Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”

Introgressão de animais silvestres em programas de melhoramento genético de
tambaquis (*Colossoma macropomum*) - estudo de simulação

Vamilton Franzo

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciências. Área de concentração: Ciências Animal e
Pastagens

Piracicaba
2020

Vamilton Franzo
Zootecnista

Introgressão de animais silvestres em programas de melhoramento genético de tambaquis
(*Colossoma macropomum*) - estudo de simulação
versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Prof. Dr. **GERSON BARRETO MOURÃO**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciências. Área de concentração: Ciências Animal e
Pastagens

Piracicaba
2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Franzo, Vamilton

Introgessão de animais silvestres em programas de melhoramento genético de tambaquis (*Colossoma macropomum*) - estudo de simulação / Vamilton Franzo. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2020.

76 p.

Tese (Doutorado) - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".

1. Peixes 2. Endogamia 3. Valor genético 4. Modelo animal. I. Título

DEDICATÓRIA

Ao meu irmão, Fabio Franzo, que não teve a oportunidade de realizar seus sonhos, divido em memória minhas conquistas.

Aos meus pais, Valter e Maria Rosa, pelo amor incondicional e sua grandeza na educação dos filhos.

À minha esposa, Alessandra e meus filhos, Isadora, Artur e Vitor, pelo amor e motivação e por todas as vezes que os privei do convívio, para essa realização.

À minha irmã, Fabiane, seu marido Willian e minha sobrinha Vitória, porque foram muito presentes durante esse caminho.

AGRADECIMENTOS

À Deus, por sua grandiosidade e permitir-nos fazer ciência.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” e ao Programa de Pós-Graduação em “Ciência Animal e Pastagens”, pela oportunidade de realização do doutorado.

Ao amigo e orientador Prof. Dr. Gerson Barreto Mourão, pela confiança, paciência, ensinamentos e contribuição para meu crescimento profissional.

À Luciana, ao Gabriel e à Giovana, que me agregaram à família, tornando esse período mais suave e alegre.

Ao Prof. Dr. José Eurico Possebon Cyrino, pela capacidade em transferir conhecimento e generosidade ao contribuir na construção do pensamento crítico, além dos muitos conselhos durante o comitê de orientação.

Ao Prof. Dr. Luiz Lehmann Coutinho, pela retidão nos conselhos e sugestões durante o comitê de orientação.

Ao professor Eduardo Francisquine Delgado, pelos ensinamentos durante o estágio PAE, seus esforços em ensinar, são inspirações ao lecionar.

Aos todos os professores do Departamento de Zootecnia, pelos ensinamentos, dedicação de tempo e atenção e acima de tudo pelo exemplo.

À Sandra e ao Rafael, funcionários que realmente contribuíem e facilitam a vida acadêmica dos alunos.

Ao meu Grupo de Estudos em Estatística e Melhoramento Animal, G Σ^2 MA/ESALQ: Amanda Alvarenga, Brayan Dauria, Daysi Orzuza, Eula Regina Carrara, Fátima Bogdanski, Gregorí Rovadoscki, Izally Gervásio, Juliana Petrini, Mayara Salvian. Obrigado, vocês foram fantásticos!

Aos meus amigos de ESALQ, Gustavo Bozano, e Welliton Gonçalves de França.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq) pelo apoio financeiro.

SUMÁRIO

RESUMO.....	6
ABSTRACT	8
LISTA DE FIGURAS.....	10
LISTA DE TABELAS	12
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	13
1. INTRODUÇÃO	14
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	16
2.1. PRODUÇÃO DE PEIXES NATIVOS.....	16
2.2. O TAMBAQUI	16
2.3. MELHORAMENTO GENÉTICO EM PEIXES	17
2.4. INTROGRESSÃO	20
2.5. NÚMERO EFETIVO DA POPULAÇÃO.....	20
2.6. RELAÇÃO DO NÚMERO DE MACHOS PARA CADA FÊMEA EM REPRODUÇÃO	22
2.7. HERDABILIDADES DE CARACTERÍSTICAS DE IMPORTÂNCIA ECONÔMICA	23
2.8. RESPOSTA À SELEÇÃO.....	25
3. MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1. SIMULAÇÃO DAS POPULAÇÕES	26
3.2. POPULAÇÃO HISTÓRICA	26
3.3. POPULAÇÕES RECENTES	27
3.4. SIMULAÇÃO DE DADOS PARA O EXPERIMENTO 1.....	27
3.5. SIMULAÇÃO DE DADOS PARA O EXPERIMENTO 2.....	28
3.6. DESCRIÇÃO DAS POPULAÇÕES ORIGINAIS.....	30
3.7. INTROGRESSÃO	30
3.8. ANÁLISES	32
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	35
4.1. EXPERIMENTO 1	35
4.2. EXPERIMENTO 2	45
5. CONCLUSÕES.....	71
REFERÊNCIAS.....	72

RESUMO

**Introgessão de animais silvestres em programas de melhoramento genético de tambaquis
(*Colossoma macropomum*) - estudo de simulação**

No melhoramento genético clássico, a abordagem quantitativa é a mais utilizada e modelos que explicam as variâncias genéticas, são extremamente dependentes do correto controle do meio onde os animais estão inseridos, o qual dentro do ambiente aquático torna-se complicado, devido a difícil manipulação e identificação dos animais, e ainda, algumas características produtivas não são possíveis de quantificar nos animais ainda vivos, essas características importantes então são quantificadas por meio de seus descendentes, tornando o processo demorado e oneroso. O objetivo desse trabalho foi avaliar a endogamia e valor genético em populações simuladas de peixes da espécie *Colossoma macropomum* (tambaqui), em programas de melhoramento genético conduzido pela metodologia de modelo animal, antes e depois da introdução de animais silvestres. Para tanto, foram simulados 100 repetições para quatro populações de produção de alevinos comerciais para peixes tambaquis, considerando-se três herdabilidades (h^2) em 0,15, 0,30 e 0,45. As populações foram desenhadas para simular cenários realísticos de criatórios que não fazem seleção genética (NS); que realizam seleção fenotípica (PHE) e duas em seleção pelo modelo animal com acasalamento entre semelhantes, mas que se diferenciam na condução de acasalamento entre indivíduos aparentados, em uma ocorreu restrição no acasalamento entre parentes (EBVLF) e na outra não (EBVHV). Durante 10 gerações essas populações foram mantidas fechadas, e com diferentes 'delineamento' de reposição. As populações NS e PHE utilizaram relação de dois machos para cada fêmea desovada e realizavam reposição de 25% por geração; nas populações sob seleção pelo modelo animal foi utilizado um macho para cada fêmea e a reposição era total a cada geração. Na décima geração foram comparados os coeficientes de endogamia (F) e valores genéticos (VG) entre essas populações. As populações NS, PHE e EBVLF apresentaram em média 6,2% de taxa de endogamia, independentemente da herdabilidade da característica, inferiores à população EBVHV ($p < 0,0001$; teste de Tukey), apresentando 11,6%, 11,5% e 12,1% de endogamia para h^2 de 0,15, 0,30 e 0,45, respectivamente. Acasalamentos entre semelhantes e com restrição na formação de casais aparentados, foram eficientes na contenção da F na seleção pelo modelo animal. Não houve ganho genético na população NS, a população PHE apresentou pequeno ganho genético crescentes com o aumento da h^2 em 0,23, 0,48 e 0,78. O VG para seleção pelo modelo animal foi 21,8 vezes superior à seleção fenotípica para h^2 de 0,15 e com vantagens de 1,45% para EBVLF em relação EBVHV. Para h^2 de 0,30 o modelo animal foi 14,9 vezes superior à seleção fenotípica e com diferença de 0,9% a favor da população EBVLF em relação à EBVHV. Para h^2 de 0,15, a seleção pelo modelo animal foi 11,2 vezes superior que a seleção fenotípica, apresentando também vantagens de 1,1% para a população EBVLF em relação à EBVHV. Na décima geração foram introduzidos na NS 50% animais oriundo de PHE, formando a população secundária NS50PHE, e 50 % de animais vindos da população em seleção pelo modelo animal em EBVLF, formando a população NS50EBV; a população sob seleção fenotípica recebeu 50% de animais silvestres PHE50S e 50% de animais sob seleção pelo modelo animal, PHE50EBV; nas populações sob seleção pelo modelo animal foram introduzidos duas quantidades de animais silvestres, 25% e 50%, formando as populações secundárias EBVLF25S, EBVLF50S e EBVHV25S e EBVHV50S. Simulou-se então mais 10 gerações; seguindo com as quatro populações originais e as secundárias, novamente foram avaliados as diferenças em F e VG entre essas populações. Na população NS, não houve aumentos em F e VG na população original; a introdução de selecionados pelo fenótipo e modelo animal diminuiu F e a população NS50EBV apresentou elevação no VG após a introdução, sem apresentar ganhos genéticos em

