genotípico $a_{ji} + a_{ki} + d_{jk,i}$, onde a é o efeito aditivo e d é o efeito de dominância. Se p_{ji} é a frequência do alelo j no loco i então, para um loco:

Var. aditiva

$$2V_{a,i} = 2 \sum_j p_{ji} a_{ji}^2$$

" de dominância

$$V_{d,i} = \sum_{j,k} p_{ji} p_{ki} (d_{jk,i})^2$$

Depressão por endogamia

$$h_i = \sum_j p_{ji} d_{jj,i}$$

Cov. a_{ji} e $d_{jk,i}$

$$d_{1,i} = \sum_j p_{ji} a_{ji} d_{jj,i}$$

Média dos quadrados de $d_{jk,i}$

$$d_{2,i} = \sum_j p_{ji} (d_{jj,i})^2$$

Para soma de todos os locos

Var. aditiva

$$V_a = 2 \sum_i V_{a,i}$$

" de dominância

$$V_D = \sum_i V_{d,i}$$

Depressão por endogamia

$$H^2 = \left(\sum_i h_i \right)^2$$

$$H^2 = \sum_i h_i^2$$

Cov. a_{ji} e $d_{jk,i}$

$$D_1 = \sum_i d_{1,i}$$

Média dos quadrados de $d_{jk,i}$

$$D_2 = \sum_i d_{2,i}$$

$D_2^* = D_2 - H^2$ é a variância total dos efeitos dominantes dos homozigotos. Os termos a e d foram definidos para uma população ideal não endógama.

Nota-se que com apenas dois alelos por loco, $H^* = V_D$, e se todos os alelos tiverem frequência 0,5, $D_1 = D_2^* = 0$.

A variância genotípica total, de acordo com esse modelo é:

$$V_{GF} = (1+F)V_A + (1-F)V_D + 4FD_1 + FD_2^* + F(1-F)H^* + (F_C - F^2)(H^2 - H^*).$$

A covariância entre parentes é dada por:

$$C_{XY} = 2 f_{XY} V_A + 2 (T_{X \cdot Y} - t_{X \cdot Y}) V_D + 2 (G_{X \cdot Y} + G_{XY}) D_1 + t_{X \cdot Y} D_2^* + (T_{X \cdot Y} - F_X F_Y) H^* + (T_{CXY} - F_X F_Y)(H^2 - H^*).$$

O último termo é, na realidade, uma aproximação, já que os autores consideraram $F_{C,ij} - F^2 = F_C - F^2$. Consideraram também que o efeito da ligação fatorial sobre essa desigualdade é desprezível para os objetivos do estudo. Portanto, essa desigualdade depende apenas da variância do coeficiente de endogamia na população. Assim, $F_C - F^2 = F(1 - F^2)/(2 + F)$, aproximadamente.

Para melhor compreender os componentes, considere-se um loco com dois alelos onde o genótipo AA tenha valor 1, o genótipo Aa valor d e o genótipo aa valor -1. Neste caso a variância aditiva será:

$$V_A = 2 \sum_i p_i (1 - p_i) [1 + (1 - 2p_i)d_i]^2.$$

Esta é a mesma variância aditiva de uma população panmítica de referência com as mesmas frequências alélicas. Este

valor independe de S ou F, portanto pode ser usado como referência, não importando o nível de endogamia.

A variância de dominância será:

$$V_D = 4 \sum [p_i(1-p_i)d_i]^2$$
, também o mesmo valor da população panmítica ideal. Quando só há dois alelos por loco, como neste caso $H^* = V_D$.

A covariância entre efeitos aditivos e de dominância nos homozigotos, D_1 , será:

$$D_1 = -2 \sum p_i(1-p_i)(1-2p_i)d_i [1+(1-2p_i)d_i].$$

Este valor não existe na população panmítica de referência.

D_1 somente será positivo quando $(1-2p_i)d_i$ for maior que -1 e menor que zero, sendo negativo nos demais casos. Assim, o seu sinal depende das frequências dos alelos e do sentido e intensidade da dominância. Este fato se reveste de importância ao verificar-se que o coeficiente deste componente na variância genotípica é $4F$, podendo chegar a ser o dobro do coeficiente da variância aditiva, interferindo no progresso genético de forma negativa, em alguns casos. O seu valor absoluto, porém, só será maior que o da variância aditiva quando $(1-2p_i)d_i$ for menor que -0,5. Isto, no modelo adotado não irá acontecer, já que o valor máximo de d_1 é 1.

O valor da variância total dos efeitos de dominância dos homozigotos é dado por:

$$D_2^* = 4 \sum p_i(1-p_i)(1-2p_i)^2 d_i^2.$$

Este componente também não existe na população panmítica.

Seus valores serão sempre positivos e dependerão das frequências alélicas e do valor da dominância.

O valor do quadrado da depressão endogâmica será: $H^2 = [2 \sum_i p_i (1-p_i) d_i]^2$. Este termo também não aparece em populações panmíticas. H^2 poderá ser muito grande em relação aos outros componentes em certas situações. Se todos os locos forem idênticos em frequências e efeitos, $H^2 = [2 n p_i (1-p_i) d_i]^2 = n V_D$. Se, no entanto, os locos tiverem valores de dominância com sinais negativos e positivos na mesma proporção, H^2 terá valor nulo, o que ocasionará uma diferença $H^2 - H^*$, que aparece na variância genotípica, negativa.

2.3. A estimação dos componentes quadráticos.

Uma forma comum de se estudar a variabilidade das populações é subdividir a variância genotípica, segundo modelos estabelecidos com base no conhecimento dos processos genéticos envolvidos na herança dos caracteres.

Tal prática é muito usada tanto em plantas alógamas como em autógamas. No entanto, em espécies parcialmente autógamas, isto é, que têm uma taxa S de autofecundação e $1-S$ de cruzamentos, a aplicação dessa técnica é ainda obscura.

COCKERHAM e WEIR (1984), propuzeram a estimação dos seis componentes da variância genotípica pelo

uso de seis covariâncias: entre mãe e filho obtido por cruzamento; entre mãe e filho obtido por autofecundação; entre irmãos obtidos por autofecundação; entre irmãos, um obtido por autofecundação e outro obtido por cruzamento; entre irmãos perfeitos; e entre meio-irmãos. Os esquemas dos cruzamentos e os coeficientes das covariâncias em populações parcialmente autógamas estão na figura 1 e na tabela 1. Por esses coeficientes não se pode estimar todos os componentes, por isso os autores sugeriram a estimação de H^2 em separado, pela diferença entre as médias das progênes obtidas por cruzamentos e as médias das progênes obtidas por autofecundação.

Este esquema inclui covariâncias envolvendo parentescos que são de difícil obtenção em plantas parcialmente autógamas, como irmãos perfeitos, meios irmãos ou mãe e filho obtido por cruzamento, pela dificuldade de se prevenir a autofecundação. Portanto, é um esquema de difícil aplicação pelo melhorista.

O valor de H^2 é estimado de forma não tendenciosa por:

$$\hat{H}^2 = (\hat{H})^2 - \{4/(1+F)^2\}(V_{mo} + V_{ma}),$$

onde $\hat{H}^2$ é uma estimativa não tendenciosa de H^2 , $\hat{H}$ a estimativa de H , V_{mo} e V_{ma} as variâncias das médias das progênes obtidas por cruzamentos e por autofecundação,

Figura 1. Diagramas de parentesco de COCKERHAM & WEIR (1984). (1) mãe e filho, (2) mãe e filho obtido por autofecundação, (3) irmãos S1, (4) irmãos , um obtido por autofecundação e outro por cruzamento, (5) irmãos perfeitos e (6) meio-irmãos. X e Y são os indivíduos considerados no parentesco, a é um ancestral não envolvido nas covariâncias.

Tabela 1 . Coeficientes dos componentes quadráticos das covariâncias entre parentes de acordo com o diagrama acima. (COCKERHAM & WEIR, 1984)

Cov	V_A	V_D	D_1	D_2^{**}	H^{**}	H^2
C_1	$(1+F)/2$	0	F	0	0	0
C_2	$1+F$	$(1-F)/2$	$(1+7F)/2$	F	$F(1-F)/2$	A
C_3	$1+F$	$(1-F)/4$	$1+3F$	$(1+7F)/8$	$F(1-F)/4$	$A/2$
C_4	$(1+F)/2$	0	$(1+3F)/4$	0	0	0
C_5	$(1+F)/2$	$(1+F)^2/4$	0	0	0	0
C_6	$(1+F)/4$	0	0	0	0	0

$A= F(1-F^2)/[2(2+F)]$

respectivamente. O efeito da depressão endogâmica é:

$$\hat{H} = \{ (2/(1+F)) \} (m_o - m_a),$$

em que m_o e m_a são as médias das progênes obtidas por cruzamentos e por autofecundação.

Os autores observaram que, sem dominância, todas as covariâncias tendem para $C_{xy} = 2 f_{xy} V_a$.

É a dominância, em conjunto com a endogamia que exige cinco componentes. Um sexto é necessário quando há desequilíbrio de identidade, o que ocorre quando há variação no coeficiente de endogamia ou quando o coeficiente de endogamia conjunto, F_c , excede F^2 .

Esse estudo é especialmente relevante para plantas parcialmente autógamas, onde a taxa de endogamia dos indivíduos é variável.

Plantas parcialmente autógamas atingem o equilíbrio lentamente, levando a rigor infinitas gerações para atingí-lo. A mudança principal que ocorre durante o período em que a população está tendendo ao equilíbrio é a alteração da proporção entre homozigotos e heterozigotos. Portanto, em casos em que há depressão por endogamia, a média mudará lentamente durante esse período até se estabilizar, quando a população estiver em equilíbrio.

A seleção e a estruturação da população em famílias (a excessão das famílias maternas, obtidas por polinização livre) levam a um desequilíbrio da frequência

genotípica e a alteração da estrutura da endogamia na população.

Portanto, o ganho obtido pela seleção na geração imediata não é permanente. Sendo assim, interessa determinar as covariâncias dos indivíduos selecionados com seus descendentes na população em equilíbrio para se poder determinar o progresso permanente.

WRIGHT & COCKERHAM (1985) aproveitaram a mesma metodologia de COCKERHAM & WEIR (1984) para estudar o ganho permanente na seleção massal.

Os autores postularam que, dada a distância entre a geração sob seleção e a geração em equilíbrio (o processo de retomada do equilíbrio leva à rigor infinitas gerações) o coeficiente de endogamia na geração em equilíbrio é independente do coeficiente de endogamia no ancestral na geração selecionada, sendo zero a probabilidade de terem num mesmo loco o mesmo par de alelos. Consequentemente, V_D , H^* e H^2 não contribuem para essa covariância e todos os demais componentes podem ser escritos em termos dos coeficientes de endogamia na geração inicial e na geração descendente em equilíbrio. É necessário somente considerar a probabilidade de cada progenitor ou descendente terem alelos que são idênticos por descendência, e determinar as covariâncias usando os elementos componentes:

$$C_{NN} = V_A/2$$

$$C_{IN} = C_{NI} = V_A + D_1$$

$$C_{II} = 2V_A + 4 D_1 + D_2^*$$

Os índices N e o I indicam se o ancestral e o descendente têm alelos que são idênticos (I) ou não idênticos (N) por descendência.

2.4. Seleção em plantas parcialmente autógamas

As plantas parcialmente autógamas têm sido melhoradas por métodos indicados para alógamas ou por métodos próprios para autógamas dependendo da opinião do melhorista. O girassol por exemplo, que segundo FRANKEL & GALUN (1977) pode apresentar de 20% a 75% de fecundação cruzada, foi melhorado pelo método de Pustovoit a partir de 1920 com grande sucesso. Este método é uma variação da seleção recorrente com avaliação de progênies (FLICK, 1978 e ALEXANDER, 1963). Recentemente estas plantas têm sido submetidas a programas que visam a formação de híbridos, mas que não prescindem de programas básicos para melhoramento de populações.

Já o algodão que apresenta de 0 a 50% de cruzamentos (NILES e FEASTER, 1984) tem sido melhorado principalmente pela seleção genealógica com autofecundações contínuas (BROWN & WARE, 1958), técnica típica de plantas autógamas. No entanto, muitos autores têm chamado a

atenção para os benefícios dos intercruzamentos dessas plantas durante o processo seletivo. FOURNIER (1968) afirmou que para um caráter com grande número de genes, a probabilidade de selecionar uma planta homozigótica para todos os alelos favoráveis, num processo de autofecundação contínua, é muito pequena, qualquer que seja a pressão de seleção exercida. A situação é pior quando se trata de diversos caracteres.

MEREDITH & BRIDGE (1971) ressaltaram a eficiência dos intercruzamentos dentro das populações de algodão em reduzir os valores absolutos das correlações genéticas entre a maioria dos caracteres por eles observados, indicando que as correlações eram em parte devidas à ligação fatorial.

NILES & FEASTER (1984) demonstraram a efetividade da seleção recorrente para alterar a média das populações de algodão, enquanto retém a variabilidade e contribui para a quebra de blocos de ligação, aumentando a recombinação genética.

A seleção recorrente tem sido cada vez mais indicada para plantas com alto grau de autogamia, principalmente quando se visa um maior progresso genético a longo prazo (SILVELA & DIEZ-BARRA, 1985).

Apesar de muitos autores indicarem a seleção recorrente para plantas parcialmente autógamas a aplicação desses métodos a essas populações não está suficientemente

esclarecida. Por exemplo, só recentemente expressões do progresso genético pela seleção fenotípica foram estabelecidas por WRIGHT & COCKERHAM (1985) que baseados no método de COCKERHAM & WEIR (1984) determinaram as expressões para o progresso na seleção massal antes e depois da reprodução, discutindo os resultados.

Os mesmos autores (WRIGHT & COCKERHAM, 1986) estudaram a seleção familiar sob o mesmo modelo. Determinaram as expressões para o progresso genético imediato e final para seleção entre famílias de meio irmãos, irmãos perfeitos, maternas de polinização livre, obtidas por cruzamentos e por autofecundação, além do progresso em diversos testes de progênies.

Os valores dos coeficientes para o ganho permanente nos casos estudados encontram-se na tabela 2. Os autores discutem ainda diversos aspectos práticos e teóricos da seleção familiar nessas espécies, além de fazer uma comparação dos resultados previstos, usando o mesmo modelo para simular caracteres quantitativos de WRIGHT & COCKERHAM (1985). Os resultados sugeriram que a seleção baseada nas famílias autofecundadas é a mais eficiente.

Por tudo isso um fato fica claro: não é possível estimar progresso genético em plantas parcialmente autógamas com uso de variância aditiva apenas; os componentes D_1 e D_2^* também são fundamentais.

Segundo PATERNIANI & MIRANDA FILHO (1987) a expressão "seleção recorrente" foi usada primeiramente por Hull²² em 1945, com o significado de se proceder a resseleção, geração após geração, com intercruzamentos do material selecionado. Esse conceito é bastante amplo e significa o processo de melhoramento contínuo, onde se objetiva o aumento contínuo da frequência dos alelos favoráveis a cada ciclo. O processo é simples e consiste em duas fases. Na primeira os indivíduos são selecionados com base em algum critério. Na segunda os melhores indivíduos são intercruzados, para obter a recombinação dos genes. A população resultante dessa recombinação é a população melhorada de primeiro ciclo, na qual se recomeça o processo. Qualquer método de seleção pode ser usado de forma recorrente, desde que seja possível recombinar os indivíduos selecionados.

Segundo PATERNIANI & MIRANDA FILHO (1987), o processo de seleção de famílias começou em 1840 quando Vilmorin percebeu que não bastava selecionar as melhores plantas, já que plantas superiores nem sempre produziam progênes superiores. Desde então estes métodos, que se chamam atualmente de seleção "entre e dentro de famílias", não pararam de evoluir tanto no aspecto prático como teórico.

²² HULL, F. H. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *Agron. J.* 37:134-145, 1945.

Tabela 2 . Coeficientes dos componentes quadráticos nas covariâncias usadas nas fórmulas do progresso permanente (WRIGHT & COCKERHAM, 1986).

	V_a	D_1	D_2^{**}
Progenie autofecundada			
C_{ESSI}	$\frac{2}{(2-S)}$	$\frac{(2+3S-S^2)}{(2-S)^2}$	$\frac{S(1+S)}{2(2-S)^2}$
C_{ISSI}	$\frac{(3-S)}{(2-S)}$	$\frac{(4+S-S^2)}{(2-S)}$	$\frac{S}{(2-S)^2}$
Progenie cruzada			
C_{EHNI}	$\frac{1}{2(2-S)}$	$\frac{S}{2(2-S)^2}$	0
C_{EFFI}	$\frac{1}{(2-S)}$	$\frac{S}{(2-S)^2}$	0
$C_{IHNI}=C_{IFFI}$	1	$\frac{S}{(2-S)}$	0
progenie natural			
C_{EHNI}	$\frac{(1+S)^2}{2(2-S)}$	$\frac{S(1+S)^2(3-S)}{2(2-S)^2}$	$\frac{S^2(1+S)^2}{4(2-S)^2}$
C_{ECCI}	$\frac{1}{(2-S)}$	$\frac{S(4+S-S^2)}{2(2-S)^2}$	$\frac{S^2(1+S)}{4(2-S)^2}$
C_{IHNI}	$\frac{2}{(2-S)}$	$\frac{2S(3-S)}{(2-S)^2}$	$\frac{S^2}{(2-S)^2}$

C covariância; índices: E entre a família e seus descendentes; I entre indivíduos de uma geração e seus descendentes; S famílias autofecundadas; H famílias de meio irmãos; F família de irmãos perfeitos; M famílias maternas de polinização livre; C famílias obtida por cruzamento de indivíduos dois a dois (sem exclusão da autofecundação)

Os mesmos autores citados acima apresentam diversas formas de seleção entre e dentro de famílias, que podem ser feitas usando qualquer tipo de família tanto na unidade de seleção como de recombinação.

VENGOVSKY (1987), discute o cálculo do progresso genético esperado para alguns casos de seleção entre e dentro de famílias, para plantas alógamas.

Este autor mostra que o progresso nesse caso depende do parentesco genético aditivo entre a unidade de seleção e a nova geração, da variância aditiva, da variância fenotípica e da intensidade de seleção. Nestes casos o progresso permanente é computado após uma geração de recombinação

Em plantas parcialmente autógamas será necessário considerar o valor da taxa de autofecundação, S , da variância aditiva, de D_1 , de D_2^* , além da variância fenotípica e da intensidade de seleção. Além disso, o progresso permanente só poderá ser computado a rigor após infinitas gerações, no sistema natural de reprodução.

3. METODOLOGIA

3.1. Estimação dos componentes quadráticos da variância genotípica

A estimação dos componentes da variância genotípica já foi extensamente discutida para plantas alógamas e autógamas, mas, para plantas parcialmente autógamas, ainda é bastante desconhecida. Até pouco tempo não se tinha um sistema adequado para essa estimação. COCKERHAM & WEIR (1984), estabeleceram as bases para estimação dos componentes e sugeriram um sistema em que usavam seis covariâncias para esse fim (vide revisão de literatura). Algumas covariâncias sugeridas por eles são de difícil obtenção em plantas com autogamia parcial, e demandam um trabalho extra de controle de polinização. Por isso foram estudados outros esquemas visando facilitar a execução dessa estimação pelo melhorista.

As famílias utilizadas foram simbolizadas por letras como segue:

H : família de meio-irmãos ;

S : família S1;

F : família de irmãos perfeitos;

M : família obtida das sementes maternas sem controle da polinização (polinização livre)

G : representa indivíduos obtidos por cruzamento, podendo ser tanto de famílias de meio-irmãos como de irmãos perfeitos.

Esquema A:

1- O melhorista toma plantas da população e a partir delas obtém duas famílias diferentes, uma por autofecundação (S_1), outra por polinização livre, que chamaremos de família "materna" (M). As plantas "mãe" devem ser avaliadas para os caracteres de interesse.

2- É feito um ensaio utilizando os dois tipos de família.

3- Calcula-se a covariância entre mãe e filhos obtidos por autofecundação, " S_1 ", entre mãe e filhos obtidos por polinização livre, "M", entre irmãos " S_1 ", entre irmãos "M", e entre irmãos " S_1 " e irmãos "M".

4- A depressão por endogamia (H) é estimada usando-se a diferença entre famílias " S_1 " e "M" (vide apêndice).

5- As cinco covariâncias constituem um sistema de equações que fornece os valores dos cinco componentes restantes.

Esquema B:

1- Tomam-se plantas da população e obtem-se de cada uma delas famílias S_1 , de irmãos perfeitos (F) e materna (M).

2- Faz-se um ensaio com os três tipos de família.

3- Calculam-se as covariâncias entre irmãos S_1 , entre irmãos perfeitos (F), entre irmãos maternos (M), entre S_1 e F, entre S_1 e M e entre F e M.

4- A depressão endogâmica (H) é estimada pela diferença entre as médias de famílias F e S_1 (conforme COCKERHAM & WEIR, 1984 : vide página 19).

5- As seis covariâncias formam um sistema de equações que permite a estimação dos demais componentes.

Esquema C:

Semelhante aos anteriores, mas utilizando-se as mães e as famílias obtidas por autofecundação, S_1 , e famílias de irmãos perfeitos.

Esquema D:

Semelhante aos anteriores, mas utilizando-se as famílias obtidas por autofecundação, S_1 , famílias de meio-irmãos, H, e de irmãos maternos, M.

O desenvolvimento das expressões dos coeficientes dos componentes quadráticos da covariância foi feito segundo COCKERHAM & WEIR (1984).

Em todos os casos estudados V_D foi considerada igual a H^* , ficando o modelo limitado para dois alelos por loco, e os coeficientes de H^* foram somados aos de V_D nas expressões das covariâncias.

H^2 foi estimado em separado pela diferença entre médias de famílias com diferentes graus de endogamia.

As estimativas dos componentes foram obtidas resolvendo-se a seguinte equação matricial: $X'X B = X' Y$, onde X é uma matriz que reúne os coeficientes dos componentes V_A , V_D , D_1 e D_2^* nas covariâncias usadas, B é o vetor dos componentes a estimar e Y o vetor das covariâncias, corrigido pela subtração de H^2 multiplicado pelos coeficientes correspondentes, já que H^2 foi estimado separadamente.

Para todos esses esquemas, bem como para o esquema de COCKERHAM & WEIR (1984), foram calculadas as correlações entre as colunas da matriz X resultante. Foram ainda determinados os postos das matrizes, os componentes principais e selecionadas as duas variáveis mais importantes para explicar a variação nestes modelos.

3.2. Modelo teórico para simulação de resultados

Para simular os resultados dos diversos processos de seleção e compará-los foi usado o modelo

proposto por WRIGHT & COCKERHAM (1985 e 1986) (página 15), porém, acrescido de mais nove situações.

Trata-se da simulação de um caráter quantitativo, em uma população parcialmente autógama com frequência alélica p para o alelo A e $1-p$ para o alelo a , em 100 locos, idênticos em seus efeitos, onde o valor genotípico de AA é 1, o de Aa é d e o de aa é -1 . Portanto o modelo prevê apenas dois alelos por loco. Além disso foi suposta ausência de ligação fatorial e ausência de epistasia. Foram usadas três frequências alélicas, 0.1, 0.5 e 0.9 e três valores para o grau de dominância, d : 1, 0.6 e 0.2, supondo-se que todos os locos são iguais em seus efeitos e nas frequências alélicas. Para simular caracteres onde os alelos têm frequências diferentes foram usados os modelos "A", onde os alelos têm frequências variando uniformemente de 0 a 1 e o modelo "B", que é idêntico ao "A" apenas que metade dos genes tem a dominância positiva e a outra metade tem a dominância negativa.

Além desses casos apresentados pelos autores citados foram usadas três distribuições de frequência alélica para simular populações com características mais próximas da realidade. Foi admitido que os genes que controlam o caráter têm a frequência alélica seguindo uma distribuição com as mesmas características de uma distribuição definida. As distribuições usadas foram do tipo $Beta(x,y)$ cuja função de densidade é

$$F(p) = [G(x+y)/G(x)G(y)] p^{x-1} (1-p)^{y-1}$$

onde G é a função gama, ou seja $G(x) = (x-1)!$ (KEMPTHORNE e FOLKS, 1971).

Este artifício já foi utilizado anteriormente por RAMALHO (1977), MIRANDA FILHO (1978), PEREIRA (1980), SOUZA JR. (1983), PEREIRA & VENGOSKY (1988), entre outros.

Os valores das frequências alélicas e as funções de densidade das distribuições foram usadas juntamente com as expressões dos componentes da variância genotípica para obter os valores usados na pesquisa.

Assim, o valor esperado para um parâmetro "P" foi $E(P) = \int_0^1 F(p) dp$, para cada distribuição usada, onde $F(p)$ é a função de densidade da distribuição usada e $F(p) dp$ é a expressão do componente desejado (vide apêndice).

As expressões dos componentes quadráticos foram extraídas de COCKERHAM & WEIR (1984), e são, para n locos idênticos :

$$V_A = n2p(1-p)[1+(1-2p)d]^2$$

$$V_D = n[2p(1-p)d]^2 = H^2$$

$$D_1 = -n2p(1-p)[1+(1-2p)d](1-2p)d$$

$$D_2 = n4p(1-p)[(1-2p)d]^2$$

$$H^2 = [n2p(1-p)d]^2 = nV_D$$

onde V_A é a variância aditiva, V_D a variância de dominância, D_1 é a covariância entre efeitos aditivos e de

dominância dos homozigotos, D_2^* é a variância total dos efeitos de dominância dos homozigotos, H^* é o somatório dos quadrados da depressão endogâmica de cada loco, H^2 o quadrado do somatório desse mesmo valor e n é o número de locos segregantes.

Note-se que neste modelo H^* é igual a V_D , por se tratar de apenas 2 alelos por loco, e H^2 é igual a nV_D (exceto no "modelo B"), pois todos os locos têm o mesmo efeito de dominância.

O processo de obtenção dos valores dos componentes com o uso da distribuição Beta encontra-se descrito no apêndice.

3.3. Variâncias e covariâncias entre parentes

A expressão básica a ser utilizada foi a de COCKERHAM e WEIR (1984), modificada pela soma dos coeficientes de H^* aos de V_D , já que o modelo usado só permite dois alelos por loco, e neste caso $H^* = V_D$, que é:

$$C_{XY} = 2 f_{XY} V_A + (2 T_{X+Y} - 2 t_{X-Y} + T_{X-Y} - T_{CXY}) V_D + 2 (G_{X-Y} + G_{XY}) D_1 + t_{X-Y} D_2^* + (T_{CXY} - F_X F_Y) H^2.$$

Esta expressão foi obtida na suposição de populações em equilíbrio, ausência de ligação gênica e de epistasia.

A suposição de apenas dois alelos por loco deve-se ao fato de que V_D e H^* têm coeficientes

proporcionais em todas as expressões das covariâncias usadas, menos naquela entre irmãos perfeitos. Isto leva à impossibilidade do cálculo desses componentes de forma isolada em quase todos os esquemas. Além disso, esses componentes não participam do cálculo do progresso genético permanente. Esta simplificação não causa portanto erro grave

As expressões da covariância permanente foram obtidas como em WRIGHT e COCKERHAM (1985 e 1986). Essa covariância refere-se ao indivíduo sob seleção e a seu descendente em uma geração onde o equilíbrio da população já está restaurado.

As covariâncias dos indivíduos "dentro" das famílias com seus descendentes na geração em equilíbrio foram obtidas pela subtração das covariância de famílias da covariância total da geração sob seleção com seus descendentes na geração em equilíbrio ($C_{1xx1} - C_{exx1}$).

A variância genética dentro de família foi obtida fazendo $V_{Dx} = V_{Gx} - C_{exx}$, onde V_{Gx} é a variância genética total da população desdobrada em famílias do tipo X, e C_{exx} é a covariância entre indivíduos da família X (equivale à variância entre famílias), sempre na unidade de recombinação.