gerações subsequentes. O F acumulado da população selecionada pelo fenótipo diminui em baixa herdabilidade, mas aumentou para média e alta herdabilidade passando a apresentar ganhos genéticos com a entrada de selecionados por modelo animal, e ganhos menores com a entrada de selecionados pelo fenótipo. A introdução de animais silvestres nas população selecionadas por modelo animal, EBVLF e EBVHV, resultaram em aumento na F por geração para as duas quantidades de substituições por animais silvestres, principalmente quando a característica é de baixa herdabilidade, com consequente diminuição do VG das populações, quando comparados à população original sem introdução. A inclusão de peixes silvestres não diminui a F das populações, pelo contrário, reduz a variabilidade genética, provocando efeitos negativos sobre os ganhos genéticos. Por outro lado, a introdução de animais de programas de seleção, com base no modelo animal, melhoram o ganho genético e reduz os valores de F das populações receptoras.

Palavras-chave: Peixes, Endogamia, Valor genético, Modelo animal, Simulação

ABSTRACT

Wild animals introgression in tambaqui (*Colossoma macropomum*) breeding programs - simulation study

In classical breeding, the quantitative approach is the most used and models that explain genetic variances are extremely dependent on the correct control of the environment where the animals are inserted. This control, within the aquatic environment, becomes complicated due to difficult manipulation and identification of animals, and some productive characteristics are not possible to quantify in animals still alive. These important characteristics are then quantified through their descendants, making the process time consuming and costly. The aim of this work was to evaluate the inbreeding and genetic value in simulated populations of *Colossoma macropomum* (tambaqui) fish, in breeding programs conducted by animal model methodology, before and after the introduction of wild animals. For this purpose, 100 replications were simulated for four populations of fingerlings of tambaqui fish commercial production, considering three heritabilities (h^2) in 0.15, 0.30 and 0.45. The populations are designed to simulate realistic breeding scenarios that do not make genetic selection (NS); who perform phenotypic selection (PHE) and two in selection by the animal model with mating between similar, but differ in mating driving between related individuals in one occurred restriction mating among relatives (EBVLF) and the other not (EBVHV). For 10 generations these populations have been kept closed, and with different replacement design. For 10 generations these populations have been kept closed, and with different replacement design. The NS and PHE populations used a ratio of two males for each spawned female and performed 25% replacement per generation; in the populations selected by the animal model, one male was used for each female and the replacement was total for each generation. In the tenth generation were compared the inbreeding coefficients (F) and breeding values (BV) between these populations. The NS, PHE and EBVLF populations presented an average of 6.2% inbreeding rate, regardless of heritability, lower than the EBVHV population ($p < 0.0001$; Tukey test), presenting 11.6%, 11.5% and 12.1% inbreeding for h^2 of 0.15, 0.30 and 0.45, respectively. The use of the animal model was efficient in the containment of F, when it was avoided to form related couples when mating among similar ones. There was no genetic gain in the NS population, the PHE population showed small increasing genetic gain with increasing h^2 by 0.23, 0.48 and 0.78. The BV for selection by the animal model was 21.8 times higher than the phenotypic selection for h^2 of 0.15 and with 1.45% advantages for EBVLF over EBVHV. For h^2 of 0.30 the animal model was 14.9 times higher than the phenotypic selection and with a 0.9% difference in favor of the EBVLF population compared to EBVHV. For h^2 of 0.15, the selection by animal model was 11.2 times higher than the phenotypic selection, also presenting advantages of 1.1% for the EBVLF population over EBVHV. In the tenth generation were introduced in NS 50% animals from PHE, forming the secondary population NS50PHE, and 50% animals coming from the population selected by the animal model in EBVLF, forming the population NS50EBV; the population under phenotypic selection received 50% of PHE50S wild animals and 50% of animals under selection by the animal model, PHE50EBV; In the populations selected by the animal model were introduced two quantities of wild animals, 25% and 50%, forming the secondary populations EBVLF25S, EBVLF50S and EBVHV25S and EBVHV50S. Then 10 more generations were simulated; following the four original and secondary populations, the differences in F and BV between these populations were evaluated again. In the NS population, there were no increases in F and BV in the original, the introduction of animals selected by the phenotype and animal model decreased F, and the population NS50EBV presented an increase in the BV after the introduction, without presenting genetic gains in subsequent generations. The F

accumulated of the population selected by the phenotype was reduced to low h^2 , but increased to medium and high h^2 and now presents genetic gains with the input of selected by animal model and lower gains with the input of selected by the phenotype. The introduction of wild animals into populations from animal model selection, EBVLF and EBVHV, result in higher F per generations for both replacement levels, mainly for low heritability traits, and GVs decreased in the tenth generation before introduction, with consequent decrease in GV to the original population without introduction. The inclusion of wild fish does not decrease F of populations as a consequence of decreased genetic variability and has a negative effect on genetic gains. On the other hand, introducing animals from animal model selection programs improves genetic gain and reduces F values of recipient populations.

Keywords: Fish, Inbreeding, Breeding value, Animal model, Simulation

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Estrutura das populações simuladas em QMSim para h^2 de 0,15, 0,30 e 0,45 para diferentes relações de número de machos por fêmea desovada e taxa de reposição dos parentais.....	27
Figura 2. Estrutura das populações simuladas no QMSim para h^2 de 0,15, 0,30 e 0,45 para diferentes estratégias de seleção genética aplicada em populações simuladas.....	29
Figura 3. Coeficiente de endogamia na população para diferentes herdabilidade depois em 10 gerações.	35
Figura 4. Valores médios para RL de acordo com a TR aplicada nas populações simuladas, para características de baixa, média e alta herdabilidade.	37
Figura 5. Valores genéticos (VG) médios para RL de acordo com a TR, aplicadas às populações simuladas, para características de baixa, média e alta herdabilidade.....	40
Figura 6. Valores Genéticos desde a fundação da população (geração zero) até a décima geração, por herdabilidade (15, 30 e 45; correspondem a 0,15, 0,30 e 0,45, respectivamente) e por relação de machos por fêmeas (RL1= RL1:1 e RL2=RL2:1).....	42
Figura 7. Valores genéticos na décima geração, distribuídos por taxa de herdabilidade (h^2), taxa de reposição (TR) de acordo com cada relação macho: fêmea utilizada (RL).....	43
Figura 8. Valores de endogamia calculados isoladamente para três níveis de herdabilidade $h^2=0,15$ (8a), $h^2=0,30$ (8b) e $h^2=0,45$ (8c), para que representassem as h^2 usuais em melhoramento genético, conforme delineamento de seleção simulados nas populações originais; o traço preto representa a mediana e a cruz branca as médias.	46
Figura 9. Valores genéticos médios das populações, obtidos isoladamente para três níveis de herdabilidade $h^2=0,15$ (12a), $h^2=0,30$ (12b) e $h^2=0,45$ (12c), para que representassem as h^2 usuais em melhoramento genético, conforme delineamento de seleção simulados nas populações originais; o traço preto representa a mediana e a cruz branca as médias.	49
Figura 10. Valores de endogamia média na população original NS sem e com introgressão de animais oriundos de programas de seleção fenotípica, formando a população NS50PHE e seleção pelo modelo animal, formando a população NS50EBV, a partir da décima geração.	52
Figura 11. Valores genéticos (VG) médios na população original NS sem e com introgressão de animais oriundos de programas de seleção fenotípica, formando a população NS50PHE e seleção pelo modelo animal, formando a população NS50EBV, a partir da décima geração.....	53
Figura 12. Valores de endogamia média na população original PHE sem e com introgressão de animais oriundos de programas de seleção fenotípica formando a população PHE50S e seleção pelo modelo animal, formando a população PHE50EBV, a partir da décima geração.....	57
Figura 13. Valores genéticos (VG) médios na população original PHE sem e com introgressão de animais oriundos da natureza, formando a população PHE50S e seleção pelo modelo animal, formando a população PHE50EBV, a partir da décima geração.....	58
Figura 14. Distribuição dos valores genéticos acumulados na 20ª geração para a população original PHE e as que sofreram introgressão por animais silvestres (PHE50S) e por animais de seleção via modelo animal (PHE50EBV) para h^2 de 0,45.	59
Figura 15. Valores de endogamia média na população original EBVLF e das populações EBVLF25S e EBVLF50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração.....	61
Figura 16. Valores genéticos médios da população original EBVLF e das populações EBVLF25S e EBVLF50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração.....	62
Figura 17. Distribuição dos valores genéticos em vinte gerações para a população PHE e as introduções de silvestres em 50% (PHE50S) e de selecionados pelo modelo animal em 50% (PHE50EBV), para características de alta herdabilidade.	63
Figura 18. Valores de endogamia média na população original EBVHV e das populações EBVHV25S e EBVHV50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração.....	65

Figura 19. Valores genéticos médios da população original EBVHV e das populações EBVHV25S e EBVHV50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração. 66

Figura 20. Distribuição dos valores genéticos em vinte gerações para a população EBVHV e as introduções de silvestres em 25% (EBVHV25S) e 50% (EBVHV50S), para características de baixa herdabilidade..... 67

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variação do número total de animais, de acordo com a relação de machos para cada fêmea em reprodução, para atingir um Ne de 100 animais.	22
Tabela 2. Descrição dos cenários simulados, conforme herdabilidade, relação de machos para cada fêmea e taxa de reposição.	28
Tabela 3. Populações simuladas geradas a partir da décima geração das populações originais, designadas de populações secundárias.	31
Tabela 4. Análise de variância para taxa de endogamia em característica de baixa herdabilidade ($h^2=0,15$).	36
Tabela 5. Taxas de endogamia para baixa herdabilidade ($h^2=0,15$), para diferentes taxas de reposição da população na décima geração.	36
Tabela 6. Análise de variância para taxa de endogamia, para característica de média herdabilidade ($h^2=0,30$)...37	
Tabela 7. Taxas de endogamia para baixa herdabilidade ($h^2=0,30$), para diferentes taxas de reposição da população na décima geração.	38
Tabela 8. Análise de variância para taxa de endogamia, para característica de alta herdabilidade ($h^2=0,45$).....	38
Tabela 9. Taxas de endogamia para baixa herdabilidade ($h^2=0,45$), para diferentes taxas de reposição da população na décima geração.	38
Tabela 10. Valores genéticos (VG) para características de baixa herdabilidade ($h^2=0,15$), para diferentes RL e TR na décima geração das populações originais simuladas.	39
Tabela 11. Valores genéticos (VG) para características de média herdabilidade ($h^2=0,30$), para diferentes RL e TR na décima geração das populações originais simuladas.	40
Tabela 12. Valores genéticos (VG) para características de média herdabilidade ($h^2=0,45$), para diferentes RL e TR na décima geração das populações originais simuladas.	41
Tabela 13. Intensidade de seleção (em desvios padrão) aplicada de acordo com a TR e RL utilizada.	41
Tabela 14. Comparação médias de endogamia na população, na décima geração, em três níveis de herdabilidade de acordo com a estratégias de seleção genética simuladas.	45
Tabela 15. Comparação médias de valores genéticos médios na população, na décima geração, em três níveis de herdabilidade de acordo com a estratégias de seleção genética simulada.	47
Tabela 16. Comparação entre médias para Endogamia e Valor Genético, para características de baixa herdabilidade ($h^2=0,15$), em diferentes estratégias de seleção e introdução de peixes silvestres e geneticamente melhorados.	51
Tabela 17. Comparação entre médias para Fpop, Valor fenotípico e Valor Genético, para características de média herdabilidade ($h^2=0,30$), em diferentes estratégias de produção de alevinos, e diferentes opções de reposição.	54
Tabela 18. Comparação entre médias para Fpop, Valor fenotípico e Valor Genético, para características de média herdabilidade ($h^2=0,45$), em diferentes estratégias de produção de alevinos, e diferentes opções de reposição.	56
Tabela 19. Equações de regressão para valores de endogamia em função do aumento de gerações, para cada população simulada da geração 0 à 20ª geração, ordenada por população e herdabilidade.	69
Tabela 20. Equações de regressão para valores genéticos, em função do aumento de gerações, para cada população simulada da geração 0 à 20ª geração, ordenada por população e herdabilidade.	70