A variância fenotípica "dentro" é igual à soma $V_{Dx} + V_w$, em que V_w representa a variância ambiental entre plantas dentro de parcelas.

A variância fenotípica entre médias de famílias, considerando-se um ensaio em blocos casualizados, com r repetições e n plantas dentro de parcela é

$$V_{mx} = C_{exx} + (V_e/r) + (V_{dx} + V_w)/nr$$

Dois valores estritamente ambientais aparecem nas expressões acima. Estes valores são V_e , a variância do erro experimental e V_w , já definido.

Para permitir as comparações feitas nesta pesquisa esses valores foram estimados de forma aproximada, usando-se a experiência de outros autores que enfrentaram problema semelhante.

Foi considerada a relação $V_w/V_e = t$. Artifício como esse já foi empregado por RAMALHO (1977), MIRANDA FILHO (1978) e SOUZA JR. (1983). Usando a expressão da herdabilidade no sentido restrito válida para populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg, com $S=0$ (panmíticas sem endogamia), $h^2 = V_A/(V_A+V_D+V_e+V_w)$, e supondo-se valores 0,20 e 0,05 para h^2 pode-se estabelecer valores para a soma das variâncias V_e+V_w nos 20 modelos usados, explicados no item 3.2.

3.4. Processos de seleção estudados

Foram estudados neste trabalho processos de seleção com base em famílias em populações parcialmente autógamas.

Com esta designação genérica pode-se ter uma série de métodos de seleção que têm como critério de avaliação a média da família, podendo ou não ter uma segunda seleção baseada no valor fenotípico individual. Esses métodos diferem entre si pelo tipo de família utilizado, pelo fato de a seleção ser feita antes ou depois da reprodução ou ainda pelo tipo de material que foi usado na recombinação (VENCOVSKY, 1987).

Os métodos estudados podem ser esboçados de forma geral como segue:

Seleção entre e dentro de famílias.

- 1- de uma população base tomam-se plantas, das quais foram colhidos dois lotes de sementes; estes lotes podem constituir um único tipo de família ou podem ser de dois tipos de famílias diferentes;
- 2- um dos lotes de sementes de cada planta é usado em um ensaio, onde as famílias são avaliadas;
- 3- as famílias são selecionadas com base na sua média no ensaio; com os lotes de sementes remanescentes das famílias selecionadas planta-se um lote de recombinação;
- 4- as sementes das melhores plantas dentro de cada família no lote de recombinação são colhidas para formar a nova população;
- 5- o processo é repetido.

Seleção pelo teste de progênie

Este método difere do anterior pelo fato de as próprias plantas "mãe" serem usadas para a recombinação.

Seleção massal após seleção entre famílias.

É também uma variante do primeiro na qual a segunda seleção não é feita "dentro de família", mas sim na mistura de todas as famílias selecionadas.

No conjunto de métodos avaliados nesta pesquisa a seleção entre famílias foi suposta como feita antes da reprodução, o que pode ser conseguido pelo uso de sementes remanescentes.

A seleção dentro das famílias, bem como a seleção massal na mistura das famílias selecionadas, foram consideradas como feitas depois da reprodução, pois nestes casos a avaliação é individual, e geralmente só pode ser feita após a reprodução, já que o produto de interesse na maioria das plantas depende desta. Além disso, a seleção dentro é uma seleção estratificada, já que é restrita a cada família.

3.5. Ganho Genético

Os valores estudados referem-se apenas aos ganhos permanentes, isto é, ao efeito da seleção em uma

geração descendente já em equilíbrio, não importando o tempo necessário para se chegar a essa condição.

No primeiro esquema estudado há dois ganhos genéticos, um para cada seleção praticada. O primeiro pode ser calculado pela expressão:

$$G_{EXY} = i_1 C_{EXYI} / [(V_{MX})^{1/2}] ;$$

onde G_{EXY} é o ganho esperado para a seleção entre famílias do tipo X com recombinação de famílias Y, i_1 é a intensidade de seleção entre famílias (diferencial de seleção dado em desvios padrões), C_{EXYI} é a covariância entre indivíduos da família X com seus descendentes em uma geração em equilíbrio, obtida da recombinação de indivíduos da família Y correspondente, V_{MX} é a variância fenotípica da média das famílias X.

Em alguns casos a unidade usada para seleção "entre" foi a média de duas famílias diferentes. Nestes casos a covariância usada foi a soma das covariâncias de cada família com seus descendentes e a variância foi a soma das variâncias das médias das famílias mais duas vezes a covariância genética entre as duas famílias usadas.

A segunda seleção se dá dentro das famílias na unidade de recombinação. A expressão apropriada para este ganho é:

$$G_{DY} = i_2 C_{DYI} (1+S) / [2 (V_{FDY})^{1/2}] ,$$

onde G_{DY} é o ganho esperado para a seleção dentro da família Y, feita só nas plantas mães, i_2 é a intensidade da seleção dentro, dada em desvios padrões, C_{DYI} é a covariância entre os indivíduos da família Y e seus descendentes, em uma geração em equilíbrio, originária de recombinação das mesmas famílias, V_{FDY} é a variância fenotípica dentro de famílias Y. O coeficiente $(1+S)/2$, que aparece na expressão se justifica por tratar-se de seleção em um só sexo, e neste caso os descendentes têm somente $(1+S)/2$ dos genes provenientes de indivíduos selecionados (WRIGHT e COCKERHAM, 1985)

Na opção de seleção massal para o segundo estágio de seleção a covariância apropriada para o cálculo do progresso foi:

$(1+S)[(V_Z \times C_{EYYI}) + C_{DYI}]/2$ e a expressão do progresso foi

$$G_{1XI} = i_2 \cdot (1+S)[(V_Z \times C_{EYYI}) + C_{DYI}]/2 \cdot (V_F)^{1/2}$$

$$V_F = [(V_Z \times C_{EYY}) + V_e + V_{FDY}]$$

Onde V_Z é a variância condicional para a distribuição de "z", truncada no ponto correspondente à percentagem de seleção usada entre famílias (Vide apêndice).

Os valores de G_{1XI} foram comparados aos de G_{DXI} .

Os diagramas dos parentescos usados encontram-se na figura 2.

Os valores dos componentes quadráticos obtidos pelo modelo de simulação foram empregados com as expressões das covariâncias e variâncias genéticas para obter os ganhos esperados em cada método de seleção estudado. Foram usados valores de 2 e 4 para " r ", 10 e 50 para " n ", 1,3998 para i_1 (20% de seleção), 1,755 para i_2 (10% de seleção), 0,20 e 0,05 para h^2 e 5 para t . Foram calculados os ganhos "entre", "dentro", total para cada método de seleção entre e dentro de família e a proporção do ganho total em relação ao obtido pela seleção entre e dentro de famílias S_1 . Além disso foram calculados os valores dos ganhos pela seleção massal após a seleção entre famílias, que foram comparados aos valores dos ganhos pela seleção dentro de famílias.

O valor 5 para t foi escolhido com base em dados coletados em algodão por GRISÓSTOMO (1989, comunicação pessoal).

Figura 2. Diagramas dos parentescos nos quais as covariâncias usadas estão baseadas. **CESS** é a covariância entre S_1 ; **CEHH**, entre meio-irmãos; **CESH**, entre um irmão obtido por autofecundação e outro obtido por cruzamento; **CEFF**, entre irmãos perfeitos; **CESSI**, entre um indivíduo obtido por autofecundação e a descendência do seu irmão, também obtido por autofecundação, após o retorno do equilíbrio; o mesmo para **CEHHI**, **CESHI**, **CEHSI** e **CEFFI**, porém considerando meio-irmãos, S_1 e indivíduo obtido por cruzamento, indivíduo obtido por cruzamento e S_1 e irmãos perfeitos.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. A estimação dos componentes quadráticos

Os esquemas propostos tiveram como objetivo principal diminuir ao máximo o trabalho do melhorista que quer conhecer os componentes da variância genotípica, evitando o uso de famílias de difícil obtenção e enquadrando ao máximo aos esquemas já utilizados no melhoramento.

Foram estudados quatro esquemas cujos diagramas estão na figura 3 e as covariâncias estão na tabela 3.

Para formar a matriz correspondente a cada esquema basta observar nesta tabela as linhas correspondentes às famílias usadas, lembrando-se apenas que os coeficientes de V_D e H^* devem ser somados, já que no modelo usado estes valores são iguais (vide página 30).

O esquema A é o mais simples e exige famílias obtidas com menor nível de controle de

polinização, e que muitas vezes já fazem parte do esquema de melhoramento. Trata-se do uso das mães, A, das famílias autofecundadas, S_1 , e famílias maternas (sementes de polinização livre), M.

* C_1	C_2	$S C_2 + (1-S) C_1$	C_3	$S^2 C_3 + 2S(1-S) C_4 + (1-S)^2 C_6$
** C_{AC}	C_{AS}	C_{AM}	C_{SS}	C_{MM}
* $S C_3 + (1-S) C_4$	C_5	C_4	$S C_4 + (1-S) C_6$	C_4
** C_{MS}	C_{FF}	C_{CS}	C_{CM}	C_{HH}

Figura 3 . Diagramas dos parentescos usados nas estimativas dos componentes da variância genotípica e sua correspondência para os parentescos usados por COCKERHAM & WEIR (1984).

* correspondência com as covariâncias apresentadas por COCKERHAM & WEIR (1984)

** designação da covariância

Nota: O índice "C" nas covariâncias foi utilizado para designar uma covariância com um indivíduo oriundo de cruzamento, podendo ser de uma família de meio-irmãos ou de irmãos perfeitos.

Tabela 3. Coeficientes das covariâncias entre parentes para os diagramas da figura 3.

Gov.	V_A	V_D	D_1	D_2^{**}	H^{**}	H^2
C_{AB}	$\frac{2}{2-S}$	$\frac{1-S}{2-S}$	$\frac{(1+3S)}{2-S}$	$\frac{S}{2-S}$	$\frac{S(1-S)}{(2-S)(4-S)}$	$\frac{2S(1-S)}{(2-S)^2(4-S)}$
C_{AM}	$\frac{(1+S)}{2-S}$	$\frac{S(1-S)}{2-S}$	$\frac{2S(1+S)}{2-S}$	$\frac{S^2}{2-S}$	$\frac{S^2(1-S)}{(2-S)(4-S)}$	$\frac{2S^2(1-S)}{(2-S)^2(4-S)}$
C_{AC}	$\frac{1}{2-S}$	0	$\frac{-S}{2-S}$	0	0	0
C_{BB}	$\frac{2}{2-S}$	$\frac{1-S}{2(2-S)}$	$\frac{2(1+S)}{2-S}$	$\frac{(1+3S)}{4(2-S)}$	$\frac{S(1-S)}{2(2-S)(4-S)}$	$\frac{S(1-S)}{(2-S)^2(4-S)}$
C_{BM}	$\frac{(1+S)^2}{2(2-S)}$	$\frac{S^2(1-S)}{2(2-S)}$	$\frac{S(1+S)^2}{2-S}$	$\frac{S^2+3S^3}{4(2-S)}$	$\frac{S^2(1-S)}{2(2-S)(4-S)}$	$\frac{S^2(1-S)}{(2-S)^2(4-S)}$
C_{BC}	$\frac{(1+S)}{2-S}$	$\frac{S-S^2}{2(2-S)}$	$\frac{(1+3S)(1+S)}{2(2-S)}$	$\frac{S+3S^2}{4(2-S)}$	$\frac{S^2(1-S)}{2(2-S)(4-S)}$	$\frac{S^2(1-S)}{(2-S)^2(4-S)}$
C_{FF}	$\frac{1}{2-S}$	$\frac{1}{(2-S)^2}$	0	0	0	0
C_{FM}	$\frac{1}{2(2-S)}$	0	0	0	0	0
C_{CB}	$\frac{1}{2-S}$	0	$\frac{1+S}{2(2-S)}$	0	0	0
C_{CM}	$\frac{1+S}{2(2-S)}$	0	$\frac{S+S^2}{2(2-S)}$	0	0	0

Nota: Estes coeficientes foram obtidos dos coeficientes dados por COCKERHAM & WEIR (1984), observando a proporção de tipos em cada caso, como mostrado na figura 4.

O uso dessas famílias na estimação desses componentes pode significar uma grande facilidade para o melhorista, quando as famílias S_1 já forem obtidas normalmente no início dos programas de melhoramento, como no caso do Algodão por exemplo. As progênies M podem ser obtidas das flores não autofecundadas (quando a planta produz flores separadas ou em inflorescências pouco compactas), não significando portanto um aumento do trabalho de controle de polinização. O aumento do trabalho está por conta da mensuração nas plantas maternas, o que muitas vezes já é feito também como rotina, e do aumento no ensaio, que irá avaliar o dobro de progênies.

As covariâncias obtidas são: C_{SS} , C_{SM} , C_{SS} , C_{SM} e C_{MM} .

Tem-se portanto cinco equações, formadas pelas covariâncias usadas e pelos componentes da variância junto com seus coeficientes. Com esse sistema não se pode obviamente determinar os seis componentes necessários. Por isso propõe-se também a estimação de H^2 em separado, pela diferença entre as médias de famílias com diferentes graus de endogamia. Neste caso,

$$\hat{H} = [(2-S)/(1-S)](m_m - m_s)$$

$$\hat{H}^2 = (\hat{H})^2 - [(2-S)/(1-S)]^2 (V_{mm} + V_{ms})$$

onde $\hat{H}^2$ é um estimador não tendencioso de H^2 , m_m é a média das famílias M e m_s a média das famílias S_1 , e V_{mm} e V_{ms} suas variâncias residuais.

Nota-se ainda que, caso se tentasse usar a matriz resultante desse esquema para estimar todos os componentes, isto não seria possível, pois a mesma não tem posto completo, já que a coluna 5, que reúne os coeficientes de H^* , é igual à coluna 2 multiplicada por $S/(4-S)$. Aliás, a coluna 6, dos coeficientes de H^2 também é proporcional à coluna 2 ($G2 \times 2S/[(2-S)(4-S)]$), mas isso não causa problemas já que H^2 é estimado à parte. Duas soluções poderiam ser usadas, estimar V_D e H^* em conjunto, eliminando a 5a coluna da matriz, com isso o segundo elemento estimado seria $V_D + [SH^*/(4-S)]$, ou considerar $V_D = H^*$, somando então a coluna dois com a cinco, solução adotada nesta pesquisa.

A não estimação de H^* não é um defeito grave já que este valor não interfere no cálculo do progresso permanente, além disso com apenas dois alelos por loco o valor de H^* é igual a V_D . Muitos modelos usados na genética se baseiam nessa suposição que sempre simplifica muito a situação. Esta suposição foi admitida também por WRIGHT & COCKERHAM (1985, 1986). Os autores trabalharam com covariâncias para progênie em uma população descendente já em equilíbrio, após inúmeras recombinações e neste caso os valores de V_D , H^* e H^2 não interferem. Além disso, os autores não cogitaram da estimação de componentes mas apenas da comparação de processos seletivos. Sendo assim,

a suposição de apenas dois alelos por loco não tem maiores consequências.

Outra opção seria juntar todos os componentes que não influem no progresso permanente, estimando em separado apenas V_A , D_1 e D_2 , e mais um componente que reuniria $V_D + [SH^2/(4-S)] + 2FH^2/(4-S)$, assim a coluna 6 da matriz também poderia ser eliminada. Essa opção prescinde do cálculo de H^2 em separado e reduz o trabalho.

O conjunto de covariâncias proposto por COCKERHAM e WEIR (1984) exige o uso de três tipos de famílias nos ensaios, além das plantas maternas. O conjunto que está sendo proposto aqui exige apenas dois tipos de famílias mais as plantas maternas.

Comparado com o sistema proposto por Cockerham e Weir este sistema é bem mais simples pela facilidade de se obterem as progênies.

Um comentário importante sobre o sistema proposto diz respeito ao papel de S , o coeficiente de autofecundação. Note-se por exemplo, o valor do coeficiente que aparece para $\hat{H}$, $(2-S)/(1-S)$. Se S tende a 1 esse valor cresce muito, tendendo a infinito. H é estimado pela diferença entre a média de progênies maternas, que tem uma endogamia $S/(2-S)$, e de progênies S_1 , com endogamia $1/(2-S)$. A diferença é $(1-S)/2-S$ que tende a zero se S tende a um. Com o aumento de S essas

duas progênies tornam-se cada vez mais próximas, sendo iguais para $S=1$. Na prática isso exige uma precisão experimental cada vez maior, já que a quantidade estimada torna-se muito pequena.

H^2 é estimado por $((2-S)/(1-S))^2[(m_m - m_{\text{m}})^2 - (V_{mm} + V_{\text{m}})]$. Com o aumento de S , m_m e m_{m} tornam-se muito parecidas, o que poderá resultar em valores negativos se não houver uma diminuição concomitante do erro das médias. Por isso recomenda-se o teste "t" para o contraste $m_m - m_{\text{m}}$ e só nos casos em que o resultado for significativo deve-se incluir H^2 no modelo, do contrário deve-se considerá-lo zero.

Essas mesmas observações são válidas para a matriz, cujas linhas refletem diferenças entre progênies autofecundadas e progênies maternas. Com $S=1$ todas as linhas da matriz dos coeficientes, X , tornar-se-iam iguais a 2, 0, 4, 1, 0, 0, o que inviabiliza qualquer estimativa, pois há colinearidade perfeita.

A tabela 4 mostra esses valores. Observando-os pode-se arriscar um valor 0,4 a 0,5 para o limite de S , para aplicação desse método.

Este esquema foi testado em ensaios com progênies de algodão por CRISÓSTOMO (1989, comunicação pessoal).

O autor destacou como vantagens a fácil obtenção das progênies, alta associação com programas de

Tabela 4. Valores de $(2-S)/(1-S)$, $((2-S)/(1-S))^2$ e $(1-S)/(2-S)$

S	$(2-S)/(1-S)$	$((2-S)/(1-S))^2$	$(1-S)/(2-S)$
0,0	2,00	4,00	0,5000
0,1	2,11	4,45	0,4737
0,2	2,25	5,06	0,4444
0,3	2,47	5,85	0,4118
0,4	2,66	7,07	0,3750
0,5	3,00	9,00	0,3333
0,6	3,50	12,25	0,2857
0,7	4,33	18,74	0,2308
0,8	6,00	36,00	0,1667
0,9	11,00	121,00	0,0909
1,0	Infinito	Infinito	0,0000

melhoramento do algodão e o fato de usar-se apenas dois tipos de progênies no ensaio.

Como desvantagens citou : 1) os dados das mães são tomados em ano diferente dos dados das progênies, assim, as covariâncias entre valores de anos diferentes (mãe-filhas) não sofrem a influência da interação genótipo ambiente, enquanto que aquelas com valores tomados no mesmo ano (entre irmãos) sofrem; 2) as covariâncias mãe-filhos se baseam na medida de um único indivíduo, o que pode levar a um erro elevado sendo difícil medir com precisão a produção das mães devido à alta taxa de queda de flores autofecundadas artificialmente.

Os resultados para diversos caracteres estudados não foram satisfatórios indicando problemas na estimação dos parâmetros, atribuídos à má conformação do sistema matricial, como será mostrado adiante.

Em vista disso propõe-se ainda, alguns outros esquemas que podem ser usados com o mesmo objetivo.

Os outros esquemas estudados foram: o "B", em que se propõe o uso de famílias autofecundadas, S_1 , famílias de irmãos perfeitos, F, e famílias maternas, M; as covariâncias C_{SS} , C_{SC} , C_{SM} , C_{FF} , C_{CM} e C_{MM} podem ser obtidas; o esquema "C", em que se propõe o uso das mães, de famílias autofecundadas, S_1 , e famílias de irmãos perfeitos, F, as covariâncias C_{AS} , C_{AC} , C_{SS} , C_{FF} e C_{SC} podem ser obtidas, o esquema "D", em que se propõe o uso de famílias autofecundadas, S_1 , famílias de meio-irmãos, H, e famílias maternas, M, as covariâncias C_{SS} , C_{SC} , C_{SM} , C_{HH} , C_{CM} e C_{MM} podem ser obtidas.

Em todos esses casos H^2 pode ser estimado de forma idêntica à usada por COCKERHAM & WEIR (1984), pela diferença entre a média de progênie obtidas por autofecundação e progênie obtidas de cruzamento.

Os resultados do estudo de todos os esquemas estão nas tabelas de 5 a 9, que mostram as correlações entre as colunas, o posto, os componentes principais e as variáveis excluídas na primeira e na segunda tentativa.

A observação das tabelas mostra que todos os esquemas estudados podem estimar os componentes da variância, já que as matrizes tem posto completo (4), à exceção do esquema D, cuja matriz tem posto 3.

Tabela 5. Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema de COCKERHAM & WEIR (1984), em cinco níveis de autofecundação.

Correlações		S				
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9
V _A	V _D	0,773	0,683	0,509	0,231	-0,075
	D ₁	0,902	0,941	0,957	0,963	0,965
	D ₂ **	0,796	0,914	0,940	0,947	0,949
V _D	D ₁	0,524	0,467	0,228	-0,008	-0,317
	D ₂ **	0,427	0,527	0,399	0,124	-0,189
D ₁	D ₂ **	0,945	0,974	0,975	0,973	0,972
Posto		4	4	4	4	4
Compo- nentes Princi- pais	1o	80,33	82,37	78,45	73,57	74,51
	2o	16,93	15,86	20,19	25,21	24,33
	3o	2,25	1,60	1,30	1,20	1,16
	4o	0,49	0,17	0,06	0,02	traço
Variá- veis ex- cluídas	1a	3	3	3	3	3
	2a	1	1	1	1	1

Tabela 6. Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema A (mães, S₁ e M), em cinco níveis de autofecundação.

Correlações		S				
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9
V _A	V _D	0,877	0,862	0,807	0,690	0,475
	D ₁	0,896	0,931	0,952	0,965	0,973
	D ₂ ^{**}	0,776	0,913	0,956	0,975	0,984
V _D	D ₁	0,654	0,655	0,601	0,478	0,260
	D ₂ ^{**}	0,480	0,632	0,623	0,519	0,312
D ₁	D ₂ ^{**}	0,955	0,992	0,997	0,998	0,998
Posto		4	4	4	4	4
Compo- nentes Princi- pais	1o	83,37	87,65	87,26	84,03	78,54
	2o	15,19	11,72	12,51	15,92	21,45
	3o	1,01	0,49	0,19	0,05	traço
	4o	0,43	0,14	0,04	traço	traço
Variá- veis ex- cluídas	1a	3	3	3	3	3
	2a	1	1	4	4	4

Tabela 7. Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema B (S_1 , F e M), em cinco níveis de autofecundação.

Correlações		S				
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9
V_A	V_D	0,645	0,448	0,172	-0,117	-0,353
	D_1	0,942	0,945	0,952	0,964	0,976
	D_2^{**}	0,917	0,952	0,976	0,993	0,999
V_D	D_1	0,403	0,154	-0,129	-0,375	-0,549
	D_2^{**}	0,547	0,328	0,068	-0,178	-0,370
D_1	D_2^{**}	0,958	0,969	0,974	0,977	0,979
Posto		4	4	4	4	4
Compo- nentes Princi- pais	1o	81,39	76,30	73,43	75,74	80,35
	2o	16,72	22,70	26,11	24,12	19,63
	3o	1,89	1,00	0,46	0,14	0,01
	4o	traço	traço	traço	traço	traço
Variá- veis ex- cluídas	1a	3	3	3	3	3
	2a	1	1	1	1	1

Tabela 8. Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema C (mães, S_1 e F), em cinco níveis de autofecundação.

Correlações		S				
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9
V_A	V_B	0,724	0,595	0,363	0,029	-0,291
	D_1	0,911	0,952	0,970	0,975	0,976
	D_2^{**}	0,826	0,960	0,980	0,998	0,999
V_B	D_1	0,436	0,357	0,139	-0,189	-0,490
	D_2^{**}	0,362	0,462	0,313	0,015	-0,292
D_1	D_2^{**}	0,947	0,977	0,979	0,978	0,977
Posto		4	4	4	4	4
Compo- nentes Princi- pais	1o	78,78	80,67	76,67	74,28	78,69
	2o	18,92	18,45	23,04	25,65	21,31
	3o	1,90	0,70	0,22	0,05	traço
	4o	0,39	0,18	0,07	0,02	traço
Variá- veis ex- cluídas	1a	3	3	3	3	3
	2a	1	1	1	1	1

Tabela 9. Correlações entre as colunas, posto das matrizes, componentes principais e variáveis excluídas para o esquema D (S_1 , M e H), em cinco níveis de autofecundação.

Correlações		S				
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9
V_A	V_D	0,924	0,943	0,951	0,956	0,959
	D_1	0,995	0,996	0,996	0,997	0,997
	D_2^{**}	0,924	0,943	0,951	0,956	0,960
V_D	D_1	0,958	0,969	0,974	0,977	0,979
	D_2^{**}	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
D_1	D_2^{**}	0,958	0,969	0,974	0,977	0,979
Posto		3	3	3	3	3
Compo- nentes Princi- pais	1o	96,99	97,75	98,09	98,28	98,44
	2o	3,01	2,25	1,91	1,72	1,56
	3o	traço	traço	traço	traço	traço
	4o	traço	traço	traço	traço	traço
Variá- veis ex- cluídas	1a	4	3	2	3	3
	2a	3	2	4	4	2

As correlações entre as colunas da matriz dão uma indicação da capacidade da matriz de estimar os componentes. Se duas colunas têm alta correlação isso indica que as equações têm informações redundantes, e os elementos correspondentes a elas não podem ser estimados em separado, ou podem ser unificados no modelo.

Há correlações muito altas entre as colunas em todos os esquemas. Isso indica que estas matrizes são mal condicionadas do ponto de vista da estimação dos parâmetros (WEISBERG, 1985). Os esquemas são muito sensíveis a qualquer alteração nos valores das covariâncias usadas nas estimativas.

Pode-se dizer que o melhor esquema, o que apresenta correlações menores, é o B. Porém, mesmo nesse esquema, as correlações envolvendo V_A , D_1 e $D_{2^{**}}$ são muito altas.

Pode-se prever que no uso de todos esses esquemas, inclusive o proposto por COCKERHAM & WEIR (1984), ocorram os mesmos problemas relatados por CRISÓSTOMO (1989, comunicação pessoal).

O estudo dos componetes principais leva à conclusão que uma simplificação do modelo pode ser feita, sem que erros graves sejam cometidos na decomposição das variâncias nessas populações, já que apenas dois componentes explicam praticamente 100% da variação em todos os casos.

Isso aponta para uma solução contendo dois componentes, um contendo elementos ligados à dominância, V_D e H^{**} , e outro contendo elementos ligados ao progresso genético permanente, V_A , D_1 e $D_{2^{**}}$.

Uma falha dos modelos pode ser a omissão da epistasia e a suposição de equilíbrio de ligação.

Principalmente a primeira, já que a epistasia em plantas que se reproduzem predominantemente por autofecundação pode ser mais importante que a dominância. Isto deve-se ao fato de que os coeficientes da variância de dominância tendem a diminuir com o aumento da taxa de autofecundação, enquanto os das variâncias epistáticas, principalmente aditivo x aditivo, tendem a crescer, em muitos casos. Sua exclusão do modelo deve-se mais à necessidade de manter o modelo manejável do que da sua significância para as covariâncias entre parentes. HARRIS (1964), usando um modelo que incluía epistasia apenas em locos dois a dois, e sem incluir o segundo efeito da depressão, que surge quando há desequilíbrio de identidade (H^2-H^*), encontrou 28 componentes não nulos.

Não se pode no entanto deixar de discutir o efeito que esse fenômeno pode ter na estimação dos componentes da variância e da covariância e consequentemente na previsão do progresso.