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BLUP	Best Linear Unbiased Prediction ou “melhor predição linear não viesada”
EBV	Expected Breeding Value ou “valor genético aditivo esperado”
EBVLF	População original selecionada por modelo animal, com restrição no acasalamento entre indivíduos aparentados
EBVLF25S	População EBVLF com substituição de 25% por animais silvestres
EBVLF50S	População EBVLF com substituição de 50% por animais silvestres
EBVHV	População original selecionada por modelo animal, sem restrição nos acasalamentos entre indivíduos aparentados.
EBVHV25S	População EBVHV com substituição de 25% por animais silvestres
EBVHV50S	População EBVHV com substituição de 50% por animais silvestres
F	Coefficiente de endogamia
h^2	herdabilidade
NS	População de não selecionados
NS50PHE	População NS, substituída em 50% por animais da população PHE
NS50EBV	População NS, substituída em 50% por animais da população EBVLF
PHE	População com seleção fenotípica
PHE50S	População PHE, substituída em 50% por animais silvestres
PHE50EBV	População PHE, substituída em 50% por animais da população EBVLF
VG	Valor genético aditivo verdadeiro

1. INTRODUÇÃO

A domesticação – ação dos seres humanos na adaptação de outras espécies para criação em ambiente confinado – é um processo difícil de quantificar, uma vez que não há uma linha absoluta que separe o silvestre do domesticado, mas se caracteriza por ser um processo contínuo, com domínio e controle sobre os aspectos reprodutivos para mais de três gerações (Bilio, 2007).

Em piscicultura, o ambiente natural ainda é uma fonte considerável muitas espécies de peixes de interesse comercial, que não são domesticados, ou que ainda estão no início desse processo. Desta forma, existe na natureza uma diversidade interessante de peixes que podem ser explorados para a produção de alevinos, com o objetivo de exploração de crescimento e engorda para atender o mercado consumidor.

O processo de captura, adaptação, reprodução e alimentação artificial é considerado domesticação, que ocasionam não apenas mudanças no comportamento dos animais, mas alterações genéticas que modificam a morfologia, fisiologia e principalmente as características de adaptação. De acordo com Price (1999), essas mudanças ocorrem pelos mesmos processos evolutivos que incidiriam em populações de vida livre para se adaptarem às mudanças no ambiente natural. A principal diferença que ocorre no ambiente cativo, é a rapidez das mudanças imposta pela seleção artificial, e alterações que não apareceriam ou não persistiriam na natureza.

Em peixes neotropicais de origem amazônica, a domesticação ocorreu muito recentemente, comparado a outras espécies de animais terrestres. A domesticação tardia das espécies aquáticas pode ser entendida como resultado da alta fertilidade e capacidade de proliferação dessas espécies, o que permite que um pequeno número de reprodutores origine uma quantidade de progênes suficientemente grande nas gerações subsequentes (Gjedrem et al., 2012), permitindo que grandes estoques silvestres permaneçam em seu habitat.

A alta prolificidade dos peixes faz com que um pequeno número de reprodutores seja estocado nas aquiculturas de alevinagem, i.e., um único casal de reprodutores é capaz de produzir centenas ou milhares de progênes em uma única geração (Lind et al., 2012), o que resulta em menor variabilidade genética nestes estoques (Aho et al., 2006) ocasionando seleção não intencional (Jacometo et al., 2010) e manejo reprodutivo inadequado (Frost et al., 2006). A falta de variabilidade pode levar a problemas com endogamia, devido o aumento de alelos em homozigose, que levam à fixação de características indesejáveis, como perda de adaptabilidade e diminuição na sobrevivência das progênes (Povh et al., 2008).

Programas de melhoramento genético devem apresentar a variabilidade genética como premissa fundamental para seu sucesso (Falconer, 1987); desta forma, a identificação do grau de variabilidade nos estoques de reprodutores é de grande importância para iniciar um programa de melhoramento (Lopes et al., 2009) e evitar o efeito fundador e acúmulo de endogamia (Toledo-Filho et al., 1999).

É comum encontrarmos aquicultores que produzem um grande número de indivíduos provenientes de baixo estoque de reprodutores, esse hábito de produção pode influenciar a manutenção da diversidade alélica, por reduzir tamanho efetivo da população (N_e) e aumentar a ocorrência de deriva genética, ou seja, alterações nas frequências gênicas da população da sua fundação à geração recente, decorrente de um gargalo genético. Esse evento é acompanhado por perda de alelos na população, e essa taxa de perda é inversamente proporcional ao N_e (Allendorf e Leary, 1986), fato amplamente conhecido em animais domesticados (Norris et al. 1999; Evans et al. 2004; Frost et al. 2006 e Lind et al. 2009). Esses fatos deixam evidentes a vulnerabilidade das populações aquícolas resultante da rápida perda da variabilidade genética.

Os animais aquáticos permitem uma ampla implementação de técnicas de melhoramento genético, o acasalamento é externo e manipulável, deixam grande número de descendentes e apresentam características de interesse econômico (fenótipos) de fácil mensuração, assim técnicas de manejo e condução de criatórios de produção de alevinos devem ser conduzidos para proporcionar ganhos genéticos, mantendo a variabilidade dentro da população domesticada, e apesar de apresentarem características favoráveis à aplicação de melhoramento, são poucos os criatórios que a empregam e assim oportunizam ganhos permanentes e contínuo em características de importância econômica por várias gerações (Ponzoni et al., 2009).

Para a obtenção do valor genético de um animal é preciso estruturar de forma eficiente a população fundadora, identificando corretamente os parentais e obtenção precisa dos fenótipos, de forma que seja possível estimar a variação genética aditiva, essencial na seleção de indivíduos geneticamente superiores (Cardellino e Rovira, 2000).

No melhoramento genético clássico, a abordagem quantitativa é a mais utilizada e modelos que explicam as variâncias genéticas são extremamente dependentes do correto controle do meio onde os animais estão inseridos, algo difícil dentro do ambiente aquático, em função da dificuldade de manipulação e identificação dos animais, bem como da dificuldade em se identificar e quantificar algumas características produtivas dos peixes, animais “ainda” vivos, o que faz com que características importantes sejam então quantificadas nos seus descendentes, tornando o processo demorado e oneroso. Um procedimento poderoso na genética quantitativa, é a aplicação do método desenvolvido por Henderson (1975) para a Melhor Previsão Linear Não Viesada (BLUP), este método usa todas as informações disponíveis sobre um indivíduo, bem como informações de irmãos completos, meio irmãos, descendentes e ancestrais, é considerado o melhor método para estimar os valores genéticos, por estimar simultaneamente os efeitos ambientais e genéticos, o modelo BLUP que explica todas as relações genéticas entre animais, através da estimação dos valores genéticos é conhecido como modelo animal (Gjedrem e Baranski, 2009). A principal desvantagem na utilização do modelo animal na aplicação de truncamento é devido o aumento de endogamia, esse método atribui maior importância à informação do pedigree, levando a seleção de dentro de famílias (Lind et al. 2012).

Em tambaquis (*Colossoma macropomum*), a reprodução artificial é realizada com sucesso desde a década de 1970, por meio de indução da desova e espermição com utilização de injeções com estrato de hipófise, é comum a utilização de 1 a 3 machos para cada fêmea desovada (Wojnárovich e Van Anrooy, 2009), no entanto não há relatos consistentes sobre idade à primeira desova e idade adulta viável para produção, índices de mortalidade de reprodutores e matrizes e taxa de reposição idela para manutenção da produção com ganhos genéticos a cada geração.

O objetivo deste estudo foi verificar qual seria o delenimento que apresentasse a menor taxa de endogamia em seleção utilizando-se o modelo animal, aplicando-se um esquema fatorial para a relação do número de machos utilizados para cada fêmea desovada para diferentes taxas de reposição dentro de três níveis de herdabilidade (h^2). Um segundo objetivo foi avaliar os valores de endogamia e evolução do valor genético dos animais para diferentes modelos de seleção animal em populações simuladas de tambaquis antes e após a introgressão de indivíduos selvagens e de diferentes origens genéticas após a domesticação.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Produção de peixes nativos

Segundo o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE (2014), a produção total de peixe cultivado no Brasil foi de 474,3 mil toneladas de peixes, sendo 29,3% desse total representado pelo tambaqui e 41,9% pelas tilápias, ocupando segundo e primeiro lugar em produção, respectivamente. Aplicando a mesma metodologia de pesquisa, em 2018 o IBGE apontou um crescimento na produção de peixes cultivados no Brasil, atingindo 519,3 mil toneladas, no entanto, observa-se um aumento expressivo na produção de tilápias, que passou a representar 60% do total e retração na produção de tambaquis, com apenas 19,7%, a produção de tambaquis não apresentou apenas queda percentual, mas também absoluta, uma vez que diminuiu de 139,2 mil toneladas, para 102,6 mil toneladas (IBGE 2018). Essa situação pode ser explicada pela melhor organização da cadeia produtiva da tilápia.

O crescimento de oferta de peixe de cultivo tem ocorrido principalmente por criação de peixes exóticos ao território nacional. O modelo de cultivo de tilápias apresentam avanços em melhoramento genético, protocolos nutricionais e sanitários, bem com domínio e preferência pela indústria na produção do filé sem pele e ossos. Esse modelo de negócio atrai investidores para a produção de pescado, e consolidam o monocultivo da tilápia no território nacional.

O monocultivo de uma espécie exótica, gera alerta ao setor aquícola, no que tange à riscos à biodiversidade das águas doces continentais, gerando preocupação em relação à biossegurança no ambiente aquícola, há riscos de novas doenças ou parasitas que poderão ser introduzidos, além do escape de peixes que acabam povoando o ambiente natural e poderão interferir no equilíbrio da ictiofauna nativa.

2.2. O Tambaqui

O tambaqui (*Colossoma. macropomum*, Cuvier, 1816) pertence à classe Actinopterygii, ordem Characiformes e família Serrasalminae (Buckup et al., 2007). É originário das bacias dos Rios Amazonas e Orinoco (Jacometo et al., 2010), e encontrado em toda América do Sul e Central, bem como em alguns países da Ásia (Woynárovich e Van Anrooy, 2019). Pelo formato de seu corpo, assim como a espécie do pacu (*Piaractus mesopotamicus*) e da pirapitinga (*Piaractus brachipomum*), bem como os híbridos entre essas espécies, são chamados peixes redondos (Zaniboni-Filho, 1997). Entre os peixes redondo, o tambaqui é a que apresenta maior plasticidade alimentar, consome desde algas filamentosas como partes de plantas aquáticas (frescas e em decomposição), zooplâncton, insetos e suas larvas, caracóis, moluscos, frutas secas e carnudas, grãos duros e macios nozes. Ocasionalmente, pode atacar e consumir peixes muito menores, é uma espécie considerada como de alimentação agressiva, encontra e pega todos os recursos alimentares disponíveis na natureza, só não há evidências que o tambaqui cave o leito do rio em busca de comida, como a carpa comum (Woynorovicth e Van Anrooy, 2019).

Os peixes juvenis e imaturos permanecem em lagos de várzea e florestas inundadas, e por serem reofílicos, quando adultos migram sazonalmente para a maturação sexual a fim de estimular desova e espermição. Apresentam desova total e fecundação externa e não há cuidado parental (Vieira et al. 1999).

É uma espécie onívora, capaz de digerir proteína animal e vegetal e se adapta facilmente à ração artificial (NUNES et al. 2006). Existe dimorfismo sexual na fase adulta, ocasionando diferenças em características morfométricas, padrão de crescimento e principalmente no peso, a fêmea é maior e mais pesada (MELLO et al., 2015;

ALMEIDA et al., 2016). Em ambiente natural, estima-se que a expectativa de vida dos tambaquis seja próxima aos 13 anos (Isaac e Ruffino, 1996).

2.3. Melhoramento genético em peixes

O início da formação de raças ou linhagens de animais domesticados se deu a partir de 1700, através de controle sistemático dos acasalamentos entre indivíduos com características similares, utilizando identificação dos animais e registro dos seus progenitores e antepassados, buscando-se animais o mais uniformes possível em tamanho, forma corporal, cor e padrão de cores. Tal estratégia de criação inadvertidamente resultou em um alto grau de endogamia, e à medida que as raças se tornam mais ‘puras’, a produtividade geralmente diminuía (Gjedrem e Baranski, 2009). A manutenção da variabilidade genética é preponderante na fundação de uma população, na qual se vise melhoramento genético, o núcleo base deve receber grande diversidade de animais, oriundos de fontes genéticas distintas, seja pela distância geográfica entre rios ou mesmo pontos de coletas diferentes ao longo de determinado rio (Turra et al.2013).

Na indústria da aquicultura há um atraso na utilização do potencial de programas de melhoramento, frente a outras espécies animais, demorando a se beneficiarem com o uso de estoques geneticamente melhorados pelos métodos disponíveis. Nesse período, alguns erros foram cometidos, principalmente na utilização de seleção individual para a taxa de crescimento. A alta fecundidade dos peixes proporcionou geração comercial de alevinos com estoques pequenos de reprodutores, resultando em muitos indivíduos, mas de poucas ninhadas, gerações posteriores, o estoque tornou-se altamente endogâmico, ocasionando em depressão por endogamia, tendo consequências sobre a taxa de crescimento reduzida e alta mortalidade. Esse fracasso da seleção individual não deu outra alternativa senão retornar aos rios para obter novamente animais silvestres (Gjedrem e Baranski, 2009). Os efeitos danosos da endogamia em peixes, principalmente em populações pequenas, são recorrentes, como o caso de Brummett et al. (2004), que estudando o desenvolvimento de *Oreochromis niloticus* domesticadas (que recebiam introdução de animais de outros criatórios locais e linhagens importadas) e silvestres (populações panmíticas em seu habitat), relataram até 42% de desempenho inferior para a população domesticada em relação ao silvestre, atribuíram esse efeito ao mau gerenciamento do rebanho domesticado e dos estoques sob gestão governamental e que abastecem os produtores, indicando que, em algum momento, realizaram seleção inadvertida que ocasionou em crescimento lento e maturação sexual precoce, além de contribuírem para diminuição de variabilidade genética.