Seguindo o mesmo caminho de COCKERHAM (1984), no estudo sobre epistasia aditiva x aditiva, com endogamia e equilíbrio de ligação, pode-se determinar

os coeficientes da variância aditivo x aditivo (V_{aa}) para as covariâncias entre parentes, usadas nos esquemas estudados. Os valores estão na tabela 10.

Segundo COCKERHAM (1984), tanto a ligação fatorial como a variação de F tendem a aumentar o coeficiente de V_{aa} , fazendo $F_c > F^2$, pois $4f_m = (2f)^2 + (F_c - F^2)$, onde $4f_m$ é o coeficiente de V_{aa} e $2f$ o coeficiente de V_a para a variância genotípica. Caso $F_c = F^2$, isto é, se houver equilíbrio de identidade, fato que só ocorre quando não há ligação fatorial nem variação de F , o valor do coeficiente de V_{aa} será o quadrado do coeficiente de V_a . Para plantas parcialmente autógamas $F_c - F^2 = F(1 - F^2)/(2 + F)$ (COCKERHAM & WEIR, 1984), que é sempre positivo, indicando que os coeficientes de V_{aa} estarão sempre inflacionados, como pode ser visto na tabela 10. Vê-se que estes coeficientes são bem maiores do que aqueles dos componentes ligados exclusivamente à dominância. Resta saber se a magnitude da variância $a \times a$ é tal que realmente possa interferir na estimação dos parâmetros. Pode-se dizer de modo geral que os valores estimados pelos esquemas propostos, assim como os estimados pelo esquema de COCKERHAM, serão superestimados na presença de variância epistática do tipo aditivo x aditivo.

Note-se ainda que, caso haja epistasias de ordem superior à segunda (envolvendo mais de dois locos), os

Tabela 10 . Coeficientes de V_a e V_{aa} para casos com e sem desequilíbrio de identidade, para a variância genotípica e diversas covariâncias entre parentes, com diferentes valores da taxa de autofecundação (S).

			S					
				0	0,3	0,5	0,7	1,0
V_a, C_{as} e C_{ss}	Coeficiente	$4f_m$	V_a	1,00	1,18	1,33	1,54	2,00
		*	V_{aa}	1,00	1,39	1,78	2,37	4,00
		**	V_{aa}	1,00	1,46	1,91	2,52	4,00
C_{ac}, C_{sc} e C_{rf}	f_m	V_a	0,50	0,59	0,67	0,77	1,00	
		*	V_{aa}	0,25	0,35	0,44	0,59	1,00
		**	V_{aa}	0,25	0,37	0,48	0,63	1,00
C_{hh}	$f_m/4$	V_a	0,25	0,29	0,33	0,38	0,50	
		*	V_{aa}	0,06	0,08	0,11	0,15	0,25
		**	V_{aa}	0,06	0,09	0,12	0,16	0,25
C_{am} e C_{sm}	$(1+3S)f_m$	V_a	0,50	0,77	1,00	1,31	2,00	
		*	V_{aa}	0,25	0,59	1,00	1,71	4,00
		**	V_{aa}	0,25	0,70	1,19	1,95	4,00
C_{cm}	$(1+3S)f_m/4$	V_a	0,25	0,38	0,50	0,65	1,00	
		*	V_{aa}	0,06	0,14	0,25	0,43	1,00
		**	V_{aa}	0,06	0,17	0,30	0,49	1,00
C_{hm}	$(9S^2+6S+1)f_m/4$	V_a	0,25	0,50	0,75	1,11	2,00	
		*	V_{aa}	0,06	0,25	0,56	1,24	4,00
		**	V_{aa}	0,06	0,33	0,74	1,51	4,00

* V_{aa} na hipótese de não ocorrência de desequilíbrio de identidade.

** V_{aa} na hipótese de ocorrência de desequilíbrio de identidade.

$$f_m = (1 + 2F + F_c) / 4$$

coeficientes serão muito maiores uma vez que crescem exponencialmente a partir do coeficiente da variância aditiva, e este é, em muitos casos, maior do que um. No entanto, é provável que epistasias envolvendo vários genes sejam raras.

Se houver interesse em estimar o componente devido à interação aditivo x aditivo, isso é possível substituindo a 5a coluna da matriz original pelos coeficientes de V_{aa} , dados na tabela 3, e resolvendo a nova equação.

4.2. Modelo teórico para simulação de resultados

A tabela 11 mostra as distribuições usadas na simulação das populações com as expressões da função de densidade, suas médias, pontos máximos e variâncias.

Tabela 11. Distribuições Beta.

População	F(p)	média	Ponto de Max.	Variância
Beta(2,4)	$20p(1-p)^3$	0,333	0,25	0,0317
Beta(2,2)	$6p(1-p)$	0,5	0,5	0,05
Beta(4,2)	$20p^3(1-p)$	0,667	0,75	0,0317

De forma aproximada, a população Beta(2,4) representa uma população não melhorada, de média baixa, a população Beta(2,2) uma população de base ampla (composto) e a Beta(4,2) uma população melhorada, de alta média.

Este artifício já foi utilizado anteriormente por RAMALHO (1977), MIRANDA FILHO (1978),

PEREIRA (1980), SOUZA JR. (1983), PEREIRA e VENGOVSKY (1988), entre outros.

Os valores das frequências gênicas e as funções de densidade das distribuições usadas, juntamente com as expressões dos componentes da variância genotípica (dados por COCKERHAM e WEIR, 1984) resultaram nos valores da tabela 12.

Note-se que os valores obtidos têm efeito apenas comparativo e referem-se exclusivamente ao modelo proposto.

4.3. Variâncias e covariâncias entre parentes

As covariâncias estão simbolizadas pela letra C, seguida de índices que significam:

TP se a covariância se refere a um teste de progênie;
E ou D se a covariância é "entre" ou "dentro" de família; H, S, F ou M (uma ou duas letras) indicando o tipo de família como explicado no item 3.1;

I indicando que a covariância é com descendente em uma geração em equilíbrio após infinitas gerações.

No caso da covariância entre indivíduos de unidades diferentes há dois índices que indicam, na ordem,

Tabela 12. Componentes quadráticos da variância genética para um caráter com 100 locos, dois alelos por loco, para valores escolhidos da frequência gênica (p) (todos os alelos com mesma frequência) e cinco modelos com frequência gênica variável e três valores para o grau médio de dominância (d).

Freq.	d	V_A	V_D	D_1	D_2^*	H^2
0,1	1	58,3	3,2	-25,9	23,0	324
	0,6	39,4	1,2	-12,8	8,3	117
	0,2	24,2	0,1	- 3,3	0,9	13
0,5	1	50,0	25,0	0,0	0,0	2500
	0,6	50,0	9,0	0,0	0,0	900
	0,2	50,0	1,0	0,0	0,0	100
0,9	1	0,7	3,2	2,9	23,0	324
	0,6	4,9	1,2	4,5	8,3	117
	0,2	12,7	0,1	2,4	0,9	13
MODELO A	1	43,6	14,7	- 7,1	14,2	1467
MODELO B	1	43,6	14,7	- 7,1	14,2	0
Beta(2,4)	1	63,5	15,9	-15,9	12,7	1587,3
	0,6	51,8	5,7	- 8,0	4,6	571,4
	0,2	42,2	0,6	- 2,2	0,5	63,5
Beta(2,2)	1	45,7	17,1	- 5,7	11,4	1714,3
	0,6	42,0	6,2	- 2,1	4,2	617,1
	0,2	40,2	0,7	- 0,2	0,4	68,6
Beta(4,2)	1	25,4	15,9	3,2	12,7	1587,3
	0,6	28,9	5,7	3,4	4,6	571,4
	0,2	34,5	0,6	1,6	0,5	63,5

a unidade de seleção e a unidade de recombinação. No caso da covariância entre indivíduos da mesma unidade há um só índice.

Segundo WRIGHT & COCKERHAM (1986) as covariâncias entre parentes, adequadas para estimar o ganho genético na seleção pelo teste de progênie, podem ser obtidas da seleção do mesmo tipo de progênie, considerando que todos os alelos paternos são retidos pelas progênies tipo S_1 e só a metade pelas progênies do tipo H, assim,

$$C_{TPBI} = C_{EBBI}, \quad C_{TPHI} = 2C_{EHHI} = C_{EHHI}$$

$$\text{e } C_{TPHI} = [2/(1+S)]C_{EHHI} = C_{EBBI}$$

Quando o critério de seleção for a média de famílias S_1 e M, a covariância apropriada será a mesma do método que usa a recombinação de famílias S_1 .

Os coeficientes das covariâncias permanentes usadas encontram-se na tabela 13. As expressões dos coeficientes das covariâncias entre indivíduos da mesma família na mesma geração e das variâncias dentro de famílias estão na tabela 14. Os resultados da aplicação desses coeficientes, para as taxas de autofecundação: 0,1, 0,3, 0,5, 0,7, 0,9, estão nas tabelas 15 a 19, que mostram os valores dos coeficientes dos componentes das covariância e variâncias. Os coeficientes de H^2 são nulos na maioria dos casos, ou muito pequenos, o que tende a compensar o elevado valor desse componente, mas aumentam com o aumento da taxa de autofecundação.

Tabela 13. Coeficientes dos componentes quadráticos nas covariâncias genéticas referentes a ganhos permanentes.

Designação	V_a	D_1	D_2^*	
$C_{EBSI} *$	$\frac{-2}{2-S}$	$\frac{(2+3S-S^2)}{(2-S)^2}$	$\frac{-S(1+S)}{2(2-S)^2}$	1
$C_{ESHI} **$	$\frac{-2(1+S)}{2(2-S)}$	$\frac{(1+S)(2+3S-S^2)}{2(2-S)^2}$	$\frac{-S(1+S)^2}{4(2-S)^2}$	2
C_{EHHI}	$\frac{-1}{2(2-S)}$	$\frac{-S}{2(2-S)^2}$	0	1
$C_{EHHI} ***$	$\frac{-1}{2-S}$	$\frac{-S}{(2-S)^2}$	0	1
C_{EHNI}	$\frac{(1+S)^2}{2(2-S)}$	$\frac{S(1+S)^2(3-S)}{2(2-S)^2}$	$\frac{S^2(1+S)^2}{4(2-S)^2}$	1
$C_{ENBI} ****$	$\frac{1+S}{2-S}$	$\frac{S(3+2S-S^2)}{(2-S)^2}$	$\frac{S^2(1+S)}{2(2-S)^2}$	2
C_{DSI}	$\frac{1-S}{2-S}$	$\frac{2(1-S)}{(2-S)^2}$	$\frac{S(1-S)}{2(2-S)^2}$	2
C_{DHI}	$\frac{4-(1+S)^2}{2(2-S)}$	$\frac{S(3-S)[4-(1+S)^2]}{2(2-S)^2}$	$\frac{S^2[4-(1+S)^2]}{4(2-S)^2}$	2
C_{DNI}	$\frac{3-2S}{2(2-S)}$	$\frac{-S(3-2S)}{2(2-S)^2}$	0	2
C_{DFI}	$\frac{1-S}{2-S}$	$\frac{-S(1-S)}{(2-S)^2}$	0	2

1 WRIGHT e COCKERHAM (1986)

* = C_{TPBI}

** = $(1+S)C_{EBSI}/2$

*** = $2 C_{EHHI} = C_{TPHI}$

**** = $2 C_{ENHI}/(1+S) = C_{TPHI}$

2 VIDE APÊNDICE

Tabela 14. Coeficientes dos componentes quadráticos das covariâncias dentro de famílias (variâncias "entre") e variâncias dentro de famílias para os diversos tipos de famílias usadas.

	V_A	V_D	D_1	D_2^{**}	H^2
C_{EBS}	$\frac{2}{2-S}$	$\frac{2(1-S)}{(4-S)(2-S)}$	$\frac{2(1+S)}{2-S}$	$\frac{(1+3S)}{4(2-S)}$	$\frac{S(1-S)}{(4-S)(2-S)^2}$
C_{EHH}	$\frac{1}{2(2-S)}$	0	0	0	0
C_{EFF}	$\frac{1}{2-S}$	$\frac{1}{(2-S)^2}$	0	0	0
C_{EHM}	$\frac{(1+S)^2}{2(2-S)}$	$\frac{S^2(1-S)(8-S)}{2(4-S)(2-S)}$	$\frac{S(1+S)^2}{2-S}$	$\frac{S^2(1+3S)}{4(2-S)}$	$\frac{S^2(1-S)}{(4-S)(2-S)^2}$
C_{EHS}	$\frac{1+S}{2-S}$	$\frac{2S(1-S)}{(4-S)(2-S)}$	$\frac{(1+S)(1+3S)}{2(2-S)}$	$\frac{S(1+3S)}{4(2-S)}$	$\frac{S^2(1-S)}{(4-S)(2-S)^2}$
V_{DS}	$\frac{1-S}{2-S}$	$\frac{1-S}{2-S}$	$\frac{2(1-S)}{2-S}$	$\frac{3(1-S)}{4(2-S)}$	0
V_{DH}	$\frac{4-(1+S)^2}{2(2-S)}$	*	$\frac{4S-S(1+S)^2}{2-S}$	**	$\frac{S(1-S)(2+S)}{(4-S)(2-S)}$
V_{DH}	$\frac{3-2S}{2(2-S)}$	1	0	0	0
V_{DF}	$\frac{1-S}{2-S}$	$1 - \frac{1}{(2-S)^2}$	0	0	0
<hr/>					
*	$\frac{(1-S)[16-8S^2+S^2]}{2(4-S)(2-S)}$		** $\frac{4S-S(S+3S^2)}{4(2-S)}$		

C_{EBS} , C_{EHH} , C_{EFF} , C_{EHM} foram retirados com modificação de WRIGHT & COCKERHAM (1986). Os demais estão deduzidos no apêndice.

Tabela 15. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,1.

COVARIÂNCIA	V_A	V_D	D_1	D_2^*	H^2
CESSI	1,0526	0,0000	0,6343	0,0152	0,0000
CESMI	0,5789	0,0000	0,3489	0,0084	0,0000
CEHHI	0,2632	0,0000	0,0139	0,0000	0,0000
CEFFI	0,5263	0,0000	0,0277	0,0000	0,0000
CEHHI	0,3184	0,0000	0,0486	0,0008	0,0000
CEMSI	0,5789	0,0000	0,0884	0,0015	0,0000
CDSI	0,4737	0,0000	0,4986	0,0125	0,0000
CDMI	0,7342	0,0000	0,1121	0,0019	0,0000
CDHI	0,7368	0,0000	0,0388	0,0000	0,0000
COFI	0,4737	0,0000	0,0249	0,0000	0,0000
CESG	1,0526	0,2429	1,1579	0,1711	0,0064
CEFF	0,5263	0,2770	0,0000	0,0000	0,0000
CEHH	0,2632	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
CEHH	0,3184	0,0048	0,0637	0,0017	0,0001
CEMS	0,5789	0,0243	0,3763	0,0171	0,0006
V_{DSG}	0,4737	0,4737	0,9474	0,3553	0,0000
V_{DHH}	0,7368	1,0000	0,0000	0,0000	0,0000
V_{OFF}	0,4737	0,7230	0,0000	0,0000	0,0000
V_{DHH}	0,7342	0,9669	0,1468	0,0509	0,0255
V_G	1,0526	0,9717	0,2105	0,0526	0,0256

Tabela 16. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,3.

COVARIÂNCIA	V_A	V_D	D_1	D_2^{**}	H^2
CESSI	1,1765	0,0000	0,9723	0,0675	0,0000
CESMI	0,7647	0,0000	0,6320	0,0439	0,0000
CEHHI	0,2941	0,0000	0,0519	0,0000	0,0000
CEFFI	0,5882	0,0000	0,1038	0,0000	0,0000
CEMMI	0,4971	0,0000	0,2368	0,0132	0,0000
CEMSI	0,7647	0,0000	0,3644	0,0202	0,0000
COSI	0,4118	0,0000	0,4844	0,0363	0,0000
CDHI	0,6794	0,0000	0,3237	0,0180	0,0000
CDHI	0,7059	0,0000	0,1246	0,0000	0,0000
CDFI	0,4118	0,0000	0,0727	0,0000	0,0000
CESSE	1,1765	0,2226	1,5294	0,2794	0,0196
CEFFE	0,5882	0,3460	0,0000	0,0000	0,0000
CEHHE	0,2941	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
CEHME	0,4971	0,0386	0,2982	0,0251	0,0018
CEHSE	0,7647	0,0668	0,7265	0,0838	0,0059
V _{DSE}	0,4118	0,4118	0,8235	0,3088	0,0000
V _{DHE}	0,7059	1,0000	0,0000	0,0000	0,0000
V _{DFF}	0,4118	0,6540	0,0000	0,0000	0,0000
V _{DHE}	0,6794	0,8517	0,4076	0,1513	0,0768
V _G	1,1765	0,8903	0,7058	0,1764	0,0786

Tabela 17. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,5.

COVARIÂNCIA	V_A	V_D	D_1	D_2^*	H^2
C_{ESSI}	1,3333	0,0000	1,4444	0,1667	0,0000
C_{ESHI}	1,0000	0,0000	1,0833	0,1250	0,0000
C_{EHHI}	0,3333	0,0000	0,1111	0,0000	0,0000
C_{EFFI}	0,6667	0,0000	0,2222	0,0000	0,0000
C_{EHHI}	0,7500	0,0000	0,6250	0,0625	0,0000
C_{EHSI}	1,0000	0,0000	0,8333	0,0833	0,0000
C_{DSI}	0,3333	0,0000	0,4444	0,0556	0,0000
C_{DHI}	0,5833	0,0000	0,4861	0,0486	0,0000
C_{DHI}	0,6667	0,0000	0,2222	0,0000	0,0000
C_{DFI}	0,3333	0,0000	0,1111	0,0000	0,0000
C_{ESS}	1,3333	0,1905	2,0000	0,4167	0,0317
C_{EFF}	0,6667	0,4444	0,0000	0,0000	0,0000
C_{EHH}	0,3333	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
C_{EHH}	0,7500	0,0893	0,7500	0,1042	0,0079
C_{EHS}	1,0000	0,0952	1,2500	0,2083	0,0159
V_{DSS}	0,3333	0,3333	0,6667	0,2500	0,0000
V_{DHH}	0,6667	1,0000	0,0000	0,0000	0,0000
V_{DFF}	0,3333	0,5556	0,0000	0,0000	0,0000
V_{DHH}	0,5833	0,6726	0,5833	0,2292	0,1190
V_G	1,3333	0,7619	1,3333	0,3333	0,1269

Tabela 18. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,7.

GOVARIANCIA	V_A	V_D	D_1	D_2^*	H^2
CESSI	1,5385	0,0000	2,1361	0,3521	0,0000
CESSH	1,3077	0,0000	1,8157	0,2993	0,0000
CEHHI	0,3846	0,0000	0,2071	0,0000	0,0000
CEFFI	0,7692	0,0000	0,4142	0,0000	0,0000
CEHHI	1,1115	0,0000	1,3766	0,2095	0,0000
CEMSI	1,3077	0,0000	1,6195	0,2464	0,0000
CDSI	0,2308	0,0000	0,3550	0,0621	0,0000
CDHI	0,4269	0,0000	0,5287	0,0805	0,0000
CDHI	0,6154	0,0000	0,3314	0,0000	0,0000
CDFI	0,2308	0,0000	0,1243	0,0000	0,0000
CESS	1,5385	0,1399	2,6154	0,5962	0,0377
CEFF	0,7692	0,5917	0,0000	0,0000	0,0000
CEHH	0,3846	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
CEHH	1,1115	0,1251	1,5562	0,2921	0,0185
CEMS	1,3077	0,0979	2,0269	0,4173	0,0264
V_{DSS}	0,2308	0,2308	0,4615	0,1731	0,0000
V_{DHH}	0,6154	1,0000	0,0000	0,0000	0,0000
V_{DFF}	0,2308	0,4083	0,0000	0,0000	0,0000
V_{DHH}	0,4269	0,4344	0,5977	0,2463	0,1322
V_D	1,5385	0,5595	2,1539	0,5384	0,1507

Tabela 19. Coeficientes dos componentes das covariâncias e variâncias, taxa de autofecundação 0,9.

COVARIÂNCIA	V_A	V_D	D_1	D_2^*	H^2
CESSI	1,8182	0,0000	3,2149	0,7066	0,0000
CESSI	1,7273	0,0000	3,0541	0,6713	0,0000
CEHHI	0,4545	0,0000	0,3719	0,0000	0,0000
CEFFI	0,9091	0,0000	0,7438	0,0000	0,0000
CEHHI	1,6409	0,0000	2,8194	0,6042	0,0000
CEMSI	1,7273	0,0000	2,9678	0,6360	0,0000
CDSI	0,0909	0,0000	0,1653	0,0372	0,0000
CDHI	0,1773	0,0000	0,3046	0,0653	0,0000
CDHI	0,5455	0,0000	0,4463	0,0000	0,0000
CDFI	0,0909	0,0000	0,0744	0,0000	0,0000
CESS	1,8182	0,0587	3,4545	0,8409	0,0240
CEFF	0,9091	0,8264	0,0000	0,0000	0,0000
CEHH	0,4545	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
CEHH	1,6409	0,0843	2,9536	0,6811	0,0194
CEMS	1,7273	0,0528	3,1955	0,7568	0,0216
VDSS	0,0909	0,0909	0,1818	0,0682	0,0000
VDHH	0,5455	1,0000	0,0000	0,0000	0,0000
VDFF	0,0909	0,1736	0,0000	0,0000	0,0000
VDHH	0,1773	0,1503	0,3191	0,1370	0,0765
V_G	1,8182	0,2346	3,2727	0,8181	0,0959

Os resultados da aplicação dos coeficientes para as 5 taxas de autofecundação e para os 20 tipos de populações propostos no item anterior (tabela 12) estão nas tabelas 20 a 24. Nestas tabelas encontram-se o total para cada covariância ou variância, isto é, os coeficientes foram multiplicados pelos valores dos componentes e somados. Note-se a variação que existe entre os valores, principalmente para as 9 primeiras populações, que têm frequências gênicas fixas para os locos. Nas demais, que têm frequências variáveis, segundo distribuições de frequências pré estabelecidas, a variação é menor. Estas últimas parecem mais próximas da realidade de um caráter quantitativo. Espera-se com esses valores abranger a mais vasta gama de tipos de populações possível.

A variância fenotípica "dentro" é igual a soma $V_{Dx} + V_w$, e a variância fenotípica entre médias de famílias, considerando-se um ensaio em blocos casualizados, com r repetições e n plantas dentro de parcela é:

$V_{Mx} = C_{exx} + (V_e/r) + (V_{Dx} + V_w)/nr$ como foi visto.

O estabelecimento desses dos valores de V_w V_e é um dos pontos mais delicados desse estudo, pois não se conhece bem o comportamento desses elementos, que podem variar de acordo com as condições experimentais.

Tabela 20. Variâncias e covariâncias para os 20 tipos de populações (modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, tabela 12), taxa de autofecundação 0,1.

Popu.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CESSI	45,3	33,5	23,4	52,6	52,6	52,6	2,9	8,1	14,9	41,6
CEBHI	24,9	18,4	12,9	29,0	29,0	29,0	1,6	4,5	8,2	22,9
CEHHI	15,0	10,2	6,3	13,2	13,2	13,2	0,2	1,4	3,4	11,4
CEFFI	30,0	20,4	12,3	26,3	26,3	26,3	0,5	2,7	6,8	22,8
CEHHI	17,3	11,9	7,6	15,9	15,9	15,9	0,4	1,8	4,2	13,6
CEBHI	31,5	21,7	13,7	29,0	29,0	29,0	0,7	3,3	7,6	24,6
CEBHI	15,0	12,4	9,8	23,7	23,7	23,7	2,1	4,7	7,2	17,3
CEHHI	40,0	27,5	17,4	36,7	36,7	36,7	0,9	4,1	9,6	31,2
CEHHI	42,0	28,5	17,7	36,8	36,8	36,8	0,6	3,8	9,5	31,9
CEFFI	27,0	18,3	11,4	23,7	23,7	23,7	0,4	2,4	6,1	20,5
CESS	38,2	29,1	21,9	74,7	60,6	53,5	10,9	12,8	16,4	53,1
CEFF	31,6	21,1	12,8	33,2	28,8	26,6	1,3	2,9	6,7	27,0
CEHH	15,3	10,4	6,4	13,2	13,2	13,2	0,2	1,3	3,3	11,5
CEHH	17,0	11,8	7,5	16,2	16,0	15,9	0,5	1,9	4,2	13,6
CEHB	24,7	18,2	12,8	31,2	29,7	29,0	2,2	4,8	8,3	24,1
VDSS	12,8	10,1	8,7	35,5	27,9	24,2	12,8	10,1	8,7	25,9
VDHH	46,2	30,2	17,9	61,8	45,8	37,8	3,7	4,8	9,5	46,8
VDFF	29,9	19,5	11,5	41,8	30,2	24,4	2,7	3,2	6,1	31,3
VDHH	51,5	31,6	17,8	124,7	68,4	40,2	13,5	8,8	10,2	83,3
Pop.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
CESSI	41,6	57,0	49,5	43,0	44,7	42,9	42,2	29,0	32,7	37,3
CEBHI	22,9	31,3	27,2	23,7	24,6	23,6	23,2	15,9	18,0	20,5
CEHHI	11,4	16,5	13,5	11,1	12,0	11,0	10,6	6,7	7,7	9,1
CEFFI	22,8	33,0	27,0	22,2	23,9	22,1	21,2	13,5	15,3	18,2
CEHHI	13,6	19,5	16,1	13,3	14,3	13,3	12,8	8,3	9,4	11,1
CEBHI	24,6	35,4	29,3	24,2	26,0	24,1	23,3	15,0	17,0	20,1
CEBHI	17,3	22,3	20,6	18,9	19,0	18,9	19,0	13,8	15,4	17,2
CEHHI	31,2	44,9	37,1	30,7	32,9	30,6	29,5	19,0	21,6	25,5
CEHHI	31,9	46,2	37,9	31,0	33,5	30,9	29,6	18,8	21,4	25,5
CEFFI	20,5	29,7	24,3	19,9	21,5	19,8	19,0	12,1	13,8	16,4
CESS	43,7	64,6	51,1	42,5	58,6	48,0	42,8	46,6	40,2	38,8
CEFF	27,0	37,8	28,8	22,4	28,8	23,8	21,4	17,8	16,8	18,3
CEHH	11,5	16,7	13,6	11,1	12,0	11,1	10,6	6,7	7,6	9,1
CEHH	13,5	19,4	16,1	13,3	14,4	13,3	12,8	8,5	9,5	11,1
CEHB	23,2	32,4	27,6	23,7	26,0	24,1	23,3	17,5	18,6	20,6
VDSS	25,9	27,1	21,3	18,4	28,4	22,3	19,3	27,1	21,2	18,3
VDHH	46,8	62,7	43,9	31,7	50,8	37,2	30,3	34,6	27,0	26,0
VDFF	31,3	41,6	28,7	20,4	34,0	24,4	19,6	23,5	17,8	16,8
VDHH	45,9	100,8	57,2	32,9	93,6	52,5	31,9	75,6	42,0	27,8

Tabela 21. Variâncias e covariâncias para os 20 tipos de populações (modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, tabela 12), taxa de autofecundação 0,3.

Popu.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CESSI	45,0	34,5	25,3	58,8	58,8	58,8	5,2	10,7	17,3	45,4
CESMI	29,2	22,4	16,5	38,2	38,2	38,2	3,4	7,0	11,3	29,5
CEHHI	15,8	10,9	7,0	14,7	14,7	14,7	0,4	1,7	3,9	12,5
CEFFI	31,6	21,9	13,9	29,4	29,4	29,4	0,7	3,4	7,7	24,9
CEHHI	23,2	16,7	11,3	24,9	24,9	24,9	1,3	3,6	6,9	20,2
CENSI	35,6	25,6	17,3	38,2	38,2	38,2	2,1	5,6	10,6	31,0
COSII	12,3	10,3	8,4	20,6	20,6	20,6	2,5	4,5	6,4	15,0
CDMI	31,6	22,8	15,4	34,0	34,0	34,0	1,8	4,9	9,4	27,6
CDHI	37,9	26,2	16,7	35,3	35,3	35,3	0,9	4,0	9,3	29,9
CDFI	22,1	15,3	9,7	20,6	20,6	20,6	0,5	2,3	5,4	17,4
CESS	42,5	31,7	24,0	113,5	78,5	61,0	18,8	17,5	19,1	76,5
CEFF	35,4	23,6	14,3	38,1	32,5	29,8	1,5	3,3	7,5	30,7
CEHH	17,2	11,6	7,1	14,7	17,7	14,7	0,2	1,4	3,7	12,8
CEHH	22,5	16,2	11,1	30,2	26,8	25,1	2,5	4,2	7,1	23,1
CENS	29,8	22,3	16,3	54,6	44,1	38,9	6,7	8,5	11,6	39,0
VDSS	11,1	8,7	7,6	30,9	24,3	21,0	11,1	8,8	7,5	22,5
VDHH	44,4	29,0	17,2	60,3	44,3	36,3	3,7	4,7	9,1	45,5
VDFF	26,1	17,0	10,0	36,9	26,5	21,2	2,4	2,8	5,3	27,6
VDHH	60,1	32,8	16,3	247,2	110,8	42,5	32,7	16,4	10,8	154,1
Pop.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
CESSI	45,4	60,1	53,5	47,5	49,0	47,7	47,1	33,9	37,6	42,2
CESMI	29,5	39,1	34,8	30,9	31,8	31,0	30,6	22,0	24,5	27,4
CEHHI	12,5	17,9	14,8	12,3	13,2	12,2	11,8	7,6	8,7	10,2
CEFFI	24,9	35,7	29,6	24,6	26,3	24,5	23,6	15,3	17,4	20,5
CEHHI	20,2	28,0	23,9	20,5	21,5	20,4	19,9	13,6	15,2	17,5
CENSI	31,0	43,0	36,8	31,5	33,1	31,4	30,7	20,9	23,4	27,0
COSI	15,0	18,9	17,6	16,3	16,5	16,4	16,5	12,5	13,7	15,0
CDMI	27,6	38,2	32,7	28,0	29,4	27,9	27,3	18,5	20,8	24,0
CDHI	29,9	42,8	35,6	29,5	31,6	29,4	28,4	18,3	20,8	24,6
CDFI	17,4	25,0	20,8	17,2	18,4	17,1	16,5	10,7	12,2	14,3
CESS	47,7	88,7	62,5	47,8	85,7	60,9	48,6	73,0	53,0	44,6
CEFF	30,7	42,9	32,4	25,0	32,8	26,9	23,9	20,4	19,0	20,5
CEHH	12,8	18,7	15,2	12,4	13,4	12,4	11,8	7,5	8,5	10,2
CEHH	20,5	30,6	24,7	20,5	25,0	21,7	20,1	17,3	16,7	17,8
CENS	30,4	48,5	37,9	31,1	43,0	35,0	31,1	33,2	28,7	28,0
VDSS	22,5	23,5	18,5	16,0	24,7	19,4	16,8	23,6	18,5	15,9
VDHH	45,5	60,7	42,3	30,4	49,4	35,9	29,0	33,8	26,1	25,0
VDFF	27,6	36,6	25,1	17,8	30,0	21,4	17,0	20,9	15,6	14,6
VDHH	41,4	174,0	81,4	33,2	176,7	81,0	33,2	155,9	70,5	29,6

Tabela 22. Variâncias e covariâncias para os 20 tipos de populações (modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, tabela 12), taxa de autofecundação 0,5.

Popu.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CESSI	44,2	35,4	27,7	66,7	66,7	66,7	9,0	14,4	20,6	50,2
CESSI	33,1	26,6	20,7	50,0	50,0	50,0	6,7	10,8	15,4	37,7
CEHHI	16,6	11,7	7,7	16,7	16,7	16,7	0,6	2,1	4,5	13,7
CEFFI	33,1	23,4	15,4	33,3	33,3	33,3	1,1	4,3	9,0	27,5
CEHHI	29,0	22,1	16,1	37,5	37,5	37,5	3,8	7,0	11,1	29,2
CENSI	38,6	29,4	21,5	50,0	50,0	50,0	5,0	9,3	14,8	38,9
CDSII	9,2	7,9	6,7	16,7	16,7	16,7	2,8	4,1	5,4	12,2
CDHI	22,5	17,2	12,6	29,2	29,2	29,2	2,9	5,5	8,6	22,7
CDHI	33,1	23,4	15,4	33,3	33,3	33,3	1,1	4,3	9,0	27,5
CDFI	16,6	11,7	7,7	16,7	16,7	16,7	0,6	2,1	4,5	13,7
CESS	46,4	34,3	26,5	150,8	97,0	70,0	27,2	22,9	22,5	99,2
CEFF	40,3	26,8	16,2	44,4	37,3	33,8	1,9	3,8	8,5	35,6
CEHH	19,4	13,1	8,1	16,7	16,7	16,7	0,2	1,6	4,2	14,5
CEHH	29,6	21,9	15,9	59,6	45,5	38,4	8,0	9,0	11,5	41,8
CENS	36,2	27,1	20,5	92,1	65,1	51,7	14,6	14,2	16,1	62,4
VDSS	9,0	7,1	6,1	25,0	19,7	17,0	9,0	7,1	6,1	18,3
VDHH	42,1	27,5	16,2	58,3	42,3	34,3	3,7	4,5	8,6	43,8
VDFF	21,2	13,8	8,1	30,6	21,7	17,2	2,0	2,3	4,3	22,7
VDHH	64,9	32,2	14,0	343,6	142,4	41,7	48,1	22,1	10,6	209,1
Pop.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
CESSI	50,2	63,8	58,3	53,2	54,6	53,7	53,4	40,6	44,2	48,4
CESSI	37,7	47,9	43,7	39,9	41,0	40,3	40,0	30,5	33,2	36,3
CEHHI	13,7	19,4	16,4	13,8	14,6	13,8	13,4	8,8	10,0	11,7
CEFFI	27,5	38,8	32,8	27,6	29,2	27,5	26,8	17,6	20,0	23,4
CEHHI	29,2	38,5	34,1	30,3	31,4	30,5	30,1	21,8	24,1	26,9
CENSI	38,9	51,3	45,5	40,4	41,9	40,6	40,1	29,1	32,1	35,9
CDSI	12,2	14,8	14,0	13,1	13,3	13,3	13,3	10,6	11,4	12,2
CDHI	22,7	29,9	26,6	23,6	24,4	23,7	23,4	17,0	18,7	20,9
CDHI	27,5	38,8	32,8	27,6	29,2	27,5	26,8	17,6	20,0	23,4
CDFI	13,7	19,4	16,4	13,8	14,6	13,8	13,4	8,8	10,0	11,7
CESS	52,7	111,6	74,2	54,2	112,0	74,3	55,7	99,0	66,5	51,5
CEFF	35,6	49,4	37,1	28,4	38,1	30,8	27,1	24,0	21,8	23,3
CEHH	14,5	21,2	17,3	14,1	15,2	14,0	13,4	8,5	9,6	11,5
CEHH	30,2	51,0	38,4	30,6	46,3	35,8	30,7	36,8	29,8	27,7
CENS	39,1	73,0	52,4	40,6	69,8	50,6	41,2	58,8	43,7	37,7
VDSS	18,3	19,0	15,0	12,9	20,0	15,7	13,6	19,1	15,0	12,9
VDHH	43,8	58,2	40,2	28,7	47,6	34,2	27,5	32,8	25,0	23,6
VDFF	22,7	30,0	20,4	14,4	24,7	17,4	13,8	17,3	12,8	11,8
VDHH	34,4	230,3	98,5	31,4	241,5	101,9	32,1	219,3	91,8	29,1

Tabela 23. Variâncias e covariâncias para os 20 tipos de populações (modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, tabela 12), taxa de autofecundação 0,7.

Popu.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CESSI	42,5	36,2	30,5	76,9	76,9	76,9	15,4	20,1	25,0	56,9
CESSII	36,1	30,8	25,9	65,4	65,4	65,4	13,1	17,1	21,2	48,4
CEHHI	17,1	12,5	8,6	19,2	19,2	19,2	0,9	2,8	5,4	15,3
CEFFI	34,1	25,0	17,3	38,5	38,5	38,5	1,7	5,6	10,8	30,6
CEHHII	34,0	27,9	22,5	55,6	55,6	55,6	9,6	13,4	17,6	41,7
CENSI	40,0	32,8	26,5	65,4	65,4	65,4	11,3	15,7	20,7	49,0
CDSII	5,7	5,1	4,5	11,5	11,5	11,5	2,6	3,2	3,8	8,4
CDHI	13,1	10,7	8,7	21,4	21,4	21,4	3,7	5,1	6,8	16,0
CDHII	27,3	20,0	13,8	30,8	30,8	30,8	1,4	4,5	8,6	24,5
CDFI	10,2	7,5	5,2	11,5	11,5	11,5	0,5	1,7	3,2	9,2
CESS	48,3	36,7	29,6	174,6	112,1	80,8	35,0	28,8	26,9	114,3
CEFF	46,7	31,0	18,7	53,3	43,8	39,1	2,4	4,5	9,8	42,2
CEHH	22,4	15,2	9,3	19,2	19,2	19,2	0,3	1,9	4,9	16,8
CEHHII	37,6	28,6	22,3	104,8	73,3	57,6	18,4	17,2	18,4	70,5
CENS	42,2	32,2	25,7	133,7	90,0	68,1	25,2	22,2	22,2	88,7
VDSS	6,2	4,9	4,2	17,3	13,6	11,8	6,2	4,9	4,2	12,6
VDHH	39,1	25,5	15,0	55,8	39,8	31,8	3,6	4,2	7,9	41,5
VDFF	14,8	9,6	5,6	21,8	15,2	12,0	1,5	1,6	3,0	16,1
VDHHII	59,3	27,2	10,3	362,6	144,2	35,0	51,9	22,8	8,8	218,1
Pop.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
CESSI	56,9	68,2	64,2	60,4	62,2	61,6	61,6	50,4	53,3	56,7
CESSII	48,4	58,0	54,6	51,3	52,8	52,4	52,3	42,8	45,3	48,2
CEHHI	15,3	21,1	18,3	15,8	16,4	15,7	15,4	10,4	11,8	13,6
CEFFI	30,6	42,3	36,5	31,6	32,8	31,4	30,8	20,9	23,6	27,2
CEHHII	41,7	51,4	47,5	44,0	45,3	44,7	44,5	35,3	37,8	40,7
CENSI	49,0	60,4	55,9	51,7	53,3	52,6	52,3	41,5	44,4	47,8
CDSI	8,4	9,8	9,4	9,0	9,2	9,2	9,2	7,8	8,2	8,6
CDHI	16,0	19,7	18,3	16,9	17,4	17,2	17,1	13,6	14,5	15,6
CDHII	24,5	33,8	29,2	25,2	26,2	25,2	24,7	16,7	18,9	21,8
CDFI	9,2	12,7	11,0	9,5	9,8	9,4	9,3	6,3	7,1	8,2
CESS	59,0	125,7	83,8	61,9	129,1	85,7	64,2	117,0	78,4	60,0
CEFF	42,2	58,3	43,2	32,8	45,3	36,0	31,3	29,0	25,6	26,9
CEHH	16,8	24,4	19,9	16,2	17,6	16,2	15,5	9,8	11,1	13,3
CEHHII	43,4	80,8	57,7	44,9	79,0	56,8	45,8	68,2	50,0	42,2
CENS	50,0	99,5	69,1	52,7	99,8	69,3	54,2	88,4	62,2	50,3
VDSS	12,6	13,2	10,4	9,0	13,8	10,9	9,4	13,2	10,4	8,9
VDHH	41,5	55,0	37,6	26,6	45,2	32,1	25,4	31,5	23,5	21,8
VDFF	16,1	21,2	14,3	10,0	17,5	12,2	9,6	12,4	9,0	8,2
VDHHII	24,3	237,4	96,5	25,5	252,9	102,0	26,5	232,6	93,5	24,5

Tabela 24. Variâncias e covariâncias para os 20 tipos de populações (modelo de WRIGHT & COCKERHAM expandido, tabela 12), taxa de autofecundação 0,9.

Popu.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CESSI	39,0	36,4	34,0	90,9	90,9	90,9	26,9	29,2	31,4	66,5
CEBHI	37,0	34,5	32,3	86,4	86,4	86,4	25,5	27,8	29,9	63,2
CEHHI	16,9	13,2	9,8	22,7	22,7	22,7	1,4	3,9	6,7	17,2
CEFFI	33,7	26,3	19,6	45,4	45,4	45,4	2,8	7,8	13,3	34,4
CEHHI	36,5	33,6	31,0	82,1	82,1	82,1	23,2	25,7	28,2	60,1
CEBHI	38,5	35,4	32,6	86,4	86,4	86,4	24,4	27,1	29,6	63,3
COBI	1,9	1,8	1,7	4,6	4,6	4,6	1,4	1,5	1,6	3,3
COMI	4,0	3,6	3,3	8,9	8,9	8,9	2,5	2,8	3,0	6,5
COHI	20,2	15,8	11,7	27,3	27,3	27,3	1,7	4,7	8,0	20,6
COFI	3,4	2,6	2,0	4,6	4,6	4,6	0,3	0,8	1,3	3,4
CESS	43,8	37,3	33,7	152,4	113,0	93,4	38,6	34,3	32,5	102,8
CEFF	55,6	36,8	22,1	66,1	52,9	46,3	3,3	5,5	11,6	51,8
CEHH	26,5	17,9	11,0	22,7	22,7	22,7	0,3	2,2	5,8	19,8
CEHM	41,4	34,9	30,8	132,7	100,3	84,1	32,0	29,4	28,8	90,0
CEBS	42,5	36,0	32,2	141,7	106,3	88,6	35,1	31,7	30,6	95,8
VOBS	2,5	1,9	1,7	6,8	5,4	4,6	2,5	1,9	1,7	5,0
VDHH	35,0	22,7	13,3	52,3	36,3	28,3	3,6	3,9	7,0	38,5
VOFF	5,9	3,8	2,2	8,9	6,1	4,7	0,6	0,7	1,2	6,5
VDHM	30,5	13,2	4,4	204,0	79,1	16,7	29,5	12,6	4,2	121,9
Pop.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
CESSI	66,5	73,3	71,7	70,0	72,8	72,6	72,7	65,4	66,7	68,2
CEBHI	63,2	69,7	68,1	66,5	69,2	69,0	69,1	62,2	63,4	64,8
CEHHI	17,2	23,0	20,6	18,4	18,7	18,3	18,2	12,7	14,4	16,3
CEFFI	34,4	45,9	41,1	36,7	37,3	36,6	36,4	25,5	28,8	32,6
CEHHI	60,1	67,0	65,2	63,4	65,8	65,5	65,6	58,4	59,8	61,4
CEBHI	63,3	70,6	68,7	66,7	69,3	69,0	69,1	61,5	62,9	64,7
COBI	3,3	3,6	3,6	3,5	3,6	3,6	3,6	3,3	3,4	3,4
COMI	6,5	7,2	7,1	6,8	7,1	7,1	7,1	6,3	6,5	6,6
COHI	20,6	27,5	24,7	22,0	22,4	22,0	21,8	15,3	17,3	19,5
COFI	3,4	4,6	4,1	3,7	3,7	3,7	3,6	2,6	2,9	3,3
CESS	67,6	110,2	84,5	71,1	115,1	87,8	74,4	106,9	82,2	70,2
CEFF	51,8	70,9	51,8	38,9	55,7	43,3	37,1	36,2	31,0	31,9
CEHH	19,8	28,9	23,6	19,2	20,8	19,1	18,3	11,6	13,1	15,7
CEHM	61,5	98,1	76,1	64,4	100,7	78,1	67,0	92,0	72,2	63,0
CEBS	64,1	103,6	80,0	67,6	107,3	82,7	70,6	98,8	76,9	66,5
VOBS	5,0	5,2	4,1	3,5	5,5	4,3	3,7	5,2	4,1	3,5
VDHH	38,5	50,5	34,0	23,6	42,0	29,1	22,6	29,8	21,5	19,4
VOFF	6,5	8,5	5,7	3,9	7,1	4,9	3,8	5,1	3,6	3,2
VDHM	9,6	131,8	51,9	11,8	141,6	55,5	12,5	131,2	51,4	11,7

Experimentos em "branco", que seriam adequados para estudá-los, são extremamente raros.

Os valores para a soma das variâncias $V_e + V_w$ nas 20 populações usadas, para os dois valores da herdabilidade encontram-se na tabela 25. Com o auxílio dos valores desta tabela e o valor de t (igual a 5), pôde-se obter os valores desejados.

Tabela 25. Valores da soma $V_e + V_w$, para os vinte modelos propostos, em populações panmíticas não endógamas.

$h^2=0,20$	$h^2=0,05$
230,0	1104,5
156,4	747,4
96,7	459,7
175,0	925,0
191,0	941,0
199,0	949,0
-0,4 *	10,1
18,4	91,9
50,7	241,2
159,7	813,7
159,7	813,7
238,1	1190,6
201,5	978,5
168,2	801,2
165,7	851,2
161,8	791,8
160,1	763,1
85,7	466,7
109,9	543,4
137,4	654,9

* Foi considerado zero; neste caso o limite de h^2 é 0,18.

4.4. Ganho genético pela seleção dentro de famílias e pela seleção massal na mistura das famílias selecionadas

Será enfocado agora o processo de seleção que se dá na unidade de recombinação. Este processo funciona como complemento da seleção entre famílias e, além de fornecer um acréscimo no ganho genético, fornece também as famílias para o ciclo seguinte de seleção.

Esta seleção é geralmente estratificada por família, isto é, a seleção é praticada dentro de cada família isoladamente. Por esse motivo o ganho dentro só é influenciado pela variância genética e ambiental dentro de família. Assim, há um prejuízo para o ganho genético causado pelo não uso da variância genética remanescente entre famílias, porém há um acréscimo no ganho devido ao isolamento de parte da variância ambiental (entre parcelas experimentais).

O procedimento alternativo é o uso da seleção massal na mistura das famílias selecionadas. Por esse procedimento aproveita-se a variância genética remanescente entre famílias, mas a variância fenotípica correspondente fica acrescida da variância entre famílias remanescente e da variância ambiental entre parcelas experimentais (esta última pode ser eliminada caso se faça seleção extratificada).

Nas tabelas 26 a 35 vêm-se os resultados da simulação da seleção dentro de famílias, da seleção massal

na mistura das famílias selecionadas e a razão da segunda pela primeira, para vinte populações teóricas, cinco taxas de autofecundação e dois coeficientes de herdabilidade.

Os resultados indicam a superioridade do uso de famílias de meio irmãos para a segunda seleção (na unidade de recombinação) sobre as demais, sendo essa superioridade maior para taxas de autofecundação maiores. A família de meio irmãos restaura parte da variabilidade dentro de família que é perdida pela endogamia. O mesmo não acontece com as demais famílias. Em segundo lugar a seleção dentro de famílias maternas, depois dentro de irmãos perfeitos e por último dentro de famílias S_1 .

Em todos os casos, com exceção das famílias de meio irmãos na taxa de autofecundação 0,1, a seleção massal na mistura das famílias foi melhor que a seleção dentro, com a ordem de eficiência permanecendo a mesma em relação ao tipo de família.

Os resultados podem ser melhor analisados se colocados em tabelas de médias que exponham as relações dos fatores que mais influenciam nas diferenças entre os ganhos.

Tabela 26. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,1 e herdabilidade 0,2.

População		G_{DS}	G_{IS}	G_{IS}/G_{DS}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
Freq.	d						
0,1	1,0	1,01	1,52	1,50	2,63	2,61	0,99
	0,6	1,01	1,45	1,43	2,17	2,16	0,99
	0,2	1,00	1,37	1,37	1,72	1,71	0,99
0,5	1,0	1,70	2,26	1,33	2,47	2,48	1,00
	0,6	1,67	2,23	1,33	2,48	2,48	1,00
	0,2	1,66	2,22	1,34	2,49	2,48	0,99
0,9	1,0	0,56	0,67	1,20	0,32	0,34	1,07
	0,6	0,89	1,11	1,25	0,81	0,81	1,00
	0,2	0,98	1,28	1,31	1,27	1,26	0,99
MODELO A	1,0	1,32	1,81	1,37	2,29	2,29	1,00
MODELO B	1,0	1,32	1,82	1,38	2,29	2,92	1,00
BETA(2,4)	1,0	1,43	2,01	1,40	2,76	2,75	1,00
	0,6	1,45	1,98	1,37	2,51	2,50	1,00
	0,2	1,45	1,95	1,35	2,28	2,27	0,99
BETA(2,2)	1,0	1,42	1,93	1,36	2,35	2,35	1,00
	0,6	1,46	1,96	1,35	2,27	2,26	1,00
	0,2	1,48	1,98	1,34	2,23	2,22	0,99
BETA(4,2)	1,0	1,34	1,75	1,31	1,77	1,78	1,01
	0,6	1,40	1,84	1,31	1,90	1,89	1,00
	0,2	1,44	1,91	1,33	2,08	2,06	0,99

População		G_{DF}	G_{IF}	G_{IF}/G_{DF}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
0,1	1,0	1,75	1,98	1,13	2,47	2,45	1,01
	0,6	1,45	1,64	1,13	2,09	2,11	1,01
	0,2	1,15	1,30	1,13	1,69	1,71	1,01
0,5	1,0	1,67	1,90	1,14	2,16	2,23	1,03
	0,6	1,66	1,88	1,13	2,35	2,39	1,02
	0,2	1,66	1,88	1,13	2,47	2,49	1,01
0,9	1,0	0,24	0,28	1,18	0,23	0,25	1,09
	0,6	0,55	0,62	1,14	0,81	0,83	1,02
	0,2	0,84	0,96	1,13	1,28	1,29	1,01
MODELO A	1,0	1,54	1,75	1,14	2,05	2,11	1,03
MODELO B	1,0	1,54	1,75	1,14	2,25	2,29	1,01
BETA(2,4)	1,0	1,85	2,10	1,14	2,50	2,56	1,02
	0,6	1,68	1,90	1,13	2,39	2,42	1,01
	0,2	1,52	1,72	1,13	2,26	2,27	1,01
BETA(2,2)	1,0	1,58	1,80	1,14	2,09	2,15	1,03
	0,6	1,52	1,72	1,13	2,16	2,20	1,02
	0,2	1,49	1,68	1,13	2,21	2,23	1,01
BETA(4,2)	1,0	1,20	1,37	1,14	1,52	1,57	1,04
	0,6	1,27	1,44	1,13	1,80	1,84	1,02
	0,2	1,38	1,56	1,13	2,06	2,08	1,01

Tabela 27. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,1 e herdabilidade 0,05.

População		G_{DS}	G_{IS}	G_{IS}/G_{DS}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,47	0,72	1,51	1,30	1,29	0,99
	0,6	0,48	0,69	1,45	1,08	1,06	0,99
	0,2	0,48	0,66	1,38	0,85	0,84	0,99
0,5	1,0	0,81	1,09	1,35	1,23	1,22	0,99
	0,6	0,80	1,08	1,35	1,23	1,22	0,99
	0,2	0,80	1,08	1,35	1,24	1,22	0,99
0,9	1,0	0,43	0,52	1,20	0,17	0,18	1,01
	0,6	0,48	0,61	1,26	0,41	0,40	0,99
	0,2	0,48	0,64	1,32	0,63	0,62	0,99
MODELO A	1,0	0,63	0,87	1,39	1,14	1,13	0,99
MODELO B	1,0	0,63	0,87	1,39	1,14	1,13	0,99
BETA(2,4)	1,0	0,68	0,96	1,42	1,37	1,36	0,99
	0,6	0,69	0,95	1,39	1,25	1,23	0,99
	0,2	0,70	0,95	1,36	1,13	1,12	0,99
BETA(2,2)	1,0	0,67	0,93	1,38	1,17	1,16	0,99
	0,6	0,70	0,95	1,36	1,13	1,11	0,99
	0,2	0,71	0,97	1,35	1,11	1,09	0,99
BETA(4,2)	1,0	0,65	0,87	1,33	0,88	0,87	0,99
	0,6	0,69	0,91	1,33	0,94	0,93	0,99
	0,2	0,70	0,94	1,34	1,03	1,02	0,99

População		G_{DF}	G_{IF}	G_{IF}/G_{DF}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
0,1	1,0	0,84	0,96	1,13	1,24	1,24	1,00
	0,6	0,70	0,79	1,13	1,04	1,04	1,00
	0,2	0,55	0,63	1,13	0,84	0,84	1,00
0,5	1,0	0,80	0,91	1,14	1,18	1,10	1,01
	0,6	0,80	0,91	1,13	1,21	1,22	1,00
	0,2	0,80	0,91	1,13	1,23	1,23	1,00
0,9	1,0	0,12	0,13	1,15	1,18	0,19	1,05
	0,6	0,26	0,30	1,14	0,43	0,43	1,01
	0,2	0,41	0,46	1,13	0,64	0,64	1,00
MODELO A	1,0	0,74	0,84	1,14	1,09	1,10	1,01
MODELO B	1,0	0,74	0,84	1,14	1,12	1,12	1,00
BETA(2,4)	1,0	0,89	1,01	1,14	1,31	1,32	1,01
	0,6	0,81	0,92	1,13	1,21	1,22	1,00
	0,2	0,73	0,83	1,13	1,12	1,12	1,00
BETA(2,2)	1,0	0,76	0,86	1,14	1,12	1,13	1,01
	0,6	0,73	0,83	1,13	1,11	1,11	1,00
	0,2	0,72	0,81	1,13	1,10	1,10	1,00
BETA(4,2)	1,0	0,58	0,65	1,14	0,85	0,86	1,01
	0,6	0,61	0,70	1,13	0,94	0,94	1,00
	0,2	0,67	0,76	1,13	1,03	1,03	1,00

Tabela 28. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,3 e herdabilidade 0,2.