Para o sucesso em programas de seleção, deve haver variação entre os animais, para as características sob perspectiva de seleção e parte desta variação deve ser decorrente de diferenças genéticas, pois é apenas a variação genética que é transferida para a próxima geração, através de óvulos e espermatozóides, o ciclo de vida deve ser conhecido e controlado artificialmente, pois há necessidade de avaliar as progênie quanto aos valores das características e os animais devem ser passivos de identificação individual, através de vários métodos de marcação, a fim de registrar seu pedigree (Gjedrem e Baranski, 2009). Em seleção pelo fenótipo, não há necessidade de identificação dos animais, eles são escolhidos com base no valor medido na característica de interesse e apenas as famílias são identificadas. Na prática, isso acontece através da utilização de um grande número de filhos por família, e de baixo número de famílias por linhagem. A escolha de pais para a próxima geração é favorecida dentro de poucas famílias e a variabilidade genética diminui, principalmente para características de alta herdabilidade (Ponzoni et al. 2009).

As evidências de sucesso em seleção na piscicultura podem ser entendidas por meio de vários estudos em diversas espécies de peixes, para o *Salmo salar* (salmão do atlântico), a AKVAFORSK deu início em 1975 na Noruega

e após cinco gerações apresentou aumento de 113% na taxa de crescimento, 40% de aumento na ingestão de alimentos, que resultaram em maior retenção de proteínas e energia corporal, resultando uma taxa de conversão alimentar 20% melhor (Thodesen, et al. 1999).

Para o salmão do norte (*Oncorhynchus kisutch*) foi possível aumentar em 60% a taxa de crescimento em quatro gerações e para a truta arco-íris (*Onchorhynchus mykiss*), as seleções para taxa de crescimento levaram a estimativas de ganho genético variando de 10% (Kincaid et al. 1977) a 13% por geração (Gjerde, 1984).

Em tilápias (*Oreochromis niloticus*), peixes nativos da África e criados comercialmente e disseminados comercialmente nos principais países produtores de peixes, iniciou um trabalho de comparação entre linhagens em um esquema de seleção de base familiar para taxa de crescimento, demonstrou uma resposta média de 17% por geração após cinco ciclos de seleção (Bentsen et al. 2005).

Reddy et al. (2002), estudando amostras de carpas (*Labeo rohita*) de cinco sistemas fluviais indianos e de um estoque de cultivo, encontraram 29,6% de ganho por geração para peso à despesca após quatro gerações, evidenciando uma substancial variação genética para a taxa de crescimento.

Os Tambaquis no Brasil, tiveram um programa de melhoramento genético que envolviam instituições públicas e privadas no ano de 2008, esse projeto visava o desenvolvimento sustentável da aquicultura e tinha entre outros objetivos, consolidar um plano nacional de melhoramento genético, para disseminar o uso de material genético superior, em diversos níveis de cultivo (Oliveira et al., 2012). Esse núcleo de seleção era composto inicialmente por animais com 64 famílias, oriundos de quatro estados, Mato Grosso, Rondônia, Tocantins e Amazonas. No ano de 2010 apresentava 45 famílias, porém, este programa foi finalizado, de maneira que não há registros de Tambaquis melhorados sendo comercializados no mercado (Silva, 2019)

Gjedrem e Baranski (2009) descrevem que a seleção pelo pedigree, que utiliza as informações dos pais e avós dos indivíduos em questão, as informações de seu antepassados são mais importantes que seu próprio desempenho, e o melhor valor genético dos indivíduos, é média do valor genético dos seus pais, sua precisão é relativamente baixa, apesar da progênie herdar metade de seu material genético de cada progenitor, a segregação mendeliana causará variação no valor genético da progênie, indicando que esse método é pouco importante em espécies aquáticas.

Na seleção individual ou fenotípica, o valor é atribuído com base no desempenho do indivíduo, é de fácil aplicação e amplamente utilizada, só é possível para características que possam ser medidas ou registradas em animais vivos, uma vez que os indivíduos vivos são naturalmente necessários como ninhada para a próxima geração. Na prática, a seleção individual só foi implementada em larga escala em espécies de peixes e moluscos para características morfométricas como peso corporal e comprimento. É uma abordagem em que a precisão depende em grande parte da herdabilidade da característica, para altas herdabilidades, grande parte da variação de característica é por motivos genéticos aditivos e a precisão da seleção individual é alta, mas para características de baixa herdabilidade, a resposta à seleção será baixa porque os fatores ambientais explicam grande parte da variação e mascaram o componente genético (Gjedrem e Baranski, 2009).

Em seleção pela família, o desempenho dos irmãos completos ou meio-irmão são utilizados como base para a seleção, tem um grande valor para estimar valores de melhoramento para animais aquáticos. A seleção da família é de particular importância na piscicultura em especial para características com baixa herdabilidade, a eficiência da seleção da família baseia-se no fato de que os desvios fenotípicos de cada animal, como resultado de efeitos ambientais, tendem a se anular no valor médio da família, sendo assim uma boa medida da média genotípica, e a vantagem obtida é maior quando os desvios ambientais constituem grande parte da variação fenotípica. Na

seleção dentro de família, há facilidade de não exigir identificação individual, apenas as famílias são identificadas, sendo testadas separadamente e a seleção é baseada nos desvios do indivíduo em relação à sua família e a média da família é desconsiderada na seleção, o efeito ambiental comum é grande, e a seleção dentro das famílias, esse método é eficiente em eliminar o efeito ambiental comum (Gjedrem e Baranski, 2009).

O teste de progênie também pode ser usado como meio de seleção, ele explora o fato de que a relação entre cada um dos pais e sua progênie é de 50%. O desempenho médio dos grupos de progênies de um determinado pai ou mãe será uma boa expressão de seu valor genético para uma determinada característica, uma vez que o grupo de progênies representa uma amostra aleatória dos alelos genéticos dos respectivos pais para essa característica, se o número de progênies for grande, a precisão do valor da criação se aproximará de 1,0, as desvantagens é que em espécies que desovam apenas uma vez, ou que apresentam alta taxa de mortalidade após a desova, ele perde sua relevância e ainda aumenta o intervalo de gerações, os pais somente são avaliados após medir o desempenho dos filhos (Gjedrem e Baranski, 2009).

Na seleção combinada, todas as informações disponíveis podem ser utilizadas, como dados do próprio candidato a reprodutor, dos irmãos completos e meios-irmãos, descendentes e pais e colaterais, combinação de informações de todas essas fontes de maneira ideal fornecerá a maior precisão possível na estimativa do valor genético (Gjedrem e Baranski, 2009), para prevenção da perda de variabilidade, Bentsen e Olesen (2002) determinaram que 50 casais devem ser selecionados e entre 30 e 50 descendentes devem ser testados a cada geração.