População		G_{DS}	G_{1S}	G_{1S}/G_{DS}	G_{DH}	G_{1H}	G_{1H}/G_{DH}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,99	1,60	1,62	2,82	2,83	1,01
	0,6	1,00	1,55	1,56	2,37	2,38	1,01
	0,2	1,02	1,52	1,49	1,92	1,93	1,00
0,5	1,0	1,77	2,51	1,42	2,80	2,84	1,01
	0,6	1,73	2,50	1,44	2,82	2,84	1,01
	0,2	1,72	2,50	1,45	2,83	2,84	1,00
0,9	1,0	0,87	1,07	1,24	0,51	0,55	1,08
	0,6	1,05	1,40	1,34	1,03	1,04	1,01
	0,2	1,04	1,48	1,42	1,48	1,48	1,00
MODELO A	1,0	1,37	2,02	1,47	2,55	2,58	1,01
MODELO B	1,0	1,37	2,05	1,49	2,55	2,58	1,01
BETA(2,4)	1,0	1,45	2,18	1,51	3,04	3,06	1,01
	0,6	1,47	2,19	1,49	2,80	2,82	1,01
	0,2	1,49	2,19	1,47	2,58	2,59	1,00
BETA(2,2)	1,0	1,47	2,14	1,46	2,63	2,66	1,01
	0,6	1,51	2,20	1,46	2,57	2,58	1,01
	0,2	1,53	2,23	1,46	2,54	2,55	1,00
BETA(4,2)	1,0	1,46	2,03	1,39	2,04	2,07	1,02
	0,6	1,49	2,12	1,42	2,19	2,21	1,01
	0,2	1,50	2,16	1,44	2,37	2,38	1,00

População		G_{DF}	G_{1F}	G_{1F}/G_{DF}	G_{DH}	G_{1H}	G_{1H}/G_{DH}
0,1	1,0	1,71	2,04	1,19	2,27	2,44	1,07
	0,6	1,44	1,71	1,19	2,03	2,17	1,07
	0,2	1,17	1,39	1,19	1,78	1,90	1,06
0,5	1,0	1,74	2,08	1,20	1,96	2,17	1,11
	0,6	1,72	2,06	1,19	2,36	2,56	1,09
	0,2	1,72	2,05	1,19	2,69	2,86	1,07
0,9	1,0	0,37	0,45	1,23	0,36	0,42	1,15
	0,6	0,63	0,75	1,19	1,00	1,09	1,09
	0,2	0,89	1,07	1,19	1,48	1,57	1,06
MODELO A	1,0	1,57	1,87	1,19	1,86	2,04	1,10
MODELO B	1,0	1,57	1,87	1,19	2,38	2,55	1,07
BETA(2,4)	1,0	1,86	2,22	1,19	2,26	2,47	1,09
	0,6	1,70	2,03	1,19	2,36	2,55	1,08
	0,2	1,56	1,86	1,19	2,42	2,58	1,06
BETA(2,2)	1,0	1,62	1,93	1,19	1,89	2,09	1,10
	0,6	1,57	1,87	1,19	2,17	2,35	1,08
	0,2	1,54	1,83	1,19	2,41	2,57	1,07
BETA(4,2)	1,0	1,27	1,52	1,20	1,40	1,56	1,12
	0,6	1,34	1,60	1,19	1,87	2,03	1,09
	0,2	1,44	1,71	1,19	2,28	2,43	1,07

Tabela 29. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,3 e herdabilidade 0,05.

População		G_{0S}	G_{1S}	G_{1S}/G_{0S}	G_{0H}	G_{1H}	G_{1H}/G_{0H}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,46	0,75	1,64	1,39	1,39	1,00
	0,6	0,47	0,74	1,57	1,17	1,17	1,00
	0,2	0,49	0,73	1,51	0,95	0,95	1,00
0,5	1,0	0,83	1,22	1,47	1,40	1,40	1,00
	0,6	0,83	1,22	1,47	1,40	1,40	1,00
	0,2	0,82	1,22	1,48	1,40	1,40	1,00
0,9	1,0	0,65	0,83	1,27	0,28	0,29	1,02
	0,6	0,56	0,76	1,37	0,51	0,51	1,00
	0,2	0,51	0,73	1,44	0,73	0,73	1,00
MODELO A	1,0	0,65	0,97	1,50	1,27	1,27	1,00
MODELO B	1,0	0,65	0,98	1,51	1,27	1,27	1,00
BETA(2,4)	1,0	0,68	1,04	1,54	1,51	1,51	1,00
	0,6	1,70	1,05	1,51	1,39	1,38	1,00
	0,2	0,71	1,06	1,49	1,27	1,27	1,00
BETA(2,2)	1,0	0,69	1,04	1,50	1,31	1,31	1,00
	0,6	0,72	1,07	1,48	1,27	1,27	1,00
	0,2	0,74	1,09	1,48	1,25	1,25	1,00
BETA(4,2)	1,0	0,70	1,01	1,44	1,02	1,02	1,00
	0,6	0,72	1,05	1,45	1,09	1,08	1,00
	0,2	0,72	1,06	1,47	1,17	1,17	1,00

População		G_{0F}	G_{1F}	G_{1F}/G_{0F}	G_{0H}	G_{1H}	G_{1H}/G_{0H}
0,1	1,0	0,82	0,98	1,20	1,15	1,22	1,06
	0,6	0,69	0,83	1,20	1,02	1,08	1,06
	0,2	0,56	0,67	1,20	0,88	0,93	1,06
0,5	1,0	0,83	0,99	1,20	1,22	1,31	1,08
	0,6	0,83	0,99	1,20	1,30	1,38	1,07
	0,2	0,83	0,99	1,20	1,33	1,42	1,06
0,9	1,0	0,17	0,21	1,21	0,33	0,37	1,13
	0,6	0,30	0,36	1,20	0,58	0,63	1,07
	0,2	0,43	0,51	1,20	0,74	0,78	1,06
MODELO A	1,0	0,75	0,90	1,20	1,09	1,17	1,07
MODELO B	1,0	0,75	0,90	1,20	1,17	1,25	1,06
BETA(2,4)	1,0	0,89	1,06	1,20	1,28	1,37	1,07
	0,6	0,82	0,98	1,20	1,25	1,33	1,06
	0,2	0,75	0,90	1,20	1,21	1,28	1,06
BETA(2,2)	1,0	0,77	0,92	1,20	1,13	1,21	1,07
	0,6	0,75	0,90	1,20	1,17	1,25	1,07
	0,2	0,74	0,88	1,20	1,20	1,28	1,06
BETA(4,2)	1,0	0,61	0,72	1,20	0,91	0,98	1,08
	0,6	0,64	0,77	1,20	1,04	1,11	1,07
	0,2	0,69	0,83	1,20	1,14	1,21	1,06

Tabela 30. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,5 e herdabilidade 0,2.

População		G_{0S}	G_{1S}	G_{1S}/G_{0S}	G_{0M}	G_{1M}	G_{1M}/G_{0M}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,86	1,57	1,84	2,85	2,91	1,02
	0,6	0,89	1,68	1,78	2,45	2,50	1,02
	0,2	0,94	1,61	1,71	2,06	2,10	1,02
0,5	1,0	1,68	2,69	1,61	3,07	3,16	1,03
	0,6	1,64	2,70	1,65	3,09	3,16	1,02
	0,2	1,62	2,71	1,67	3,10	3,16	1,02
0,9	1,0	1,23	1,62	1,32	0,77	0,84	1,10
	0,6	1,14	1,73	1,52	1,26	1,29	1,02
	0,2	1,01	1,65	1,63	1,66	1,69	1,02
MODELO A	1,0	1,30	2,16	1,66	2,72	2,79	1,03
MODELO B	1,0	1,30	2,21	1,70	2,72	2,79	1,03
BETA(2,4)	1,0	1,32	2,26	1,71	3,19	3,27	1,02
	0,6	1,36	2,30	1,70	2,99	3,05	1,02
	0,2	1,40	2,34	1,68	2,80	2,85	1,02
BETA(2,2)	1,0	1,40	2,29	1,64	2,82	2,90	1,03
	0,6	1,43	2,37	1,66	2,79	2,85	1,02
	0,2	1,45	2,41	1,67	2,78	2,83	1,02
BETA(4,2)	1,0	1,47	2,28	1,56	2,28	2,35	1,03
	0,6	1,45	2,35	1,62	2,44	2,50	1,02
	0,2	1,43	2,36	1,66	2,62	2,67	1,02

População		G_{0F}	G_{1F}	G_{1F}/G_{0F}	G_{0M}	G_{1M}	G_{1M}/G_{0M}
0,1	1,0	1,49	1,94	1,30	1,85	2,19	1,18
	0,6	1,28	1,67	1,30	1,77	2,08	1,17
	0,2	1,08	1,40	1,30	1,70	1,98	1,17
0,5	1,0	1,65	2,15	1,30	1,74	2,13	1,23
	0,6	1,63	1,12	1,30	2,21	2,65	1,20
	0,2	1,62	2,11	1,30	2,67	3,12	1,17
0,9	1,0	0,52	0,68	1,31	0,56	0,70	1,26
	0,6	0,67	0,87	1,30	1,17	1,41	1,20
	0,2	0,87	1,13	1,30	1,56	1,82	1,17
MODELO A	1,0	1,45	1,89	1,30	1,61	1,97	1,22
MODELO B	1,0	1,45	1,89	1,30	2,31	2,70	1,17
BETA(2,4)	1,0	1,69	2,20	1,30	1,90	2,30	1,21
	0,6	1,57	2,04	1,30	2,14	2,55	1,19
	0,2	1,46	1,90	1,30	2,37	2,77	1,17
BETA(2,2)	1,0	1,51	1,96	1,30	1,65	2,02	1,22
	0,6	1,47	1,91	1,30	2,03	2,42	1,20
	0,2	1,45	1,89	1,30	2,39	2,80	1,20
BETA(4,2)	1,0	1,23	1,60	1,30	1,31	1,61	1,23
	0,6	1,29	1,68	1,30	1,82	1,20	1,20
	0,2	1,37	1,78	1,30	2,30	2,68	1,16

Tabela 31. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,5 e herdabilidade 0,05.

População		G_{DS}	G_{IS}	G_{IS}/G_{DS}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,40	0,74	1,86	1,41	1,43	1,01
	0,6	0,42	0,75	1,80	1,21	1,23	1,01
	0,2	0,44	0,77	1,73	1,01	1,03	1,01
0,5	1,0	0,78	1,31	1,69	1,52	1,55	1,02
	0,6	0,77	1,31	1,70	1,53	1,55	1,01
	0,2	0,77	1,31	1,70	1,53	1,55	1,02
0,9	1,0	0,88	1,25	1,42	0,42	0,44	1,04
	0,6	0,60	0,94	1,59	0,62	0,63	1,02
	0,2	0,49	0,82	1,67	0,82	0,83	1,01
MODELO A	1,0	0,61	1,04	1,72	1,35	1,37	1,02
MODELO B	1,0	0,61	1,05	1,73	1,35	1,37	1,02
BETA(2,4)	1,0	0,61	1,08	1,76	1,58	1,60	1,02
	0,6	0,64	1,11	1,73	1,47	1,50	1,02
	0,2	0,66	1,13	1,71	1,38	1,40	1,01
BETA(2,2)	1,0	0,65	1,11	1,71	1,40	1,42	1,02
	0,6	0,67	1,15	1,70	1,38	1,40	1,02
	0,2	0,69	1,17	1,70	1,37	1,39	1,01
BETA(4,2)	1,0	0,69	1,14	1,65	1,13	1,15	1,02
	0,6	0,69	1,16	1,67	1,21	1,22	1,02
	0,2	0,68	1,15	1,70	1,29	1,31	1,01

População		G_{DF}	G_{IF}	G_{IF}/G_{DF}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
0,1	1,0	0,71	0,93	1,31	0,95	1,11	1,17
	0,6	0,61	0,80	1,31	0,88	1,03	1,17
	0,2	0,51	0,67	1,31	0,83	0,97	1,17
0,5	1,0	0,78	1,02	1,31	1,15	1,37	1,20
	0,6	0,77	1,01	1,31	1,26	1,49	1,18
	0,2	0,77	1,01	1,31	1,33	1,56	1,17
0,9	1,0	0,23	0,30	1,31	0,51	0,64	1,24
	0,6	0,32	0,41	1,31	0,72	0,85	1,18
	0,2	0,41	0,54	1,31	0,78	0,91	1,17
MODELO A	1,0	0,68	0,90	1,31	1,00	1,19	1,19
MODELO B	1,0	0,68	0,90	1,31	1,12	1,31	1,17
BETA(2,4)	1,0	0,80	1,05	1,31	1,13	1,33	1,18
	0,6	0,75	0,98	1,31	1,16	1,36	1,18
	0,2	0,70	0,91	1,31	1,17	1,37	1,17
BETA(2,2)	1,0	0,71	0,93	1,31	1,04	1,24	1,19
	0,6	0,70	0,91	1,31	1,13	1,33	1,18
	0,2	0,70	0,91	1,31	1,19	1,39	1,17
BETA(4,2)	1,0	0,58	0,76	1,31	0,91	1,09	1,20
	0,6	0,61	0,80	1,31	1,06	1,25	1,18
	0,2	0,65	0,85	1,31	1,15	1,34	1,17

Tabela 32. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,7 e herdabilidade 0,2.

População		G_{0S}	G_{1S}	G_{1S}/G_{0S}	G_{0H}	G_{1H}	G_{1H}/G_{0H}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,60	1,42	2,36	2,68	2,80	1,04
	0,6	0,65	1,49	2,29	2,39	2,49	1,04
	0,2	0,72	1,60	2,21	2,11	2,19	1,04
0,5	1,0	1,35	2,79	2,07	3,23	3,40	1,05
	0,6	1,31	2,79	2,13	3,25	3,40	1,05
	0,2	1,29	2,80	2,17	3,27	3,40	1,04
0,9	1,0	1,57	2,40	1,53	1,09	1,23	1,13
	0,6	1,08	2,09	1,95	1,52	1,59	1,05
	0,2	0,84	1,78	2,12	1,81	1,89	1,04
MODELO A	1,0	1,04	2,22	2,13	2,76	2,90	1,05
MODELO B	1,0	1,04	2,29	2,20	2,76	2,90	1,05
BETA(2,4)	1,0	1,01	2,21	2,20	3,17	3,32	1,05
	0,6	1,05	2,31	2,20	3,04	3,18	1,04
	0,2	1,10	2,40	2,18	2,92	3,04	1,04
BETA(2,2)	1,0	1,12	2,36	2,11	2,89	3,04	1,05
	0,6	1,14	2,45	2,15	2,90	3,04	1,05
	0,2	1,15	2,50	2,17	2,92	3,04	1,04
BETA(4,2)	1,0	1,26	2,51	1,99	2,45	2,59	1,06
	0,6	1,21	2,52	2,09	2,63	2,75	1,05
	0,2	1,15	2,48	2,15	2,78	2,90	1,04

População		G_{0F}	G_{1F}	G_{1F}/G_{0F}	G_{0H}	G_{1H}	G_{1H}/G_{0H}
0,1	1,0	1,06	1,65	1,56	1,23	1,77	1,44
	0,6	0,95	1,47	1,56	1,27	1,82	1,43
	0,2	0,83	1,29	1,56	1,36	1,92	1,41
0,5	1,0	1,33	2,06	1,55	1,41	2,11	1,49
	0,6	1,30	2,03	1,55	1,83	2,67	1,46
	0,2	1,29	2,01	1,56	2,25	3,18	1,42
0,9	1,0	0,64	0,95	1,48	0,76	1,15	1,51
	0,6	0,61	0,95	1,55	1,24	1,79	1,45
	0,2	0,72	1,11	1,56	1,41	1,99	1,41
MODELO A	1,0	1,12	1,74	1,55	1,27	1,89	1,48
MODELO B	1,0	1,12	1,74	1,55	1,90	2,69	1,42
BETA(2,4)	1,0	1,28	1,98	1,55	1,41	2,08	1,48
	0,6	1,21	1,88	1,56	1,68	2,43	1,45
	0,2	1,15	1,79	1,56	1,96	2,77	1,42
BETA(2,2)	1,0	1,18	1,83	1,55	1,31	1,95	1,49
	0,6	1,16	1,80	1,55	1,66	2,42	1,45
	0,2	1,15	1,80	1,56	2,02	2,85	1,42
BETA(4,2)	1,0	1,02	1,58	1,55	1,16	1,74	1,50
	0,6	1,06	1,64	1,55	1,59	2,32	1,46
	0,2	1,10	1,71	1,56	1,98	2,80	1,41

Tabela 33. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,7 e herdabilidade 0,05.

População		G_{DS}	G_{IS}	G_{IS}/G_{DS}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,28	0,67	2,39	1,31	1,37	1,04
	0,6	0,30	0,70	2,33	1,17	1,22	1,04
	0,2	0,34	0,77	2,26	1,03	1,07	1,04
0,5	1,0	0,61	1,35	2,20	1,60	1,66	1,04
	0,6	0,61	1,35	2,22	1,60	1,66	1,04
	0,2	0,61	1,35	2,23	1,60	1,66	1,04
0,9	1,0	1,02	1,82	1,78	0,60	0,64	1,06
	0,6	0,54	1,12	2,09	0,75	0,78	1,04
	0,2	0,40	0,88	2,19	0,89	0,92	1,04
MODELO A	1,0	0,48	1,07	2,23	1,36	1,42	1,04
MODELO B	1,0	0,48	1,07	2,25	1,36	1,42	1,04
BETA(2,4)	1,0	0,46	1,05	2,28	1,56	1,62	1,04
	0,6	0,49	1,10	2,26	1,49	1,55	1,04
	0,2	0,52	1,15	2,24	1,43	1,48	1,04
BETA(2,2)	1,0	0,51	1,14	2,22	1,43	1,48	1,04
	0,6	0,53	1,18	2,23	1,43	1,48	1,04
	0,2	0,54	1,21	2,23	1,43	1,49	1,04
BETA(4,2)	1,0	0,58	1,25	2,15	1,21	1,27	1,04
	0,6	0,57	1,24	2,19	1,29	1,34	1,04
	0,2	0,54	1,20	2,22	1,36	1,42	1,04

População		G_{DF}	G_{IF}	G_{IF}/G_{DF}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
0,1	1,0	0,50	0,79	1,57	0,62	0,89	1,44
	0,6	0,45	0,70	1,57	0,63	0,90	1,43
	0,2	0,39	0,62	1,57	0,65	0,93	1,43
0,5	1,0	0,61	0,96	1,57	0,95	1,38	1,46
	0,6	0,61	0,96	1,57	1,05	1,51	1,44
	0,2	0,61	0,96	1,57	1,11	1,58	1,43
0,9	1,0	0,25	0,39	1,56	0,71	1,06	1,50
	0,6	0,29	0,45	1,57	0,77	1,11	1,44
	0,2	0,34	0,53	1,57	0,70	0,99	1,43
MODELO A	1,0	0,52	0,82	1,57	0,80	1,16	1,45
MODELO B	1,0	0,52	0,82	1,57	0,90	1,29	1,43
BETA(2,4)	1,0	0,59	0,93	1,57	0,84	1,21	1,45
	0,6	0,57	0,89	1,57	0,90	1,30	1,44
	0,2	0,54	0,85	1,57	0,96	1,38	1,44
BETA(2,2)	1,0	0,54	0,86	1,57	0,84	1,22	1,45
	0,6	0,54	0,85	1,57	0,93	1,33	1,44
	0,2	0,54	0,86	1,57	0,99	1,42	1,43
BETA(4,2)	1,0	0,47	0,73	1,57	0,81	1,19	1,46
	0,6	0,49	0,77	1,57	0,93	1,33	1,44
	0,2	0,52	0,82	1,57	0,98	1,39	1,43

Tabela 34. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,9 e herdabilidade 0,2.

População		G_{0S}	G_{1S}	G_{1S}/G_{0S}	G_{0H}	G_{1H}	G_{1H}/G_{0H}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,22	1,11	4,97	2,24	2,42	1,08
	0,6	0,26	1,27	4,88	2,13	2,30	1,08
	0,2	0,31	1,48	4,77	2,02	2,18	1,08
0,5	1,0	0,61	2,78	4,53	3,23	3,53	1,09
	0,6	0,59	2,74	4,64	3,25	3,53	1,08
	0,2	0,58	2,72	4,69	3,26	3,53	1,08
0,9	1,0	1,49	3,67	2,47	1,48	1,73	1,17
	0,6	0,60	2,49	4,15	1,78	1,94	1,09
	0,2	0,40	1,83	4,59	1,90	2,05	1,08
MODELO A	1,0	0,47	2,18	4,62	2,62	2,62	1,09
MODELO B	1,0	0,47	2,22	4,72	2,62	2,86	1,09
BETA(2,4)	1,0	0,42	2,00	4,74	2,91	3,16	1,09
	0,6	0,45	2,14	4,74	2,90	3,14	1,08
	0,2	0,49	2,29	4,72	2,87	3,10	1,08
BETA(2,2)	1,0	0,51	2,33	4,60	2,78	3,03	1,09
	0,6	0,51	2,39	4,66	2,86	3,10	1,08
	0,2	0,52	2,43	4,69	2,92	3,15	1,08
BETA(4,2)	1,0	0,63	2,75	4,36	2,53	2,77	1,10
	0,6	0,57	2,61	4,55	2,71	2,94	1,09
	0,2	0,53	2,45	4,66	2,81	3,04	1,08

População		G_{0F}	G_{1F}	G_{1F}/G_{0F}	G_{0H}	G_{1H}	G_{1H}/G_{0H}
0,1	1,0	0,40	1,14	2,84	0,44	1,21	2,75
	0,6	0,38	1,08	2,85	0,51	1,37	2,72
	0,2	0,36	1,02	2,85	0,61	1,62	2,68
0,5	1,0	0,61	1,71	2,81	0,79	2,21	2,80
	0,6	0,59	1,67	2,84	0,96	2,62	2,73
	0,2	0,58	1,65	2,85	1,09	2,92	2,67
0,9	1,0	0,59	1,28	2,17	0,77	2,09	2,72
	0,6	0,33	0,92	2,83	0,88	2,29	2,61
	0,2	0,34	0,96	2,85	0,74	1,96	2,63
MODELO A	1,0	0,49	1,37	2,83	0,68	1,89	2,78
MODELO B	1,0	0,49	1,37	2,83	0,91	2,42	2,67
BETA(2,4)	1,0	0,53	1,50	2,83	0,67	1,85	2,78
	0,6	0,52	1,48	2,84	0,79	2,16	2,73
	0,2	0,51	1,45	2,85	2,93	2,48	2,68
BETA(2,2)	1,0	0,52	1,46	2,82	0,71	1,96	2,79
	0,6	0,52	1,47	2,84	0,84	2,33	2,73
	0,2	0,52	1,47	2,85	0,98	2,61	2,67
BETA(4,2)	1,0	0,49	1,36	2,81	0,74	2,06	2,80
	0,6	0,49	1,40	2,83	0,90	2,45	2,72
	0,2	0,50	1,42	2,85	0,99	2,62	2,66

Tabela 35. Ganho permanente pela seleção dentro de famílias, pela seleção massal após a seleção entre famílias e o quociente da segunda pela primeira, para taxa de autofecundação 0,9 e herdabilidade 0,05.

População		G_{DS}	G_{IS}	G_{IS}/G_{DS}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
Freq.	d						
0,1	1,0	0,10	0,52	5,04	1,09	1,18	1,08
	0,6	0,12	0,59	4,97	1,04	1,12	1,08
	0,2	0,14	0,70	4,90	0,98	1,06	1,08
0,5	1,0	0,27	1,31	4,82	1,59	1,72	1,08
	0,6	0,27	1,31	4,84	1,59	1,72	1,08
	0,2	0,27	1,30	4,86	1,59	1,72	1,08
0,9	1,0	0,71	2,65	3,74	0,81	0,89	1,10
	0,6	0,28	1,31	4,64	0,87	0,94	1,08
	0,2	0,19	0,89	4,81	0,93	1,00	1,08
MODELO A	1,0	0,21	1,03	4,85	1,28	1,39	1,08
MODELO B	1,0	0,21	1,03	4,87	1,28	1,39	1,08
BETA(2,4)	1,0	0,19	0,94	4,91	1,42	1,54	1,08
	0,6	0,21	1,01	4,89	1,41	1,53	1,08
	0,2	0,23	1,09	4,87	1,40	1,51	1,08
BETA(2,2)	1,0	0,23	1,10	4,84	1,36	1,47	1,08
	0,6	0,24	1,14	4,85	1,40	1,51	1,08
	0,2	0,24	1,16	4,86	1,42	1,53	1,08
BETA(4,2)	1,0	0,28	1,32	4,75	1,25	1,35	1,08
	0,6	0,26	1,26	4,80	1,32	1,43	1,08
	0,2	0,24	1,18	4,84	1,37	1,48	1,08

População		G_{DF}	G_{IF}	G_{IF}/G_{DF}	G_{DM}	G_{IM}	G_{IM}/G_{DM}
0,1	1,0	0,19	0,54	2,89	0,21	0,59	2,76
	0,6	0,18	0,51	2,89	0,24	0,66	2,75
	0,2	0,17	0,48	2,90	0,28	0,78	2,74
0,5	1,0	0,27	0,78	2,89	0,47	1,31	2,77
	0,6	0,27	0,78	2,89	0,50	1,38	2,75
	0,2	0,27	0,78	2,90	0,52	1,42	2,74
0,9	1,0	0,16	0,44	2,93	0,68	1,85	2,73
	0,6	0,15	0,43	2,89	0,49	1,33	2,71
	0,2	0,16	0,45	2,90	0,35	0,97	2,73
MODELO A	1,0	0,22	0,63	2,89	0,38	1,06	2,77
MODELO B	1,0	0,22	0,63	2,89	0,41	1,13	2,74
BETA(2,4)	1,0	0,24	0,70	2,89	0,36	1,00	2,77
	0,6	0,24	0,69	2,89	0,40	1,10	2,75
	0,2	0,24	0,68	2,90	0,44	1,20	2,74
BETA(2,2)	1,0	0,23	0,67	2,89	0,41	1,13	2,77
	0,6	0,24	0,69	2,89	0,44	1,21	2,75
	0,2	0,24	0,69	2,90	0,46	1,27	2,74
BETA(4,2)	1,0	0,21	0,62	2,89	0,46	1,28	2,77
	0,6	0,23	0,65	2,89	0,48	1,32	2,75
	0,2	0,23	0,67	2,90	0,47	1,28	2,74

Foi feita a decomposição da soma de quadrados dos dados apresentados nas tabelas 26 a 35, de acordo com os fatores estudados. Os resultados encontram-se na tabela 36. As interações de ordem superior a 2 foram agrupadas, pois representam apenas 3,759% da variação total. As tabelas de médias estudadas foram aquelas que incluem os fatores cujos coeficientes de determinação têm os maiores valores.

O fator que mais determinou a variação dos ganhos foi o coeficiente de herdabilidade, sendo responsável por 38,037% da variação total. Isto se deve certamente aos valores escolhidos, 0,2 e 0,05, que, apesar de bem diferentes, são valores absolutamente normais e possíveis de se encontrar em programas de melhoramento vegetal. Além disso o resultado desse tipo de seleção é diretamente proporcional à herdabilidade à nível de indivíduo.

A constatação da importância relativa de h^2 para a variação dos ganhos aponta para a questão do erro experimental cometido nos ensaios, pois h^2 depende de características inerentes à população usada e da variação ambiental nos ensaios.

O segundo fator em importância é o tipo de família usado, com 17,579% da variação. Isto demonstra

que as diferenças entre os ganhos entre famílias são pronunciadas nas condições estudadas.

As diferenças entre populações responderam por 12,068% da variação. Como as populações usadas são resultado de suposições não se pode inferir algo de prático sobre isso, mas dado o valor do coeficiente de determinação pode-se dizer que essas populações simulam uma vasta gama de situações diferentes.

Tabela 36. Decomposição da soma de quadrados total e coeficientes de determinação para os ganhos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção entre.

Fonte de Variação	G.L.	S.Q.	R ²
População (P)	19	106,10720	0,12068
Família (F)	3	154,56740	0,17579
Tipo Sel. (T)	1	58,78931	0,06686
Herdabil. (H)	1	334,45190	0,38037
Autofec. (S)	4	14,31445	0,01628
P x F	57	38,58618	0,04388
P x T	38	1,44116	0,00164
P x H	38	16,68555	0,01898
P x S	76	26,18067	0,02978
F x T	3	23,09644	0,02627
F x H	3	16,41943	0,01867
F x S	12	24,85083	0,02826
T x H	1	6,39355	0,00727
T x S	4	23,12110	0,02630
H x S	4	1,21899	0,00139
Outras Inter.	1335	33,05542	0,03758
Total	1599	879,27960	

O tipo de seleção responde por 6,686% da variação e as taxas de autofecundação apenas 1,628%. Os valores escolhidos para a taxa de autofecundação cobrem bem toda a faixa de variação desse fator, exceto os dois extremos. Para as condições estudadas esse fator foi de pouca importância. Não se sabe porém se essa situação poderia mudar caso os extremos fossem incluídos.