Em melhoramento genético os conceitos de efeitos fixos e aleatórios são muito importantes. O efeito é chamado fixo se os níveis no estudo representam todos os níveis possíveis do fator, ou pelo menos os níveis de interesse no estudo, comparando linhagens de animais aquáticos, o sexo, o lote em que os peixes foram produzidos e o ambiente em que foram criados, seriam tipicamente ajustados como efeitos fixos. Com efeitos fixos, estamos interessados em diferenças entre os níveis do efeito. Por exemplo, em relação ao sexo, na maioria das vezes temos apenas dois níveis, e geralmente estamos interessados na magnitude das diferenças entre os pesos de machos e fêmeas. As linhagens também são consideradas como um efeito fixo, se o interesse do produtor para produção é o crescimento relativo entre duas ou mais linhagens. Por outro lado, um efeito é chamado aleatório quando os níveis do fator usado no estudo representam apenas uma amostra aleatória de um conjunto maior de níveis potenciais. Nesses casos, os efeitos dos fatores correspondem ao conjunto maiores de níveis que constituem uma população de efeitos com uma distribuição de probabilidade. Nas comparações de linhagens, podemos ter informações sobre os pais, mães, ou sobre a estrutura familiar dos indivíduos que estamos tentando comparar. Em seguida, as famílias constituem uma amostra de todas as famílias possíveis nessa cepa, e o 'efeito família' é tratado como aleatório. Além disso, podemos ter 'réplicas' em um experimento; isto é, as unidades experimentais podem ser replicadas em vários lagos ou tanques. Nesses casos, não estamos particularmente interessados na magnitude da diferença entre as réplicas. Nossas réplicas são uma amostra de todo um universo de possíveis réplicas e, conseqüentemente, "réplicas" deve ser tratado como um efeito aleatório (Ponzoni, et al. 2013).

A utilização de modelos mistos, que utilizam simultaneamente efeitos fixos e aleatórios, permitem empregar seleção com um modelo com características BLUP, denominado por modelo animal. As avaliações realizadas em ambientes distintos podem apresentar efeitos diferentes no desempenho fenotípico, e a seleção no fenótipo pode resultar em comparações imprecisas entre animais, devido à confusão entre efeitos genéticos e ambientais (Belonsky e Kennedy, 1988). Por outro lado, se houver laços genéticos ou relações entre populações, a avaliação por BLUP pode efetivamente corrigir isso (Henderson, 1973), assim as vantagens do modelo animal sobre

a seleção inter fenotípica individual devem ser maiores do que as mostradas nessa simulação, principalmente se ela for aplicada populações.

Belonsky e Kennedy (1988) descrevem maior ganho genético para a seleção utilizando modelo animal em relação à fenotípica, e as diferenças relativas se estreitaram com o aumento da herdabilidade, esse resultado se deve à maior precisão de seleção com o modelo animal, principalmente quando a herdabilidade é baixa e as informações da família são importantes. Os autores encontraram após 10, a vantagem relativa da seleção pelo modelo animal de 55% para $h^2 = 0,10$, 25% para $h^2 = 0,30$ e 10% para $h^2 = 0,60$ e o efeito proporcional do ganho ao abate, independentemente do valor de h^2 , foi de 57% quando se empregou seleção pelo modelo animal contra 34% para seleção fenotípica. Em relação à endogamia (F) no décimo ano, a seleção pelo modelo animal foi maior quando se empregou seleção pelo modelo animal (entre 0,27 e 0,38), comparada a seleção pelo fenótipo individual (entre 0,17 e 0,22). À medida que a herdabilidade aumentava, a taxa de endogamia aumentava para seleção fenotípica, e apresenta diminuição para seleção pelo modelo animal. A variância genética utilizando o modelo animal foi menor, mas a resposta à seleção foi maior que seleção pelo fenótipo, devido à maior precisão da avaliação. Níveis altos de endogamia também podem resultar em depressão por endogamia se efeitos genéticos não aditivos forem importantes, concluem os autores.

2.4. Introgessão

Pode ser definida como um movimento de um alelo em particular ou conjunto de alelos de uma população (ou seja, raça) para outra, geralmente por cruzamento cruzado deliberado ou contato casual entre populações vizinhas (FAO, 2011).

Ainda pode ser descrita como uma estratégia de melhoramento genético utilizada quando se quer introduzir um gene ou um QTL específico de uma população com baixa produção (doadora) para outra de alta produtividade (receptora), que não apresenta aquele gene em particular (Mackay et al. 2014). Os genes indesejáveis do genoma do doador devem ser excluídos o mais rápido possível do genoma do receptor. Esta estratégia envolve apenas retrocruzamento e seleção, mas marcadores moleculares podem melhorar a eficiência da introgessão pela identificação de portadores do gene de interesse e acelerando o processo de reconstituição da composição genética do receptor (Dekkers e Hospital, 2002).

Ødegard et al. (2008), descreve como a possibilidade de populações domesticadas, consideradas de raça pura, poderem se beneficiar por meio da introgessão de alelos favoráveis para altos níveis de resistência a doenças, oriundos de populações silvestres ou outras populações inferiores, explorando a hereditariedade da característica, a população domesticada é considerada como linhagem receptora, e a população silvestre como linhagem doadora.

A introgessão pode ser considerado quando ocorre escape e/ou soltura da população domesticada no ambiente natural, assim, o material genético exógeno em uma população nativa é passível de acontecer quando as características genéticas da população cultivada são diferentes da população nativa. Caso isto ocorra, a constituição genética dos estoques nativos pode ser irreversivelmente alterada, seja através de perda de alelos ou pela introdução de novos alelos. Genes ou complexos gênicos favorecidos pela seleção artificial ou domesticação podem não se adaptar ao ambiente natural, provocando assim, erosão do pool gênico nativo (Ryman et al. 1995).

2.5. Número efetivo da população

Para a predição de valores genéticos (VG) com confiabilidade é necessária atenção especial a algumas características referentes a população na qual o indivíduo pertence, entre elas: (1) tamanho efetivo da população (N_e); (2) herdabilidade da característica avaliada; (3) número de animais com fenótipo e pedigree conhecidos. No tocante à predição de valores genéticos genômicos (VGG), a confiabilidade ainda é dependente (1) do nível de LD entre os marcadores e os QTL; (2) do número de animais com fenótipo e genótipo na população treinamento, na qual os efeitos dos SNPs serão estimados; (3) da acurácia dos valores genéticos preditos (VGP) no treino e validação; (4) da distribuição dos efeitos dos QTL (Hayes et al., 2009), e (5) do tamanho do genoma.

No delineamento de um programa de melhoramento genético, algumas informações podem ser arbitradas pelo pesquisador, como o N_e , a quantidade de animais com fenótipo, o pedigree real e genômico conhecidos, entre outras. O N_e tem grande importância na população de reprodutores, por isso é também muito importante que na fundação dessa população exista o máximo de diversidade de animais e variabilidade genética. O N_e é calculado como segue:

$$N_e = 4N_f N_m / (N_f + N_m)$$

em que:

N_e = número efetivo da população;

N_m = número de machos;

N_f = número de fêmeas.