As interações entre população e tipo de seleção, tipo de seleção e herdabilidade e herdabilidade e taxa de autofecundação tiveram coeficiente de determinação extremamente pequenos (menores que 1%), e por isso não foram estudadas separadamente. As demais foram estudadas pela observação das tabelas correspondentes.

A tabela 37 mostra as médias das populações e tipos de famílias.

Na última coluna à direita vêm-se as médias dos ganhos para as populações. Pode-se dividi-las em grupos de acordo com a frequência gênica ou distribuição de frequências utilizada.

No primeiro grupo, onde se supôs uma frequência fixa 0.1 para os 100 genes, nota-se que a eficiência da seleção dentro diminui com a diminuição do valor da dominância. O contrário é observado nos dois grupos seguintes, com frequências 0,5 e 0,9, com mais intensidade no último. Isto sugere que a seleção é mais eficiente para genes com dominância do que para genes sem

Tabela 37. Médias dos ganhos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção "entre" das populações e das famílias.

Populações		S1	M-irmãos	Irm.Per.	Maternas	Média
Freq.	d					
0,1	1	0,800	1,997	1,121	1,380	1,324
	0,6	0,818	1,740	0,965	1,287	1,203
	0,2	0,855	1,486	0,811	1,209	1,090
0,5	1	1,485	2,255	1,242	1,522	1,626
	0,6	1,473	2,260	1,230	1,745	1,677
	0,2	1,467	2,263	1,223	1,924	1,719
0,9	1	1,295	0,677	0,420	0,691	0,771
	0,6	1,038	0,974	0,508	0,993	0,878
	0,2	0,914	1,229	0,656	1,130	0,982
MODELO A	1	1,172	1,967	1,089	1,370	1,400
MODELO B	1	1,184	1,967	1,089	1,661	1,475
BETA(2,4)	1	1,198	2,284	1,269	1,557	1,577
	0,6	1,232	2,156	1,183	1,634	1,551
	0,2	1,264	2,035	1,104	1,702	1,526
BETA(2,2)	1	1,252	2,047	1,132	1,415	1,461
	0,6	1,287	2,029	1,106	1,580	1,501
	0,2	1,310	2,025	1,095	1,724	1,538
BETA(4,2)	1	1,298	1,689	0,928	1,201	1,279
	0,6	1,305	1,801	0,973	1,460	1,385
	0,2	1,290	1,916	1,032	1,662	1,475
Médias		1,197	1,840	1,009	1,442	1,372

dominância em baixas frequências gênicas e ao contrário em frequência altas. Mas a maior eficiência da seleção se observou no grupo com frequência 0,5, o que indica maior eficiência ligada com maior variabilidade.

Observando ainda os três primeiro grupos, mas agora enfocando o interior da tabela, nota-se que a maior eficiência está na faixa de 0,5 de frequência, mas a maior ou menor eficiência com relação à dominância muda conforme o tipo de família usada.

Nos três últimos grupos que reúnem casos onde a frequência varia segundo uma distribuição Beta, nota-se que a maior eficiência foi para populações com médias de frequência baixa. Quanto à relação com o grau de dominância foi mais ou menos a mesma que a dos três primeiros grupos, mas com uma variação entre os valores bem menor.

O quarto grupo, que reúne os modelos A e B mostra o efeito da heterose H^2 nesta seleção. O modelo B, que não tem H^2 , apesar de ter os mesmos efeitos de dominância, teve maior ganho nas famílias onde H^2 apareceria nas variâncias e covariâncias. Isto é de se esperar já que H^2 não contribui para o progresso genético, mas contribui para a variação total.

As médias das famílias mostram maiores ganhos para Meio-irmãos, Maternos, S_1 e por último para irmãos perfeitos. Esta ordem já era esperada em vista da variabilidade que resta dentro das famílias.

Examinando o interior da tabela observa-se que a ordem geral das médias permanece a mesma, com raras excessões. Nota-se por exemplo que a seleção dentro e massal após seleção entre feita em S_1 teve a tendência de ser menos eficiente em frequências gênicas baixas, sendo a pior delas, e mais eficiente em frequências altas ultrapassando as famílias maternas em alguns casos.

Na tabela 38 que reúne as populações e os coeficientes de herdabilidade observa-se, como era esperado, uma média maior para herdabilidade maior. A mudança causada pela herdabilidade parece também não ser afetada pela variação no valor da dominância.

Tabela 38. Médias dos ganhos pela seleção dentro e seleção massal após seleção "entre" das populações com dois coeficientes de herdabilidade.

Populações		Herdabilidade		Média
Freq.	d	0,20	0,05	
0,1	1	1,781	0,868	1,324
	0,6	1,619	0,786	1,203
	0,2	1,469	0,712	1,090
0,5	1	2,154	1,098	1,626
	0,6	2,237	1,117	1,677
	0,2	2,312	1,127	1,719
0,9	1	0,932	0,609	0,771
	0,6	1,151	0,605	0,878
	0,2	1,319	0,646	0,982
MODELO A	1	1,860	0,939	1,400
MODELO B	1	1,991	0,959	1,475
BETA(2,4)	1	2,103	1,051	1,577
	0,6	2,078	1,025	1,551
	0,2	2,053	0,999	1,526
BETA(2,2)	1	1,940	0,982	1,461
	0,6	2,005	0,996	1,501
	0,2	2,068	1,008	1,538
BETA(4,2)	1	1,686	0,872	1,279
	0,6	1,843	0,926	1,385
	0,2	1,982	0,968	1,475
Médias		1,829	0,915	1,372

A tabela 39 apresenta as médias das populações com cinco taxas de autofecundação. Vê-se que a maior eficiência na seleção "dentro" se dá em média para taxas intermediárias de autofecundação. Populações com

Tabela 39. Médias dos ganhos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção "entre" das populações com cinco taxas de autofecundação.

Populações		taxas de autofecundação					Média
Freq.	d	0,1	0,3	0,5	0,7	0,9	
0,1	1	1,533	1,554	1,458	1,228	0,851	1,324
	0,6	1,309	1,363	1,322	1,162	0,857	1,203
	0,2	1,084	1,174	1,194	1,114	0,887	1,090
0,5	1	1,580	1,690	1,734	1,675	1,450	1,626
	0,6	1,602	1,746	1,807	1,745	1,485	1,677
	0,2	1,615	1,788	1,871	1,810	1,513	1,719
0,9	1	0,301	0,483	0,723	1,017	1,330	0,771
	0,6	0,610	0,761	0,914	1,042	1,064	0,878
	0,2	0,854	0,977	1,062	1,075	0,944	0,982
MODELO A	1	1,420	1,496	1,501	1,410	1,172	1,400
MODELO B	1	1,448	1,572	1,609	1,519	1,229	1,475
BETA(2,4)	1	1,678	1,741	1,706	1,545	1,214	1,577
	0,6	1,569	1,675	1,685	1,566	1,260	1,551
	0,2	1,464	1,607	1,664	1,589	1,306	1,526
BETA(2,2)	1	1,467	1,551	1,565	1,480	1,243	1,461
	0,6	1,451	1,575	1,620	1,553	1,305	1,501
	0,2	1,447	1,601	1,674	1,619	1,351	1,538
BETA(4,2)	1	1,157	1,269	1,348	1,364	1,256	1,279
	0,6	1,253	1,395	1,482	1,480	1,313	1,385
	0,2	1,358	1,516	1,602	1,569	1,330	1,475
Médias		1,310	1,427	1,477	1,428	1,218	1,372

frequências gênicas altas tiveram a seleção mais eficiente em taxas de autofecundação mais altas e populações com frequências baixas em taxas de autofecundação mais baixas.

Pode-se dizer que o máximo de eficiência depende tanto da taxa de autofecundação como, do tipo de população e de caráter, pois o comportamento muda também com o grau de dominância.

Na tabela 40 vêm-se as médias para famílias, tipo de seleção e coeficiente de herdabilidade. Fica claro que a seleção massal após seleção entre famílias foi superior à seleção "dentro", em todas as famílias usadas, mesmo para seleção dentro de famílias de meio-irmãos, embora neste caso com uma diferença pequena. A diferença média entre os dois tipos de seleção foi de 32,5%.

Tabela 40. Médias dos ganhos pela seleção das diversas famílias obtidos pela seleção dentro e pela seleção massal após a seleção "entre" e com os dois coeficientes de herdabilidade.

famílias	seleção		herdabilidade		média
	dentro	massal	0,2	0,05	
S1	0,829	1,565	1,605	0,789	1,197
meio-irmaos	1,811	1,869	2,467	1,213	1,840
irmaos perf.	0,837	1,180	1,369	0,648	1,009
materna	1,244	1,640	1,876	1,008	1,442
médias	1,180	1,564	1,829	0,915	1,372

Na seleção massal após seleção entre foi considerada uma perda de 78,14% na variação genética entre

famílias, devida à seleção "entre". Este número foi estimado supondo-se que a variação genética tenha distribuição normal, o que só pode ser considerado correto para caracteres controlados por muitos locos, com pequenos efeitos por loco e com ausência de dominância. É portanto, um valor apenas representativo que possibilitou este estudo. Sabe-se inclusive que a seleção pode, em certos casos, aumentar a variabilidade genética. NEI (1963) fez um estudo da influência da seleção sobre a variabilidade genética, mostrando que em alguns casos a variabilidade genética aumenta pela seleção. Seu estudo não se aplica diretamente a esse caso, pois ele supôs uma geração de recombinação antes da nova medida da variabilidade, o que não ocorre no presente caso. Nesta área novos estudos serão necessários, mas pode-se dizer que, para uma idéia inicial, a solução utilizada é suficiente.

Deve-se mencionar que a variância do erro entre parcelas V_{entre} não deve sofrer alteração, já que as parcelas onde se faz a segunda seleção podem ser consideradas uma amostra do universo de parcelas do ensaio. A variância "dentro" sofre alteração, já que várias famílias foram eliminadas da população. Não se pode prever o seu comportamento "a priori". Mas, se o número de famílias for grande, as frequências gênicas não forem extremas e os genes estiverem distribuídos ao acaso pelas famílias, é razoável dizer que a média das variâncias

"dentro" das famílias selecionadas não diferirá muito da população toda. Esse mesmo argumento é usado para estudar a seleção entre e dentro de famílias para plantas alógamas. Assim, considerou-se essa alteração desprezível.

Esses resultados, embora possam ser imprecisos, indicam claramente que o uso da seleção dentro, quando se tem sementes remanescentes pode ser substituído com vantagem pela seleção massal na mistura das famílias selecionadas. Essa vantagem é mais pronunciada para famílias S1, onde a variação entre famílias é maior.

A seleção dentro é estratificada, estando isenta de parte da variação ambiental. Na seleção massal o mesmo poderia ser usado, com aumento de eficiência.

No caso estudado, a relação entre a variância ambiental entre parcela, V_{entre} , e a dentro de parcela, V_{dentro} , foi 5. Se essa relação fosse alterada poderiam-se esperar alterações nos resultados.

Como se pode esperar a seleção dentro foi mais eficiente nas famílias de meio-irmãos, seguida pela materna, irmãos perfeitos e por último S₁. Já a seleção massal após seleção entre a ordem foi meio-irmãos, maternas, S₁ e irmãos perfeitos. É notável o aumento da eficiência nas S₁ pela seleção massal após seleção entre.

Quanto à taxa de herdabilidade a perda de eficiência em todas as famílias é mais ou menos a mesma,

proporcional a h (raiz quadrada do coeficiente de herdabilidade).

Na tabela 41 tem-se a relação entre as médias para famílias, tipo de seleção e taxa de autofecundação.

A diferença entre a seleção "dentro" e a seleção massal após seleção entre é maior para níveis mais altos de autofecundação. Isso se deve ao fato de que, quando cresce o nível de endogamia, a variância entre famílias tende a crescer, enquanto a dentro de famílias a diminuir.

A eficiência da seleção para as famílias atinge o máximo em níveis diferentes de autogamia. A seleção com base em meio-irmãos tem seu máximo com $S=0,9$, a seleção com base em S_1 e maternas com $S=0,5$ e a com base em

Tabela 41. Médias dos ganhos dos tipos de famílias e dos tipos de seleção com cinco taxas de autofecundação.

fam/tipo	taxa de autofecundação					médias
	0,1	0,3	0,5	0,7	0,9	
S1	1,137	1,248	1,296	1,251	1,052	1,197
meio-irmaos	1,534	1,741	1,905	2,006	2,013	1,840
irmaos perf.	1,088	1,152	1,134	0,997	0,672	1,009
materna	1,481	1,566	1,572	1,458	1,135	1,442
Sel.dentro	1,249	1,327	1,321	1,184	0,820	1,180
Sel.massal	1,371	1,526	1,633	1,672	1,616	1,564
médias	1,310	1,427	1,477	1,428	1,218	1,372

irmãos perfeitos em 0,3. As diferenças entre maternas e S_1 diminuem com o aumento da taxa de autofecundação, como era de se esperar, já que com o aumento de S as maternas tendem a se assemelharem a uma S_1 .

O aumento da eficiência de meio-irmãos com taxas mais altas de autogamia é compreensível, pois nestas populações endógamas a formação de famílias de meio-irmãos provoca um grande acréscimo na variabilidade genética "dentro".

Do ponto de vista prático, no melhoramento de plantas parcialmente autógamas é mais difícil o uso de famílias de meio-irmãos ou irmãos perfeitos, pelo trabalho que isso significa em termos de controle de polinização.

Fica-se então na prática com as famílias S_1 e maternas. A segunda é francamente mais eficiente que a primeira, na segunda fase do processo de seleção entre e dentro de famílias. Mas não devemos esquecer que o resultado da seleção entre famílias depende também do tipo de família usado na recombinação. Assim, a decisão final depende dos resultados da seleção entre.

A seleção massal após seleção entre apresenta ainda a vantagem de promover uma recombinação eficiente, mesmo sem uso do despendoamento e linha de polinizador, como é recomendado para seleção entre e dentro de famílias de meio-irmãos (PATERNIANI e MIRANDA FILHO, 1987).

4.5 Ganho genético pela seleção entre famílias

Com relação à seleção entre famílias estudou-se além da combinação de diversas famílias na unidade de seleção e de recombinação, outros fatores que influem neste processo, quais sejam a taxa de autofecundação, S , o coeficiente de herdabilidade, h^2 , o número de repetições e o número de plantas por parcela usados no ensaio, além das 20 populações simuladas. Dessa forma foram obtidos 6400 valores para o ganho "entre".

A tabela 42 mostra os valores das médias dos ganhos para populações, variando os fatores mencionados. Enquanto a tabela 43 mostra a análise da variância para os 6400 dados simulados, com os coeficientes de determinação das fontes de variação e de suas interações até segunda ordem.

Tabela 42. Médias do ganho permanente na seleção entre famílias, variando a herdabilidade, número de repetições e número de plantas por parcela e taxa de autofecundação.

Herdabilidade		0,2				0,05			
Repetições		2		4		2		4	
No de plantas		10	50	10	50	10	50	10	50

GESEI		6,48	6,80	7,05	7,26	4,43	4,90	5,44	5,86
GESMI		2,56	3,74	3,88	3,99	2,44	2,70	2,99	3,22
GEHHI		2,44	2,75	2,98	3,25	1,32	1,52	1,79	2,03
GEFFI		4,14	4,46	4,72	4,96	2,51	2,84	3,24	3,59
GEHMI		2,80	3,15	3,38	3,68	1,57	1,81	2,10	2,39
GEMBI		5,08	5,73	6,15	6,69	2,86	3,30	3,82	4,34
GESMBI		6,82	7,15	7,38	7,58	4,79	5,29	5,83	6,26
GESMMI		3,75	3,93	4,06	4,17	2,64	2,91	3,20	3,44
Taxa de autofecundação		0,3.							
GESEI		6,62	6,89	7,11	7,29	4,71	5,17	5,67	6,06
GESMI		4,30	4,48	4,63	4,74	3,06	3,36	3,69	3,94
GEHHI		2,66	2,98	3,22	3,49	1,46	1,68	1,96	2,22
GEFFI		4,44	4,76	5,02	5,24	2,75	3,10	3,52	3,88
GEHMI		3,80	4,22	4,43	4,75	2,31	2,65	3,02	3,38
GEMBI		5,84	6,50	6,81	7,31	3,56	4,09	4,64	5,20
GESMBI		7,08	3,36	7,53	7,70	5,27	5,75	6,23	6,62
GESMMI		4,60	4,78	4,90	5,01	3,42	3,73	4,05	4,30
Taxa de autofecundação		0,5.							
GESEI		6,95	7,19	7,40	7,55	5,11	5,56	6,05	6,42
GESMI		5,21	5,39	5,55	5,66	3,83	4,17	4,54	4,82
GEHHI		2,93	3,26	3,51	3,78	1,64	1,88	2,18	2,47
GEFFI		4,81	5,11	5,37	5,58	3,04	3,42	3,86	4,23
GEHMI		4,91	5,34	5,52	5,81	3,26	3,68	4,10	4,50
GEMBI		6,55	7,12	7,36	7,74	4,34	4,91	5,46	6,00
GESMBI		7,42	7,66	7,80	7,94	5,82	6,27	6,70	7,04
GESMMI		5,57	5,75	5,85	5,95	4,36	4,70	5,03	5,28
Taxa de autofecundação		0,7.							
GESEI		7,56	7,79	7,99	8,13	5,71	6,17	6,67	7,04
GESMI		6,42	6,62	6,79	6,91	4,86	5,24	5,67	5,98
GEHHI		3,26	3,61	3,86	4,13	1,85	2,12	2,46	2,76
GEFFI		5,23	5,52	5,77	5,96	3,41	3,80	4,27	4,64
GEHMI		6,23	6,62	6,79	7,03	4,46	4,95	5,40	5,82
GEMBI		7,33	7,79	7,98	8,27	5,25	5,82	6,36	6,85
GESMBI		8,01	8,21	8,32	8,44	6,54	6,96	7,37	7,67
GESMMI		6,81	6,98	7,08	7,17	5,56	5,92	6,26	6,52
Taxa de autofecundação		0,9.							
GESEI		8,81	9,05	9,27	9,41	6,75	7,26	7,82	8,22
GESMI		8,37	8,59	8,80	8,94	6,41	6,90	7,43	7,81
GEHHI		3,68	4,03	4,28	4,55	2,14	2,44	2,81	3,14
GEFFI		5,72	5,98	6,23	6,39	3,86	4,27	4,76	5,13
GEHMI		8,23	8,56	8,75	8,95	6,22	6,76	7,30	7,73
GEMBI		8,67	9,01	9,21	9,42	6,55	7,12	7,68	8,14
GESMBI		9,24	9,42	9,54	9,63	7,76	8,18	8,60	8,89
GESMMI		8,78	8,94	9,06	9,15	7,37	7,78	8,17	8,45

Tabela 43. Decomposição da soma de quadrados total e coeficiente de determinação para os ganhos pela seleção entre famílias.

Font. de var.	G.L.	S.Q.	R ²
família (F)	7	11855,76563	0,3217
coef.herd. (H)	1	3264,15562	0,0886
N Repet. (R)	1	634,04063	0,0172
N Plant. (N)	1	158,56250	0,0043
T.autof. (S)	4	8096,46563	0,2197
Populaç. (P)	19	8505,22656	0,2308
F x H	7	137,70375	0,0037
F x R	7	26,75625	0,0007
F x N	7	9,95313	0,0003
F x S	28	1750,06562	0,0475
F x P	133	697,27344	0,0189
H x R	1	47,56688	0,0013
H x N	1	5,85500	0,0002
H x S	4	1,57563	0,0000
H x P	19	334,76356	0,0091
R x N	1	2,01000	0,0001
R x S	4	0,19219	0,0000
R x P	19	63,32607	0,0017
N x S	4	0,01875	0,0000
N x P	19	11,91406	0,0003
S x P	76	908,11223	0,0246
Outras Int.	6036	338,94323	0,0092
Total	6399	36850,24635	

Dos fatores que afetam o ganho nesta seleção os que menos interferiram na variação foram o número de plantas por parcela, N, e o número de parcelas, R. Ambos estão ligados ao erro experimental e influenciam a variância da unidade de seleção. A influência do número de plantas por parcela foi mínima (0,43%). Os valores usados, 10 e 50, estão dentro da faixa normal usada no melhoramento, o que sugere que, nas condições estudadas, é

pouco produtora aumentar o número de plantas dentro das parcelas, visando o aumento do ganho na seleção entre famílias. Isto, no entanto, pode ser útil em casos com herdabilidade muito baixa. É claro também que não se pode descuidar do tamanho efetivo populacional, pois tamanhos efetivos pequenos levam a perda rápida da variabilidade e diminuição do limite final de seleção (PEREIRA E VENCOVSKY, 1988).

O número de repetições influencia bem mais que o número de plantas por parcela. A observação da expressão da variância da média da unidade de seleção é suficiente para se concluir isto (VENCOVSKY, 1987). Mesmo assim o seu coeficiente de determinação foi apenas 1,72%, indicando que nas condições estudadas é pouco vantajoso aumentar o número de repetições nos ensaios, a não ser, é bom repetir, em baixas herdabilidades.

Para exemplificar o comportamento de N , R e h^2 , extraiu-se da tabela 42 as diferenças percentuais dos ganhos médios na seleção "entre" para dois tipos de famílias, comparando diversas situações duas a duas. Os valores obtidos estão na tabela 44.

Observa-se que as diferenças percentuais nos ganhos são sempre maiores para G_{EH1} que para G_{ES1} , embora o ganho G_{ES1} seja sempre maior que o G_{EH1} . Isto é devido ao fato de que em G_{EH1} menor parte da variabilidade genética se encontra entre as progênes o que torna esse

tipo de seleção mais sensível à variação dos demais fatores.

Tabela 44. Diferença percentual do ganho médio em situações específicas comparadas duas a duas, para seleção entre famílias S_1 com recombinação de S_1 e seleção entre famílias de meio-irmãos, com recombinação de meio-irmãos, em dois níveis de autofecundação

Nota-se também que as diferenças percentuais são menores, em todos os casos, para taxa de autofecundação 0,7 que para 0,1. Isto indica que em níveis mais altos de endogamia a importância desses três fatores cai,

provavelmente porque há um aumento nos componentes da covariância entre famílias.

Nos casos onde R e N são altos e o método de seleção explora muita variabilidade (G_{best}) e S é alto há menor sensibilidade para mudanças de h^2 , já quando R e N são baixos, o método explora pouca variabilidade e S é baixo há mais sensibilidade à mudanças de h^2 .

A mudança no valor de R e/ou N dá resultados mais efetivos para S, h^2 , N ou R baixos e para métodos que explorem menor variabilidade.

Das combinações de famílias testadas a que deu maior resultado foi SMS, isto é, seleção pela média das famílias S_1 e M com recombinação de famílias S_1 . Este método não foi superado em nenhuma das condições estudadas. A segunda melhor foi SS, ou seja seleção pela média de famílias S_1 com recombinação das mesmas, que em alguns casos foi inferior à 4a colocada, SMM, que é a seleção pela média das famílias S_1 e M com recombinação de famílias M.

O coeficiente de determinação de família foi o maior de todos, 32,17%. As diferenças entre as combinações de famílias são as grandes responsáveis pela variação no ganho pela seleção entre.

As famílias que deram menores resultados foram as de meio-irmãos e irmãos perfeitos. Esses dois tipos de famílias são os que, provavelmente, serão mais difíceis de serem utilizados no melhoramento, dado à

difficuldade prática de sua obtenção nas populações parcialmente autógamas.

O uso de duas famílias como critério de seleção, apesar de significar um aumento no ganho, só deve ser empregado quando o melhorista tiver o objetivo de avaliar os parâmetros genéticos da população, pois isto significa o dobro do trabalho no ensaio. Além disso, para o simples objetivo do aumento do ganho na seleção esse método poderia ser substituído com vantagem pela avaliação de S_1 pela média de dois ensaios distintos, isto é, substituindo a segunda família, M, também por S_1 .

O uso de famílias M na unidade de recombinação foi sempre inferior ao uso de famílias S_1 (tabela 45), com relação ao ganho "entre". Para se ter uma idéia melhor do resultado geral deve-se analisar o ganho total, pois as famílias M proporcionam um ganho "dentro" maior.

Com relação à taxa de autofecundação (tabela 45) nota-se que todas as famílias apresentaram um aumento de eficiência com o aumento de S. Porém esse aumento é diferenciado já que nota-se uma mudança na ordem dos ganhos médios. As famílias de irmãos maternos assemelham-se às de S_1 com o aumento de S, aumentando a eficiência dos métodos que a empregam.

tabela 45. Médias dos ganhos genéticos obtido na seleção entre famílias em diversos valores de herdabilidade e taxas de autofecundação.

famílias sel./recomb.	taxas de autofecundação					herdabilidade		Média
	0,1	0,3	0,5	0,7	0,9	0,20	0,05	
S/S	6,03	6,19	6,53	7,13	8,32	7,32	6,05	6,84
S/M	3,31	4,02	4,90	6,06	7,91	5,83	4,65	5,24
H/H	2,26	2,46	2,71	3,01	3,38	3,43	2,10	2,76
F/F	3,80	4,09	4,43	4,82	5,29	5,27	3,71	4,49
M/M	2,61	3,57	4,64	5,91	7,81	5,65	4,17	4,91
M/S	4,75	5,50	6,19	6,96	8,23	7,33	5,32	6,32
SM/S	6,39	6,70	7,08	7,69	8,91	8,01	6,69	7,35
SM/M	3,51	4,35	5,31	6,54	8,46	6,11	5,16	5,64
Médias	4,08	4,61	5,22	6,02	7,29	6,16	4,73	5,44

Quanto à herdabilidade o comportamento das combinações de famílias na seleção entre foi bem homogêneo. A ordem de eficiência é a mesma tanto para $h^2 = 0,20$ ou $0,05$.

As populações simuladas tiveram a tendência de apresentar maiores ganhos com frequências intermediárias dos genes que controlam o caráter, Beta (2,2), a segunda melhor situação foi para genes com baixas frequências, Beta (2,4), e a pior para genes com altas frequências, Beta (4,2), o que já era esperado.

Em todos as vinte populações simuladas estudados a tendência das combinações de famílias foi aproximadamente a mesma da média geral, não havendo método que seja especialmente mais eficiente em uma ou outra população (tabela 46).

Tabela 46. Médias dos ganhos genéticos obtidos pela seleção entre famílias nas diversas populações simuladas.

Populações		S/S	S/M	H/H	F/F	M/M	M/S	SM/S	SM/M	Médias
0,1	1	6,52	4,83	2,95	4,97	4,60	6,14	7,35	5,46	5,35
	0,6	6,21	4,66	2,57	4,35	4,32	5,68	6,84	5,15	4,97
	0,2	5,82	4,43	2,20	3,74	4,03	5,20	6,25	4,78	4,56
0,5	1	7,37	5,63	3,42	5,29	5,50	7,12	7,98	6,08	6,05
	0,6	8,39	6,43	3,38	5,55	6,02	7,75	8,99	6,89	6,67
	0,2	9,13	7,01	3,37	5,69	6,38	8,16	9,70	7,47	7,11
0,9	1	2,97	2,46	1,27	1,15	2,38	2,86	2,99	2,47	2,32
	0,6	4,26	3,38	1,48	2,38	3,15	3,91	4,37	3,47	3,30
	0,2	5,20	4,03	1,83	3,11	3,66	4,64	5,45	4,43	4,02
MODELO A	1	6,57	5,00	2,95	4,71	4,88	6,34	7,18	5,46	5,39
MODELO B	1	7,79	5,97	2,95	4,71	5,50	7,08	8,39	6,44	6,11
BETA(2,4)	1	7,41	5,58	3,41	5,53	5,43	7,13	8,19	6,16	6,11
	0,6	7,87	5,98	3,21	5,34	5,59	7,25	8,53	6,49	6,28
	0,2	8,12	6,22	3,02	5,12	5,65	7,26	8,66	6,65	6,34
BETA(2,2)	1	6,80	5,18	3,08	4,88	5,05	6,57	7,41	5,64	5,58
	0,6	7,59	5,81	3,03	5,00	5,44	7,00	8,15	6,24	6,03
	0,2	8,18	6,28	3,01	5,10	5,71	7,31	8,69	6,69	6,37
BETA(4,2)	1	5,84	4,52	2,58	3,90	4,41	5,64	6,24	4,83	4,74
	0,6	6,96	5,38	2,70	4,41	5,03	6,41	7,38	5,70	5,50
	0,2	7,83	6,03	2,85	4,83	5,48	7,00	8,29	6,40	6,09
Médias		6,84	5,24	2,76	4,49	4,91	6,32	7,35	5,64	5,44

Observa-se, na tabela 47, que as populações que têm melhor ganho médio em geral são mais sensíveis à diminuição causada pela queda em h^2 . Quando relaciona-se h^2 com R acontece o contrário. Valor alto de R é menos sensível à variação de h^2 , e valores de h^2 altos são menos sensíveis à variação de R.

Tabela 47. Médias dos ganhos genéticos obtido pela seleção entre famílias nos dois valores de herdabilidade para as populações e número de repetições.

Populações		Taxas de herdabilidade	
		0,20	0,05
0,1	1	6,31	4,39
	0,6	5,81	4,13
	0,2	5,25	3,87
0,5	1	6,73	5,37
	0,6	7,52	5,83
	0,2	8,09	6,14
0,9	1	2,40	2,24
	0,6	3,56	3,04
	0,2	4,51	3,53
MODELO A	1	6,06	4,71
MODELO B	1	7,00	5,21
BETA(2,4)	1	6,96	5,26
	0,6	7,18	5,39
	0,2	7,24	5,44
BETA(2,2)	1	6,25	4,90
	0,6	6,82	5,25
	0,2	7,25	5,50
BETA(4,2)	1	5,21	4,28
	0,6	6,13	4,86
	0,2	6,90	5,28
Num. rep.			
2		5,93	4,33
4		6,39	5,13
Médias		6,16	4,73

Na tabela 48 verifica-se que, para qualquer população, o maior ganho previsto foi com a maior taxa de autofecundação, à excessão da primeira (p fixo = 0,1 e $d=1$). Isto indica que as plantas mais autógamas têm naturalmente um potencial de maior rapidez no resultado da seleção.

Tabela 48. Médias dos ganhos genéticos obtidos pela seleção entre família considerando número de repetições e taxas de autofecundação para diversas populações simuladas.

Populações		taxas de autofecundação					número de rep.	
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9	2	4
0,1	1	4,99	5,29	5,49	5,54	5,45	4,94	5,77
	0,6	4,23	4,64	5,02	5,35	5,63	4,61	5,34
	0,2	3,45	3,95	4,50	5,11	5,79	4,25	4,86
0,5	1	4,81	5,20	5,67	6,42	8,13	5,74	6,35
	0,6	4,97	5,63	6,38	7,37	9,01	6,30	7,05
	0,2	5,07	5,91	6,90	8,08	9,60	6,68	7,54
0,9	1	0,78	1,18	1,81	2,87	4,95	2,29	2,35
	0,6	1,76	2,27	2,95	3,95	5,58	3,18	3,42
	0,2	2,63	3,17	3,83	4,67	5,79	3,80	4,24
MODELO A	1	4,41	4,74	5,11	5,68	7,00	5,09	5,69
MODELO B	1	4,55	5,20	5,94	6,84	8,00	5,73	6,48
BETA(2,4)	1	5,29	5,63	5,95	6,36	7,30	5,73	6,48
	0,6	4,96	5,53	6,13	6,85	7,94	5,89	6,68
	0,2	4,62	5,35	6,19	7,17	8,38	5,94	6,74
BETA(2,2)	1	4,53	4,88	5,27	5,89	7,31	5,27	5,88
	0,6	4,53	5,12	5,79	6,65	8,07	5,68	6,38
	0,2	4,54	5,30	6,18	7,24	8,59	5,98	6,76
BETA(4,2)	1	3,46	3,81	4,31	5,14	7,01	4,53	4,96
	0,6	3,84	4,44	5,17	6,17	7,86	5,21	5,78
	0,2	4,24	4,99	5,87	6,96	8,38	5,73	6,45
Médias		4,08	4,61	5,22	6,02	7,29	5,13	5,76

Com relação a populações, a variação de R tem comportamento diverso ao de ~~ma~~, pois populações piores foram geralmente menos sensíveis à variação de R que as melhores.

Comparando-se os coeficientes de determinação para seleção "dentro" e massal (tabela 36) com os para seleção entre famílias (tabela 43), vê-se que para a seleção "dentro" e massal foi muito importante a taxa de herdabilidade, seguida do tipo de família, população e tipo de seleção, já a taxa de autofecundação foi absolutamente

sem importância para a variação. Na seleção "entre" o tipo de família e de população cresceu de importância, enquanto a herdabilidade perdeu importância. A importância da taxa de autofecundação teve um aumento enorme para a variação, sendo o segundo fator mais importante.

Uma idéia que sempre ocorre na mente do pesquisador é tentar simplificar métodos, sempre que isso não traga prejuízo à precisão. Nesse sentido testou-se a possibilidade de se estimar o ganho genético pelo uso das covariâncias das famílias sob seleção com a geração imediata de descendentes. Esses valores foram comparados com os ganhos obtidos com a expressão correta, que inclui a covariância com os descendentes na geração em equilíbrio. A tabela 49 mostra a proporção entre esses dois valores (G_{EXY1}/G_{EXYI}).

Tabela 49. Médias das proporções das previsões do ganho genético, feita pela covariância com a geração descendente imediata e pela covariância com os descendentes após o equilíbrio, seus limites máximo e mínimo, para diversos tipos de famílias e taxas de autofecundação.

Fam.		Taxas de autofecundação				
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9
S/S	mínimo	0,84	0,91	0,96	0,97	0,99
	média	1,15	1,31	1,41	1,42	1,23
	máximo	3,71	3,61	3,04	2,32	1,68
S/M	mínimo	0,99	0,99	0,99	0,99	1,00
	média	1,03	1,15	1,28	1,34	1,22
	máximo	1,35	1,98	2,17	2,06	1,64
H/H	mínimo	0,82	0,58	0,42	0,31	0,23
	média	1,00	1,01	1,01	1,02	1,03
	máximo	1,02	1,09	1,17	1,31	1,57
F/F	mínimo	0,99	0,97	0,89	0,79	0,70
	média	1,11	1,13	1,15	1,19	1,24
	máximo	2,80	2,13	1,70	1,40	1,64
M/M	mínimo	0,98	0,97	0,98	0,99	1,00
	média	1,01	1,08	1,20	1,29	1,21
	máximo	1,26	1,86	2,11	1,93	1,62
M/S	mínimo	0,78	0,84	0,92	0,97	0,99
	média	1,01	1,14	1,28	1,35	1,22
	máximo	3,12	3,25	2,89	2,24	1,64

Examinando esse quadro, pode-se concluir que apenas nos casos de seleção entre famílias de meio-irmãos com recombinação também de meio-irmãos é possível utilizar essa aproximação, mesmo assim arriscando-se a erros que crescem com o valor de S , atingindo valores da ordem de 80%.

Com S igual a 0,1 o erro médio cometido não foi muito grande, com exceção da seleção de famílias S_1

com recombinação de S_1 e de famílias de irmãos perfeitos com recombinação de irmãos perfeitos, que mesmo nesse baixo valor de S já apresentam erros médios da ordem de 10 a 15%.

De modo geral a discrepância entre as duas medidas cresceu com o aumento de S , d e da frequência gênica na população simulada.

4.6. Seleção entre e dentro de famílias

As médias para os ganhos genéticos permanentes pela seleção entre e dentro de famílias estão na tabela 50. Voltando a atenção para a tabela 51 observa-se que os valores de coeficiente de determinação das fontes principais de variação mudam um pouco em relação à mesma tabela para seleção entre, refletindo o efeito da seleção dentro. As feições do quadro porém permanessem mais próximas da seleção entre que da seleção dentro. As interações, por exemplo, que foram importantes para a seleção entre o são também para a seleção entre e dentro. Isso reflete o fato que o ganho dentro é bem menor que o ganho entre.

No ganho total (entre e dentro) os métodos que tinham famílias M na recombinação em lugar de S_1 tiveram uma melhora, mas a ordem geral dos melhores métodos não mudou em relação à seleção entre, sendo do melhor para o pior, SMS, SS, MS, SMM, SM, MM, FF e HH (tabela 52).

Tabela 50. Médias do ganho permanente na seleção entre e dentro de famílias (Total), variando a herdabilidade, o número de repetições, número de plantas por parcela e a taxa de autofecundação.

Herdabilidade	0,2				0,05			
Repetições	2		4		2		4	
No de plantas	10	50	10	50	10	50	10	50
Taxa de autofecundação 0,1.								
G _{TSS}	7,78	8,10	8,35	8,56	5,06	5,53	6,07	6,49
G _{TSM}	5,50	5,68	5,82	5,93	3,44	3,70	3,99	4,22
G _{TMH}	4,49	4,80	5,04	5,30	2,35	2,55	2,81	3,05
G _{TFF}	5,51	5,83	6,10	6,33	3,17	3,50	3,90	4,25
G _{TMS}	6,38	7,03	7,45	7,99	3,49	3,93	4,46	4,97
G _{TMM}	4,74	5,09	5,32	5,62	2,57	2,81	3,10	3,39
G _{TSMS}	8,12	8,45	8,67	8,88	5,43	5,92	6,46	6,89
G _{TSMM}	5,69	5,76	6,00	6,11	3,64	3,91	4,20	4,44
Taxa de autofecundação 0,3.								
G _{TSS}	7,98	8,25	8,48	8,65	5,38	5,83	6,34	6,72
G _{TSM}	6,26	6,44	6,59	6,70	4,12	4,41	4,74	5,00
G _{TMH}	4,98	5,30	5,55	5,82	2,62	2,84	3,12	3,38
G _{TFF}	5,87	6,18	6,45	6,67	3,43	3,78	4,20	4,56
G _{TMS}	7,21	7,87	8,18	8,67	4,23	4,76	5,31	5,87
G _{TMM}	5,76	6,19	6,39	6,71	3,37	3,72	4,08	4,44
G _{TSMS}	8,45	8,73	8,90	9,07	5,94	6,42	6,90	7,29
G _{TSMM}	6,56	6,75	6,86	6,97	4,48	4,80	5,11	5,36
Taxa de autofecundação 0,5.								
G _{TSS}	8,26	8,51	8,71	8,86	5,75	6,20	6,69	7,06
G _{TSM}	7,06	7,25	7,40	7,51	4,86	5,19	5,56	5,84
G _{TMH}	5,46	5,79	6,04	6,30	2,88	3,13	3,43	3,72
G _{TFF}	6,14	6,45	6,71	6,91	3,69	4,05	4,50	4,86
G _{TMS}	7,86	8,44	8,67	9,06	4,98	5,55	6,10	6,64
G _{TMM}	6,76	7,19	7,37	7,66	4,28	4,71	5,12	5,53
G _{TSMS}	8,74	8,98	9,12	9,25	6,46	6,91	7,34	7,68
G _{TSMM}	7,42	7,60	7,70	7,81	5,39	5,72	6,05	6,31
Taxa de autofecundação 0,7.								
G _{TSS}	8,64	8,87	9,07	9,21	6,23	6,69	7,19	7,56
G _{TSM}	7,96	8,16	8,33	8,44	5,71	6,10	6,52	6,83
G _{TMH}	5,89	6,24	6,49	6,76	3,15	3,42	3,75	4,06
G _{TFF}	6,29	6,58	6,84	7,02	3,90	4,29	4,76	5,13
G _{TMS}	8,42	8,87	9,07	9,35	5,77	6,34	6,88	7,37
G _{TMM}	7,77	8,16	8,32	8,56	5,31	5,80	6,26	6,68
G _{TSMS}	9,09	9,29	9,41	9,52	7,06	7,48	7,89	8,19
G _{TSMM}	8,34	8,51	8,61	8,70	6,41	6,77	7,11	7,37
Taxa de autofecundação 0,9.								
G _{TSS}	9,34	9,58	9,80	9,94	6,99	7,50	8,07	8,47
G _{TSM}	9,16	9,39	9,60	9,73	6,83	7,32	7,85	8,23
G _{TMH}	6,27	6,62	6,85	7,14	3,41	3,71	4,08	4,41
G _{TFF}	6,21	6,47	6,71	6,88	4,08	4,48	4,97	5,34
G _{TMS}	9,20	9,54	9,74	9,95	6,80	7,36	7,93	8,38
G _{TMM}	9,03	9,36	9,55	9,74	6,65	7,19	7,72	8,15
G _{TSMS}	9,78	9,95	10,07	10,16	8,00	8,43	8,84	9,13
G _{TSMM}	9,58	9,74	9,86	9,94	7,79	8,20	8,59	8,87

Tabela 51. Soma de quadrados e coeficiente de determinação para os ganhos pela seleção entre e dentro (total) de famílias.

Font. de var.	G.L.	S.Q.	R ²
família (F)	7	7958,375	0,2125
coef.herd. (H)	1	7421,586	0,1982
N Repet. (R)	1	634,026	0,0169
N Plant. (N)	1	158,562	0,0042
T.autof. (S)	4	5381,831	0,1437
Populaç. (P)	19	11632,336	0,3106
F x H	7	136,726	0,0037
F x R	7	26,630	0,0007
F x N	7	9,844	0,0003
F x S	28	1215,013	0,0324
F x P	133	500,445	0,0134
H x R	1	47,571	0,0013
H x N	1	5,833	0,0002
H x S	4	31,562	0,0008
H x P	19	593,107	0,0158
R x N	1	2,008	0,0001
R x S	4	0,213	0,0000
R x P	19	63,337	0,0017
N x S	4	0,013	0,0000
N x P	19	11,883	0,0003
S x P	76	1263,182	0,0337
Outras Int.	6036	355,133	0,0095
Total	6399	37449,215	

Tabela 52. Médias dos ganhos obtidos pela seleção entre e dentro de famílias em diversos valores de herdabilidade e taxas de autofecundação.

famílias sel./recomb.	taxas de autofecundação					herdabilidade		Média
	0,1	0,3	0,5	0,7	0,9	0,20	0,05	
S/S	6,99	7,20	7,50	7,93	8,71	8,75	6,59	7,67
S/M	4,79	5,53	6,33	7,26	8,52	7,45	5,52	6,48
H/H	3,80	4,20	4,59	4,97	5,31	5,86	3,29	4,57
F/F	4,82	5,14	5,41	5,60	5,64	6,41	4,24	5,33
M/M	4,08	5,08	6,08	7,11	8,42	7,27	5,04	6,15
M/S	5,71	6,51	7,16	7,76	8,61	8,45	5,86	7,15
SM/S	7,35	7,71	8,06	8,49	9,30	9,13	7,23	8,18
SM/M	4,98	5,86	6,75	7,73	9,07	7,73	6,03	6,88
Médias	5,32	5,91	6,49	7,11	7,95	7,63	5,48	6,55

O uso de famílias M na unidade de recombinação, apresentou em todos os casos menores resultados que o uso de S_1 , apesar de o ganho dentro ser maior para famílias M. O uso de famílias M porém pode ser justificado nos casos em que o melhorista está preocupado em não aumentar excessivamente a endogamia da população, já que isso levaria ao aumento da oscilação genética, com perda de variabilidade e diminuição do limite seletivo (PEREIRA E VENCovsky, 1988).

O tempo de retorno ao equilíbrio é menor quando se usa famílias do tipo M do que quando se usa famílias do tipo S_1 .

Note-se que o uso de famílias M na unidade de recombinação mantém exatamente o padrão reprodutivo da população, sendo a seleção a única força a aumentar a endogamia e oscilação genética. Esse cuidado não é necessário se o melhorista usar tamanho efetivo adequado, que garanta a manutenção da variabilidade, mesmo com o acréscimo na endogamia.

Porém, a nova endogamia após várias gerações com recombinação de S_1 será $3S/(4-S)$, que difere muito pouco de $S/(2-S)$, endogamia normal da população, quando S é próximo a 0 ou 1. Sua diferença máxima ocorre em $S=0,620$ e é 0,101 aproximadamente. Esse aumento da endogamia pode afinal não ser uma desvantagem, já que há um aumento da

eficiência da seleção entre famílias em valores mais altos de S , como foi visto.

A tabela 52 reflete a melhoria do rendimento dos métodos que têm M na unidade de recombinação com o aumento de S . Isso é reflexo tanto da seleção "entre" como "dentro". Esses métodos no entanto não ultrapassam o SS e o SMS . Vê-se também que métodos que exploram menor porção da variabilidade são mais sensíveis à diminuição de h^2 . Assim é que no método SS há perda na média de 24,6% se h^2 passar de 0,20 para 0,05. Já no método HH a perda é de 43,8%.

Nas tabelas 53, 54 e 55 verifica-se que os resultados têm tendências semelhantes aos observados para seleção "entre". O ganho genético médio foi maior para as populações que apresentavam frequência gênica de baixa a média, sendo pior para frequências altas. Valores altos de " d " em geral atrapalharam a seleção (tabela 53)

Muitos autores têm ressaltado a importância do processo de seleção recorrente em plantas parcialmente autógamas e mesmo em autógamas (FOURNIER, 1968; MEREDITH e BRIDGE, 1971; NILES e FEASTER, 1984; SILVELA E DIEZ-BARRA, 1985 e outros). Tem sido demonstrado que a seleção recorrente permite aumentos contínuos e a longo prazo nestas plantas, contribuindo para a quebra de ligações e mantendo a variabilidade.

Tabela 53. Médias dos ganhos pela seleção entre e dentro das famílias nas diversas populações simuladas.

Populações		S/S	S/M	H/H	F/F	M/M	M/S	SM/S	SM/M	Médias
0,1	1	7,1	6,1	4,9	5,9	5,9	6,7	7,9	6,7	6,39
	0,6	6,8	5,8	4,3	5,2	5,5	6,2	7,4	6,3	5,93
	0,2	6,4	5,5	3,7	4,4	5,1	5,8	6,8	5,8	5,44
0,5	1	8,4	6,9	5,6	6,3	6,8	8,2	9,0	7,4	7,33
	0,6	9,4	7,9	5,6	6,6	7,5	8,8	10,0	8,4	8,03
	0,2	10,1	8,7	5,6	6,7	8,1	9,2	10,7	9,1	8,53
0,9	1	3,9	3,0	1,9	1,5	2,9	3,8	3,9	3,0	2,99
	0,6	5,0	4,2	2,4	2,8	4,0	4,6	5,1	4,3	4,05
	0,2	5,8	5,0	3,0	3,7	4,6	5,2	6,1	5,2	4,84
MODELO A	1	7,4	6,2	4,9	5,6	6,1	7,2	8,0	6,6	6,49
MODELO B	1	8,6	7,4	4,9	5,6	7,0	7,9	9,2	7,9	7,31
BETA(2,4)	1	8,2	7,0	5,7	6,6	6,8	8,0	9,0	7,5	7,34
	0,6	8,7	7,4	5,3	6,3	7,0	8,1	9,4	7,9	7,53
	0,2	9,0	7,7	5,0	6,0	7,1	8,1	9,5	8,1	7,59
BETA(2,2)	1	7,7	6,4	5,1	5,8	6,3	7,4	8,3	6,9	6,73
	0,6	8,5	7,2	5,0	5,9	6,8	7,9	9,0	7,6	7,24
	0,2	9,1	7,8	5,0	6,0	7,2	8,2	9,6	8,2	7,63
BETA(4,2)	1	6,7	5,5	4,2	4,7	5,4	6,6	7,2	5,8	5,76
	0,6	7,9	6,6	4,5	5,2	6,3	7,3	8,3	7,0	6,62
	0,2	8,7	7,5	4,7	5,7	6,9	7,9	9,2	7,8	7,30
Médias		7,67	6,48	4,57	5,33	6,15	7,15	8,18	6,88	6,55

Tabela 54. Médias dos ganhos pela seleção entre e dentro de famílias para taxas de herdabilidade, populações e número de repetições.

Populações		Taxas de herdabilidade	
		0,20	0,05
0,1	1	7,70	5,07
	0,6	7,10	4,76
	0,2	6,44	4,44
0,5	1	8,41	6,25
	0,6	9,31	6,74
	0,2	9,99	7,06
0,9	1	3,19	2,78
	0,6	4,53	3,56
	0,2	5,61	4,07
MODELO A	1	7,51	5,47
MODELO B	1	8,62	5,99
BETA(2,4)	1	8,59	6,09
	0,6	8,84	6,21
	0,2	8,92	6,26
BETA(2,2)	1	7,77	5,69
	0,6	8,43	6,06
	0,2	8,95	6,32
BETA(4,2)	1	6,54	4,99
	0,6	7,62	5,62
	0,2	8,53	6,08
Num. rep.			
2		7,40	5,07
4		7,86	5,88
Médias		7,63	5,48

Tabela 55. Médias do ganho pela seleção entre e dentro de famílias para número de repetições e taxas de autofecundação para as diversas populações simuladas.

Populações		taxas de autofecundação					número de rep.	
		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9	2	4
0,1	1	6,37	6,63	6,65	6,40	5,88	5,97	6,80
	0,6	5,43	5,84	6,11	6,22	6,07	5,56	6,29
	0,2	4,47	5,02	5,52	5,95	6,26	5,14	5,75
0,5	1	6,29	6,71	7,11	7,65	8,89	7,03	7,63
	0,6	6,49	7,22	7,93	8,69	9,81	8,09	8,96
	0,2	6,61	7,57	8,54	9,49	10,42	8,09	8,96
0,9	1	1,09	1,68	2,53	3,80	5,82	2,95	3,02
	0,6	2,38	3,02	3,81	4,82	6,20	3,92	4,17
	0,2	3,46	4,10	4,78	5,53	6,32	4,62	5,06
MODELO A	1	5,72	6,05	6,34	6,72	7,61	6,19	6,79
MODELO B	1	5,90	6,63	7,33	8,01	8,67	6,97	7,72
BETA(2,4)	1	6,83	7,15	7,33	7,47	7,93	6,97	7,72
	0,6	6,42	7,03	7,55	8,02	8,61	7,13	7,92
	0,2	6,01	6,83	7,63	8,39	9,08	7,19	7,98
BETA(2,2)	1	5,89	6,24	6,56	6,98	7,96	6,43	7,03
	0,6	5,90	6,55	7,17	7,83	8,77	6,89	7,59
	0,2	5,92	6,78	7,65	8,50	9,32	7,25	8,02
BETA(4,2)	1	4,55	4,96	5,45	6,18	7,68	5,55	5,98
	0,6	5,04	5,73	6,46	7,31	8,58	6,34	6,91
	0,2	5,54	6,40	7,29	8,19	9,10	6,95	7,66
Médias		5,32	5,91	6,49	7,11	7,95	6,24	6,87

Observa-se, como pode ser visto nas tabelas 39, 45, 48 ou 55, uma maior eficiência da seleção entre e dentro de famílias em níveis mais altos de endogamia, este aumento se deve principalmente à seleção entre. Isto indica que, para plantas parcialmente autógamias, pode-se também esperar bons resultados na seleção recorrente, tal como nas alógamas. Deve-se apenas lembrar que nessas espécies a recombinação natural não é completa, portanto pode haver uma perda mais rápida da variabilidade nos ciclos de seleção.

A comparação entre a seleção recorrente e métodos que usam autofecundações contínuas é complicada, pois o número de gerações é diferente. WRIGHT e COCKERHAM (1986) deduziram as expressões para as covariâncias entre parentes nos casos de "single seed descent", mas não fizeram comparação com outros métodos pelo motivo acima citado.

Resta observar que qualquer que seja o valor de S , se um grupo de plantas ou famílias é selecionado, é mais provável conseguir novas plantas ou famílias superiores a partir da recombinação delas do que da autofecundação, porque os genes favoráveis estão espalhados nas diversas famílias e não concentrados em uma só.

4.7 Seleção pelo teste de progênie

Na seleção pelo teste de progênie a própria planta mãe é recombinada, não havendo a segunda fase da seleção, dentro ou massal após seleção entre. As expressões dos ganhos, neste tipo de seleção, podem ser obtidos pelas expressões dos ganhos na seleção "entre" da combinação de famílias correspondentes de acordo com a tabela 13. Assim, $G_{ESS}=G_{TPS}$, $G_{EFF}=G_{TPH}$, $G_{EMS}=G_{TPM}$, $G_{ESMS}=G_{TPSM}$.

As mesmas conclusões tomadas para a seleção entre podem ser estendidas para a seleção pelo teste de progênie. Não se pode esquecer que o tempo requerido para a seleção entre e dentro de progênie com sementes remanescentes, seleção nos dois sexos, é normalmente de 2 ciclos da cultura, o mesmo ocorrendo para o teste de progênie. Portanto não há vantagem no seu uso.

O método apresenta vantagem no caso, por exemplo, de seleção de plantas adultas de espécies de ciclo longo, com base em caracteres juvenis, pois nesse caso se fosse usada a seleção entre e dentro ter-se-ia que esperar a progênie no lote de recombinação tornar-se adulta para se reproduzir, o que poderia levar muito tempo.

Técnicas que possam permitir a recombinação dos pais no mesmo ano do ensaio podem mudar essa situação a favor deste método.

5. CONCLUSÕES

1. Dos esquemas estudados o "A" (uso das mães, S_1 e famílias maternas), "B" (uso de famílias S_1 , de irmãos perfeitos e maternas) e "C" (uso das mães e famílias S_1 e de irmãos perfeitos) podem estimar os componentes da variância genotípica. Já com o esquema "D" (uso de famílias S_1 , de meio-irmãos e maternas), isto não é possível. Porém, todos exibem altas correlações entre as colunas das matrizes, indicando má conformação e alta sensibilidade a erros experimentais.
2. O estudo dos componentes principais indica que, em todos os casos apenas dois componentes explicaram quase totalmente a variação.
3. Com relação à seleção praticada na unidade de recombinação, a progênie que oferece melhores resultados é a de meio-irmãos, seguida da materna, irmãos perfeitos e por fim S_1 .
4. A seleção massal após a seleção entre famílias superou a seleção dentro de famílias em praticamente todas as situações estudadas, apresentando uma

superioridade média de 32,5%. Além disso tem a vantagem de promover a recombinação mais eficiente e mais facilmente.

5. A vantagem relativa da seleção massal após a seleção entre famílias é maior para famílias S_1 , já que neste caso maior variabilidade está localizada "entre" famílias.
6. Na seleção entre progênie a combinação que apresentou os melhores resultados foi a seleção pela média de progênes S_1 e materna com recombinação de progênes S_1 , seguida pela seleção de progênes S_1 com recombinação de progênes S_1 .
7. O uso de duas progênies combinadas, $S_{1.1}$ e maternas, para a seleção "entre" só se justifica quando o melhorista objetiva estimar os componentes da variância, pois esse método dobra o esforço realizado nos ensaios.
8. A melhor progênie para a unidade de recombinação é a S_1 . Apesar de apresentar um ganho pequeno na segunda fase de seleção, melhora consideravelmente o ganho na primeira fase. A segunda melhor é a progênie materna. A vantagem da S_1 sobre a materna diminui com o aumento de "S".
9. O uso de famílias maternas na recombinação, mesmo produzindo menores resultados que S_1 , pode ser justificado quando o melhorista está preocupado em não

aumentar a endogamia do material durante a seleção, já que esse tipo de família representa a reprodução natural da população.

10. Mesmo em "S" altos a seleção recorrente pode ser usada, pois o aumento de "S" melhora o ganho pela seleção entre e dentro na maioria dos casos.
11. Não é aconselhável o uso da covariância com a geração imediata no lugar daquela com a geração em equilíbrio, para prever o ganho genético permanente, já que o erro cometido pode ser grande.
12. A seleção com teste de progênie parece não oferecer vantagem para a seleção de plantas parcialmente autógamas, a não ser, quando os pais podem ser recombinados na mesma época do ensaio, ou no mesmo ciclo, não podendo-se fazer o mesmo com as progênies, ou ainda quando se tratar de espécie de ciclo longo e a seleção for para caracteres juvenis.

6. LITERATURA CITADA

- ALEXANDER, D.E. The "Lysenko Method" of increasing oil content of the sunflower. **Crop Science**, 3:279-280, 1963.
- ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. Rio de Janeiro, USAID, 1971. 381 p.
- BROWN, H.B. and WARE, J.O. **Cotton**. McGraw-Hill Book Company, inc., 1958. 566p.
- COCKERHAM, C. C. Estimation of genetic variances. In: HANSON, and ROBINSON, C. (Ed.) **Statistical genetics and plant breeding**. Washington, NAS-NRC pub.982, 1963.
- COCKERHAM, C. C. Higher order probability functions of identity of alleles by descent. **Genetics**, 69:235-246, 1971.
- COCKERHAM, C. C. Additive by additive variance with inbreeding and linkage. **Genetics**, 108:487-500, 1984.
- COCKERHAM, C. C. and MATZINGER, D.F. Selection response based on selfed progenies. **Crop Science**, 25:483-488, 1985.

- COCKERHAM, C. G. and RAWLINGS, J. O. Apparent heterosis of a neutral gene with inbreeding. **Ciência e Cultura**, 19(1): 89-94, 1967
- COCKERHAM, C. G. and WEIR, B.S. Covariances of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. **Biometrics**, 40 : 157-164, 1984
- FICK, G.N. Breeding and Genetics. In: CARTER, J.F.(Ed.). **Sunflower, science and technology**. Madison, Am. Soc. of Agronomy, Crop Sci. Soc. of Am. and Soil Sci. Soc. of Am., inc., Publishers, 1978, 505p.
- FISHER, R.A. The correlations between relatives on the supposition of mendelian inheritance. **Trans. Roy. Soc. Edinburg**, 52:399-433, 1918.
- FERNANDEZ, G. G. J. and MILLER, J. C., Jr. Estimation of heritability by parent-offspring regression. **Theor. Appl. Genet**, 70:650- 654, 1985.
- FOURNIER, J.D.C. **Notas sobre o melhoramento do algodoeiro**. Recife, SUDENE, 1968, série Brasil, Agricultura no 11, 104p.
- FRANKEL, R. and GALUN, E. **Pollination mechanisms, Reproduction and Plant Breeding**. Berlin, Heidelberg, New York, Spreinger-Verlag, 1977. 281 p.
- GHAJ, G.L. Covariances among relatives in populations under mixed self-fertilization and random mating. **Biometrics**, 38:87-92, 1982 .
- GIMELFARB, A. Offspring-Parent genotypic regression: How linear is it? **Biometrics**, 42: 67-71, 1986.
- HARRIS, D.L. Gonotypic covariances between inbred relatives. **Genetics**, 50:1319-1348, 1964.

- HAYMAN, B. I. Mixed selfing and random mating when homozygotes are at a disadvantage. **Heredity**, 7:185-192, 1953.
- KEMPTHORNE, O. The correlations between relatives in random mating populations. **Pro.Roy.Soc.London**, B 143:103-113, 1954.
- KEMPTHORNE, O. The correlation between relatives in inbred populations. **Genetics**, 40:681-691, 1955a.
- KEMPTHORNE, O. The theoretical values of correlations between relatives in random mating populations. **Genetics**, 40:153-167, 1955b.
- KEMPTHORNE, O. **An introduction to genetic statistics**. New York, Wiley, 1973. 545p. EDIÇÃO?
- KEMPTHORNE, O. and FOLKS, L. **Probability, statistics, and data analysis**. Ames, The Iowa States University Press, 1971. 555p.
- LAWRENCE, W.J.G. **Melhoramento genético vegetal**. São Paulo, EPU: Edit. Univ., 1980. 75 p.
- MIRANDA FILHO, J.B. Avaliação teórica do potencial genético de um método de seleção de híbridos. Piracicaba, 1978, 93p. (tese de Livre-docência, ESALQ/USP)
- MEREDITH Jr., W. R. and BRRIDGE, R.R. Breakup of linkage blocks in cotton, **Gossypium hirsutum** L. **Crop Science**, 11:695-698, 1971.
- NARAIN, P. Effect of linkage on homozigosity of a population under mixed selfing and random mating. **Genetics**, 54: 303-314, 1966.

- NEI, M. Effect of selection on the components of genetic variance. In: HANSON, W.D. and ROBINSON, H.F. **Statistical genetics and plant breeding**. Washington, National Academy of Science, 1963, 623p.
- NILES, G.A. and FEASTER, C.V. Breeding. In: KOHEL, R.J. and LEWIS, C.F. (Ed.) **Cotton**. Madison, Am. Soc. of Agronomy, Crop Sci. Soc. of Am., Soil soc. of Am., Inc., Publishers, 1984. 605p.
- PATERNIANI, E. e MIRANDA FILHO, J.B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E. e VIEGAS, G.P. (Ed.) **Melhoramento e produção de milho no Brasil**, 2a edição, Campinas, Fundação Cargil, 1987, vol. 1, cap. 6.
- PEREIRA M.B. Progresso imediato e fixação de genes em um método de seleção. Piracicaba, 1980. 125p. (Tese de mestrado, ESALQ/USP)
- PEREIRA, M.B. e VENGOVSKY, R. Limites da seleção recorrente. I. Fatores que afetam o acréscimo das frequências alélicas. **Pesq. agropec.bras.**, Brasília, **23**(7):769-780, 1988.
- POELMAN, J. M. **Breeding field crops**. New York, Henry Holt and Company, Inc., 1961. 427 p.
- RAMALHO M.A.P. Eficiências relativas de alguns processos de seleção intrapopulacional no milho baseados em famílias não endógamas. Piracicaba, 1977. 122p. (Tese de Doutorado, ESALQ/USP).
- SILVELA, L. and DIEZ-BARRA, R. Recurrent selection in autogamous species under forced random mating. **Euphytica**, **34**, 817-832, 1985.
- SOUZA Jr., C.L. Variabilidade genética em milho (*Zea mays* L.) e relações com a seleção recorrente intra e interpopulacional. Piracicaba, 1983. 151p. (Tese de Doutorado, ESALQ/USP).

- VENGOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E. e VIEGAS, G.P. (Ed.) **Melhoramento e produção de milho no Brasil**, 2a edição, Campinas, Fundação Cargil, 1987, vol. 1, cap. 5.
- WELSH, J.R. **Fundamentals of plant genetics and breeding**. New York, John Wiley and Sons, 1981. 290 p.
- WEISBERG, S. **Applied linear regression**. New York, John Wiley and Sons, 1985. 324 p.
- WORKMAN, P. L. and JAIN, S. K. Zygotic selection under mixed random mating and self-fertilization: Theory and problems of estimation. **Genetics**, **54**, 159-171, 1966.
- WRIGHT A.J. and COCKERHAM, C. C. Selection with partial selfing. I. Mass Seletion. **Genetics**, **109**:585-597, 1985.
- WRIGHT A.J. and COCKERHAM, C.C. Selection with partial selfing. II. Family Seletion. **Crop Science** **26**:261-268, 1986.
- WRIGHT A.J. and COCKERHAM, C.C. Covariances of relatives and selection response in generations of selfing from an outcrossed base population. **Theor Appl Genet**, **72**:689-694, 1986.
- WRIGHT, S. Systems of mating. **Genetics**, **6**:111-178, 1921.
- WRIGHT, S. Coeficients of inbreeding and relationship. **Am. Nat.**, **56**:330-338, 1922.

APÊNDICE

1. Uso das distribuições Beta para simular frequências gênicas

A distribuição Beta tem função de densidade:

$$f(p) = \frac{G(x+y)}{[G(x) \cdot G(y)]} p^{x-1} (1-p)^{y-1}$$

Onde $G(x)$ é a função gama ($G(x) = x!$).

As funções de densidade das distribuições usadas foram:

Beta(2,4)	$f(p) = 20p(1-p)^3$
Beta(2,2)	$f(p) = 6p(1-p)$
Beta(4,2)	$f(p) = 20p^3(1-p)$

Para determinar os valores dos componentes em cada caso fez-se:

$$\int_0^1 n f(pd) f(p) dp ;$$

onde n é o número de genes, que em todos os casos foi 100, $f(p)$ a função de densidade e $f(pd)$ é a expressão do componente quadratico conveniente em cada caso.

Procedendo dessa maneira pôde-se determinar os seguintes expressões para os componentes:

$$\begin{aligned}
 & \text{Beta}(2,4) \\
 V_A &= 38,0952 + 19,0472 d + 6,3488 d^2 \\
 V_D &= 15,8728 d^2 \\
 D_1 &= -d (9,5236 + 6,3488d) \\
 D_2 &= 12,6976 d^2 \\
 H^2 &= 1587,28 d^2
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & \text{Beta}(2,2) \\
 V_A &= 39,99996 + 5,71428 d^2 \\
 V_D &= 17,14296 d^2 \\
 D_1 &= -5,71416 d^2 \\
 D_2 &= 11,42832 d^2 = -2 D_1 \\
 H^2 &= 1714,296 d^2
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & \text{Beta}(4,2) \\
 V_A &= 38,0952 - 19,0472 d + 6,3488 d^2 \\
 V_D &= 15,8728 d^2 \\
 D_1 &= d (9,5236 - 6,3488 d) \\
 D_2 &= 12,6976 d^2 \\
 H^2 &= 1587,28 d^2
 \end{aligned}$$

Onde d é o grau de dominância, considerado constante nos 100 locos.

2. O valor da variância remanescente após a seleção entre famílias (V_Z)

Supondo-se que a variância entre famílias refere-se a uma distribuição normal, os valores de V_Z se referem à variância condicional da distribuição de Z , isto é, a variância de um setor da distribuição limitado por um ponto de truncamento A .

Esta variância será:

$$V_Z = \left[\int_A^\infty Z^2 f(Z) dZ / \int_A^\infty f(Z) dZ \right] - \left[\int_A^\infty Z f(Z) dZ / \int_A^\infty f(Z) dZ \right]^2$$

Sendo: $\int_A^\infty f(Z) dZ = P$, ou a probabilidade dos pontos limitados por A , ou ainda a proporção de seleção.

$$\int_A^\infty Z f(Z) dZ = Z',$$

a ordenada média para os pontos acima de A.

$$Z'/P = i,$$

a intensidade de seleção, que é a média dos valores de Z acima de A.

Assim,

$$V_Z = \left[\int_A^{\infty} Z^2 f(Z) dZ / P \right] - i^2,$$

sendo $f(Z) = e^{BZ} / (2PI)^{1/2}$, e $B = -Z^2/2$ e $Z = (X_i - M)/S$

As expressões acima não têm integrais definidas conhecidas, portanto usou-se a processo de integração numérica, e obteve-se o valor 0,2186 para a proporção de seleção usada (20%).

3. Cálculo do parentesco genético

3.1. Parentesco considerando dois alelos

f_{xy} ou Coeficiente de coancestria.

É a Probabilidade de dois gametas tomados ao acaso em determinados indivíduos transportarem alelos idênticos por descendência para determinado loco

Suponha-se os indivíduos X com alelos x_1 e x_2 , e Y y_1 e y_2 .

$$f_{xy} = [P(x_1=y_1) + P(x_1=y_2) + P(x_2=y_1) + P(x_2=y_2)]/4$$

Exemplo: Meio-irmãos

1o caso: A não é endógamo (Prob.= $1-F$)

A = a_1 e a_2 então $X = Y = a_1$ -- (Prob.= $1/2$)
 a_2 -- (Prob.= $1/2$)

A chance de tomar a_1 no gameta proveniente de X é $1/4$, sendo o mesmo para Y. A chance de tomar a_1 nos dois é $(1/4)^2 = 1/16$. Considerando os dois alelos, a_1 e a_2 , temos $1/8$.

2o caso: A é endógamo (Prob. F)

A = $a_1 a_1$ então $X=Y = a_1$ -- (prob. = 1)

A chance de tomar a_1 no gameta de X ou de Y é $1/2$. A chance de ambos serem a_1 é $1/4$.

No total tem-se:

$$f_{IX} = (1-F)/8 + F/4 = (1+F)/8$$

(F é o coeficiente de endogamia médio da população)

F_X ou Coeficiente de endogamia.

É a probabilidade dos dois alelos de um loco em um indivíduo serem idênticos por descendência. É igual ao coeficiente de coancestria dos pais de X. Assim,

$F_X = f_{AB}$, podendo ser calculado como acima.

3.2. parentesco considerando três alelos

$G_{X,Y}$ ou a probabilidade de que os dois alelos de um dado loco no indivíduo X e mais um alelo qualquer do indivíduo Y sejam idênticos por descendência.

$$G_{X,Y} = [P(x_1=x_2=y_1) + P(x_1=x_2=y_2)]/2$$

$$G_{x'y'} = [P(x_1=y_1=y_2) + P(x_2=y_1=y_2)]/2$$

No exemplo anterior:

$$\begin{aligned} 1^\circ \text{ caso } P(x_1=x_2) &= 0 \\ P(y_1=y_2) &= 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 2^\circ \text{ caso } P(x_1=x_2) &= 0 \\ P(y_1=y_2) &= 0 \end{aligned}$$

Portanto $G_{x'y'}$ e $G_{x'y'}$ são nulos.

O apóstrofo indica que dois alelos do indivíduo são considerados na probabilidade. Note que, para esses valores serem diferentes de zero, é necessário que pelo menos um dos indivíduos seja endógamo.

Outro exemplo: S C

1º caso A não é endógamo ($P = 1 - F$)

$$\begin{aligned} A = a_1 a_2 \quad \text{então} \quad X &= \begin{array}{ll} a_1 a_1 & 1/4 \\ a_1 a_2 & 1/2 \\ a_2 a_2 & 1/4 \end{array} \quad Y = \begin{array}{ll} a_1 -- & 1/2 \\ a_2 -- & 1/2 \end{array} \end{aligned}$$

$$P(x_1=x_2=y_1) = 1/8 + 1/8 = 1/4$$

$$P(x_1=x_2=y_2) = 0$$

2º caso. A é endógamo ($P = F$)

$$A = a_1 a_1 \quad \text{então} \quad X = a_1 a_1 \quad Y = a_1 --$$

$$P(x_1=x_2=y_1) = 1$$

$$P(x_1=x_2=y_2) = 0$$

$$G_{x'y'} = (1 + 3F)/8$$

Note que $G_{x'y'}$ não é igual a $G_{y'x'}$, que neste caso é zero.

3.3. parentesco para quatro alelos

$T_{X,Y}$ ou probabilidade dos dois alelos em um loco de X e os dois alelos no mesmo loco em Y serem idênticos por descendência entre si ao mesmo tempo.

$$T_{X,Y} = P(x_1=x_2 \text{ e } y_1=y_2).$$

Note que essa probabilidade só será diferente de zero se X e Y forem endógamos.

Exemplo SS

1o caso. A não é endógamo ($P = 1-F$)

$$A = a_1 a_2 \text{ então } \begin{array}{ll} X = a_1 a_1 & 1/4 \\ & a_1 a_2 & 1/2 \\ & a_2 a_1 & 1/4 \\ Y = a_2 a_1 & 1/4 \\ & a_1 a_2 & 1/2 \\ & a_2 a_2 & 1/4 \end{array}$$

$$P(x_1=x_2 \text{ e } y_1=y_2) = (1/2) \cdot (1/2) = 1/4$$

2o caso. A é endógamo ($P = F$)

$$A = a_1 a_1 \text{ então } X = a_1 a_1 \text{ e } Y = a_1 a_1$$

$$P(x_1=x_2 \text{ e } y_1=y_1) = 1$$

$$T_{X,Y} = (1/4)(1-F) + F = (1 + 3F)/4$$

$t_{X,Y}$ ou a probabilidade dos quatro alelos serem idênticos por descendência.

$$t_{X,Y} = P(x_1=x_2=y_1=y_2)$$

No exemplo anterior:

$$1o \text{ caso. } P(x_1=x_2=y_1=y_2) = (1/16) + (1/16) = 1/8$$

$$2o \text{ caso. } P(x_1=x_2=y_1=y_2) = 1$$

$$t_{X,Y} = (1/8)(1-F) + F = (1 + 7F)/8$$

T_{X+Y} ou metade do coeficiente de parentesco de dominância.

$$T_{X+Y} = [P(x_1=y_1 \text{ e } x_2=y_2) + P(x_1=y_2 \text{ e } x_2=y_1)]/2$$

No exemplo anterior:

1o caso. $X = Y = [a_1a_1 (1/4), a_1a_2 (1/4), a_2a_1(1/4) \text{ e } a_2a_2(1/4)]$.

$$P(x_1=y_1 \text{ e } x_2=y_2) = 4 (1/16) = 1/4$$

$$P(x_1=y_2 \text{ e } x_2=y_1) = 4 (1/16) = 1/4$$

2o caso $X = Y = a_1a_1$

$$P(x_1=y_1 \text{ e } x_2=y_2) = 1$$

$$P(x_1=y_2 \text{ e } x_2=y_1) = 1$$

$$T_{X+Y} = (1/2) [(1-F)(1/2) + 2 F] = (1 + 3F)/4$$

3.4 Parentesco conjunto

T_{CXY} - Probabilidade de os dois alelos no loco i de X serem idênticos por descendência e os dois alelos no loco j de Y também o serem.

$$T_{CXY} = P(x_1^i = x_2^i \text{ e } y_1^j = y_2^j)$$

Esse valor só será diferente de zero se X e Y forem endógamos.

Exemplo: SS

A é $a_1a_2b_1b_2$ consideremos o loco "a" em X e "b" em Y

$$\begin{aligned} X &= [a_1a_1 (1/4), a_1a_2 (1/2) \text{ e } a_2a_2 (1/4)] \\ Y &= [b_1b_1 (1/4), b_1b_2 (1/2) \text{ e } b_2b_2 (1/4)]. \end{aligned}$$

Supondo não haver ligação fatorial, as seguintes probabilidades devem ser consideradas:

X	Y			
	b_1b_1	b_1b_2	b_2b_2	
a_1a_1	1	F	1	(X 1/16)
a_1a_2	F	F_C	F	
a_2a_2	1	F	1	

$$T_{CXY} = (1/4) + (1/2) F + (1/4) F_C = (1+2F+F_C)/4$$

Onde F_C é a probabilidade de um indivíduo ter alelos idênticos por descendência nos locos i e j. Será F^2 se não houver ligação fatorial nem variação no valor de F.

$$F_{Cij} = P(x_1^i = x_2^i \text{ e } x_1^j = x_2^j)$$

Será considerado $F_{Cij} = F_C$ (médio), que é valido para casos sem ligação (COCKERHAM E WEIR, 1984).

f_m ou coeficiente de coancestria conjunta.

É a probabilidade de dois gametas tomados ao acaso nos indivíduos considerados terem alelos idênticos por descendência em dois locos distintos.

Exemplo: O indivíduo com ele próprio (considerando equilíbrio de ligação)

X com o genótipo $a^p b^p / a^m b^m$, onde p e m indicam alelos vindos do pai ou da mãe.

gametas: $a^p b^p$, $a^p b^m$, $a^m b^p$ e $a^m b^m$ todos com probabilidade 1/4.

prob.	$a^p b^p, a^p b^m, a^m b^p, a^m b^m$				
$a^p b^p$	1	F	F	F_c	$(\times 1/16)$
$a^p b^m$	F	1	F_c	F	
$a^m b^p$	F	F_c	1	F	
$a^m b^m$	F_c	F	F	1	

$$f_m = (1/4) (1 + 2F + F_c)$$

Outros coeficientes de coancestria conjunta.

Mãe e filho (autofecundação)	$(1/4) (1 + 2F + F_c)$
Irmãos (autofecundação)	$(1/4) (1 + 2F + F_c)$
Mãe e filho (cruzamento)	$(1/16) (1 + 2F + F_c)$
Irmãos (autofec./cruz.)	$(1/16) (1 + 2F + F_c)$
Irmãos perfeitos	$(1/16) (1 + 2F + F_c)$
Mãe e filho (Pol. livre)	$[(1+3S)/16] (1 + 2F + F_c)$
Irmãos (autofec./pol.livre)	$[(1+3S)/16] (1 + 2F + F_c)$
Meio-irmãos	$(1/64) (1 + 2F + F_c)$
Irmãos (polin.livre)	$[(1+3S)/8] 2 (1 + 2F + F_c)$
Irmãos (cruz./polin.livre)	$[(1+3S)/64] (1 + 2F + F_c)$

4.Covariâncias entre parentes

4.1. Covariâncias para geração imediata.

Estas covariâncias podem ser facilmente obtidas pela expressão

$C_{XY} = 2 f_{XY} V_A + 2 (T_{X' \cdot Y'} - t_{X' \cdot Y'}) V_D + 2(G_{X' \cdot Y'} + G_{XY'}) D_1 + t_{X' \cdot Y'} D_2 + (T_{X' \cdot Y'} - T_{CXY}) H^2 + (T_{CXY} - F_X F_Y) H^2$, em conjunto com os coeficientes de parentesco genético dados no item anterior.

Na tabela 3 a expressão de C_{EHH} foi composta por $S^2 C_{ESS} + 2S(1-S) C_{ESC} + (1-S)^2 C_{EHH}$ e $C_{EHS} = S C_{ESS} + (1-S) C_{ESC}$ ($C_{ESS} = C_3$, $C_{ESC} = C_4$ e $C_{EHH} = C_6$, na tabela 1)

-

4.2. Covariâncias para o ganho permanente entre progênies.

Esta covariância se refere a um indivíduo na geração atual e a seu descendente em uma geração futura, quando a população estiver de novo em equilíbrio após a seleção. O número de gerações para isso é, a rigor, infinito. Portanto considera-se que não há correlação entre o valor de F do ancestral com o mesmo valor no seu descendente.

Segundo WRIGHT & COCKERHAM (1986), C_{II} é a covariância entre um ancestral e o seu descendente nas condições acima descritas, quando ambos carregam alelos que são idênticos por descendência. C_{IN} é a mesma covariância, quando um carrega alelos que são idênticos por descendência e o outro não. E C_{NN} é a mesma covariância, quando ambos carregam alelos que não são idênticos por descendência.

Assim, a covariância entre indivíduos na geração atual e na geração em equilíbrio pode ser obtida com esses três

componentes, considerando-se as probabilidades de ocorrência de cada um deles.

$$C_{NN} = V_a/2, C_{IN} = C_{NI} = V_a + D_1 \text{ e } C_{II} = 2V_a + 4D_1 + D_{22}.$$

Como a seleção provavelmente afeta muito pouco o sistema reprodutivo das plantas pode-se considerar que o coeficiente de endogamia não muda durante o processo, assim $F_0 = F_I = F$.

Exemplo: Meio-irmãos

Probabilidade de X ter alelos IBD é zero.

Probabilidade de Y ter alelos IBD é F.

.

.

Quatro casos devem ser considerados:

. A e Y são endógamos.

Y A covariância entre X e Y é C_{NI} , a probabilidade é $F^2/2$.

A é endógamo e Y não.

A covariância entre X e Y é C_{NN} , a probabilidade é $F(1-F)$.

Y é endógamo e A não.

A covariância entre X e Y é C_{NI} , a probabilidade é $F(1-F)/4$.

A e Y não são endógamos.

A covariância entre X e Y é C_{NN} , a probabilidade é $(1-F)^2/2$.

Logo,

$$C_{EHHI} = C_{NI} [F^2/2 + (1-F)F/4] + C_{NN} [F(1-F) + (1-F)^2/2]$$

$$C_{EHHI} = V_A / [2(2-S)] + D_1 S / [2(2-S)^2].$$

Procedendo de mesma forma tem-se,

$$C_{ESHI} = F^2 C_{II}/2 + F(1-F) (C_{II}/8 + C_{NI}/4) + F(1-F) C_{IN} + (1-F)^2 (C_{IN}/4 + C_{NN}/2)$$

Vide também WRIGHT & COCKERHAM (1986), que deduziram várias outras covariâncias destas duas observando por exemplo que $C_{EHSI} = 2 C_{EHHI}$, $C_{ESSI} = 2 C_{ESHI}$, $C_{EFFI} = 2 C_{EHHI}$ e ainda $C_{EHHI} = S^2 C_{ESSI} + S(1-S) (C_{ESHI} + C_{EHSI}) + (1-S)^2 C_{EHHI}$.

Pode-se com raciocínio semelhante escrever ainda $C_{EHSI} = S C_{ESSI} + (1-S) C_{EHSI}$, $C_{ESHI} = (1-S) C_{ESHI} + S C_{ESSI} = (1+S) C_{ESHI}$ ou $(1+S) C_{ESSI}/2$.

4.3. Covariância para o ganho permanente dentro de progênies.

Foi obtida pela subtração da covariância entre progênies, obtidas no item anterior (ou na tabela 13), da covariância genética total da população desdobrada em progênies, simbolizadas por $C_1 \dots$ na tabela 2.

Assim,

$$C_{DSI} = C_{1SSI} - C_{2SSI}$$

$$C_{DHI} = C_{1HHI} - C_{2HHI}$$

$$C_{DFI} = C_{1HHI} - C_{2FFI} \quad (\text{obs. } C_{1HHI} = C_{1FFI})$$

$$C_{DHI} = C_{1HHI} - C_{2HHI}$$

5. Variância genética dentro de progênes

Foi obtida pela subtração da covariância entre progênes (imediata), tabela 24, da variância genética total da população desdobrada em famílias.

$$V_{DS} = C_{1SS} - C_{2SS}$$

$$V_{DH} = C_{1HH} - C_{2HH}$$

$$V_{DS} = C_{1FF} - C_{2FF}$$

$$V_{DH} = C_{1HH} - C_{2HH}$$

C_{1HH} é igual a V_{GF}

C_{2FF} é igual a $C_{1FF} = V_A + V_D$

C_{1SS} é igual a $[V_A (3-S)/(2-S)] + [V_D (1-S)/(2-S)] + [4D_1/(2-S)] + [D_{2H}/(2-S)] + [2(1-S)H^2/(4-S)(2-S)] + [S(1-S)H^2/(4-S)(2-S)^2]$

(WRIGHT & COCKERHAM, 1986).

6. Valor da estimativa de H^2

Considando que a média de uma população num dado grau de endogamia, M_{F_1} , pode ser obtida pela média da mesma população sem endogamia, M_{F_0} , e da depressão endogâmica, H , pela expressão $M_{F_1} = M_{F_0} - F_1 H$, onde F_1 é o coeficiente de endogamia da população e sabendo que:

$$\text{para progênies S} \quad F_S = (1+F)/2 = 1/(2-S);$$

$$\text{para progênies M} \quad F_M = S(1+F)/2 = S/(2-S).$$

Tem-se:

$$M_M = M_{F_0} - H F_M$$

$$M_S = M_{F_0} - H F_S$$

$$M_M - M_S = H(F_S - F_M)$$

$$\hat{H} = (M_M - M_S)/(F_S - F_M)$$

$$\hat{H} = [(2-S)/(1-S)] (M_M - M_S)$$

ou
$$\hat{H} = [(2-S)/(1-S)] (M_M - M_S) = H + e$$

$$E(H)^2 = H^2 + E(e^2) = H^2 + V_e$$

$$V_e = [(2-S)/(1-S)]^2 (V_{MM} + V_{SS}), \text{ onde } V_{MM} \text{ e } V_{SS}$$

são as variâncias residuais das médias. Assim:

$$\hat{H}^2 = (H)^2 - [(2-S)/(1-S)]^2 (V_{MM} + V_{SS})$$