Através da N_e pode-se estimar a taxa de endogamia (F), que se dá pela expressão matemática:

$$F = 1/2N_e$$

em que:

F = taxa de endogamia em uma geração;

N_e = número efetivo da população.

O N_e é uma informação que diz respeito à variabilidade genética da população de reprodutores, valores baixos de N_e podem levar os criatórios à endogamia indesejável, ocasionando menor frequência de heterozigotos na população. Gonçalves et. al. (2019) realizaram análises genéticas em 212 tambaquis pertencentes a seis criatórios diferentes distribuídos em três diferentes regiões do Brasil, e encontraram alta frequência de homozigotos, logo, baixa variabilidade genética. A diminuição do número de heterozigotos pode estar relacionada ao efeito fundador, estabelecimento da população de trabalho com pequeno número de reprodutores, fato que causa aumento na deriva genética (Glover et al., 2010 e Bijlsma e Loeschcke, 2012) e pode levar a ocorrência de doenças hereditárias (Sonesson et al., 2003). Ponzoni (2010), relata que em baixas taxas de endogamia, as seleções natural e artificial seriam capazes de combater quaisquer efeitos deletérios.

A deriva genética é a mudança na frequência gênica da população, principalmente em pequenas populações, que ocorre geração após geração, a população que sofre esse efeito, dificilmente retornará a apresentar os valores originais (Falconer, 1989), tanto a seleção e como a deriva podem ser quantificadas pela magnitude, no entanto na seleção podemos escolher a direção, ao contrário da deriva (Cardellino e Rovira, 2000).

O coeficiente de endogamia de um indivíduo “x” é representada por F_x , definida como a probabilidade de que os genes dos gametas que se unem para formar um indivíduo sejam idênticos por ascendência (Cardellino e Rovira, 2000).

Uma maneira de diminuir a endogamia e efeitos da deriva genética é aumentando o fluxo gênico entre os criatórios de peixes que estejam isolados e, por consequência, restabelecer a variação genética nessas populações (Bijlsma e Loeschke, 2012). Outra alternativa para aumentar a variabilidade genética, é a introdução de animais capturados na natureza, aumentando o tamanho efetivo da população (Santos et al., 2016). Contudo, apesar de ser uma ação importante para garantir o aumento na variabilidade genética, animais silvestres podem carregar genes contra adaptação e interferir sobre a adaptação alcançada, afetando os ganhos adaptativos para essas populações que passaram por fortes desafios ambientais (Garant et al. 2007).

2.6. Relação do número de machos para cada fêmea em reprodução

No cenário da piscicultura mundial, duas espécies são largamente estudadas e objeto de programas de melhoramento genético estruturado e consistente na produção de animais geneticamente superiores para características de importância comerciais: tilápias (Perciformes: Cichlidae) e salmões (Salmoniformes: Salmonidae). As tilápias apresentam desova parcelada e os acasalamentos são feitos a partir do contato direto dos reprodutores dentro dos tanques; à medida que os oócitos vão atingindo a maturação, as fêmeas fazem a postura e os machos fertilizam os oócitos depositando seu sêmen sobre os mesmos, após fertilizados, os ovos são coletados e incubados artificialmente ou permite-se a eclosão natural com consequente coleta das larvas. Para atingir bons índices de sucesso reprodutivo, manter um número efetivo mínimo de reprodutores na população igual a 100 e para que a taxa de endogamia seja mantida a um nível satisfatório, i.e., ao redor de 1% por geração, em geral são necessários um macho para duas ou três fêmeas (Ponzoni et al., 2009). No que concerne estoques de repovoamento, Toledo-Filho et al. (1992) argumentam que em um estoque fundador formado por cinco casais coletados na natureza, a porcentagem de variabilidade genética retida é ao redor de 95%, pode ser aumentada para 99% utilizando-se 25 casais e atingir 99,5% com 50 casais. Apesar da perda de alelos ser pequena, tem grande implicância naqueles com baixa frequência, principalmente se estiverem envolvidos na resistência a doenças, um indicativo de que um mínimo de 30 animais é suficiente para que seja mantido 95% de probabilidade de um alelo de frequência 0,05 ainda esteja presente na população. Então, em alevinagens de tilápias em delineamentos de um macho para cada fêmea, por exemplo, seriam necessários 50 fêmeas e 50 machos para manter o N_e igual a 100 (vide Tabela 1).

Tabela 1. Variação do número total de animais, de acordo com a relação de machos para cada fêmea em reprodução, para atingir um N_e de 100 animais.

Modelo de acasalamento (RL)	Número Machos	Número Fêmeas	Total	N_e	F
2 : 1	75	38	113	100	0,005
1 : 1	50	50	100	100	0,005
1 : 2	38	75	113	100	0,005
1 : 3	33	100	133	100	0,005

N_e , tamanho efetivo da população; F, coeficiente de endogamia

A produção de alevinos é limitada pelo número máximo de fêmeas em atividade reprodutiva. Para que se tenha uma relação macho: fêmea otimizada, pode-se utilizar 50% do número de machos em relação às fêmeas; desta forma seriam necessários, em teoria, 76 fêmeas e 38 machos, perfazendo um plantel de 113 animais, para que fosse mantido um $N_e = 100$, otimizando assim a produção de alevinos por área. Em um terceiro delineamento, utilizando-se três fêmeas para cada macho disponível, seriam necessários 100 fêmeas e 33 machos para garantir o número

mínimo de população efetiva. Nesse caso, a produção de oócitos seria aumentada, mas a produção de ovos férteis, reduzida, em função da diminuição da quantidade de sêmen disponível para a massa de oócitos, com consequente redução na produção de alevinos e aumento na variabilidade genética. Quando se utiliza seleção combinada sob modelo animal, é provável que os melhores animais selecionados apresentem uma alta relação genética entre si, o que pode acentuar as taxas de endogamia, além de reduzir a variância genética ao longo das gerações (Quinton et al. 1992). Desta forma, Ponzoni et al. (2009) recomendam, como forma preventiva de contenção da endogamia, não utilizar menos de 30 ou 40 animais, entre fêmeas e machos selecionados na geração anterior, para estabelecer um “novo” plantel de reprodutores.

A partir de observações registradas sobre a reprodução dos tambaquis na natureza, i.e., no período de piracema, Godinho et al. (2007) relatam que uma fêmea de tambaqui é acompanhada por vários machos durante o ato da desova, o que resulta na fertilização dos ovócitos de uma fêmea por vários machos, assim assegurando a variabilidade genética da prole. De fato, para a reprodução artificial, é necessário conhecer a dose inseminante, ou seja, a quantidade mínima necessária de espermatozoides por oócitos, que garanta a máxima fertilidade (Rinchard et al., 2005). Para tambaquis, a dose inseminante para sucesso na fertilização artificial é de aproximadamente 100.000 espermatozoides por ovócito (Leite et al., 2013).

Por exemplo, para obtenção dos híbridos comerciais “tambacus”, de Matos Morais et al. (2018) recomendam dose inseminante de 1,0 mL de sêmen de pacu (*Piaractus mesopotamicus*; Characiformes: Characidae) para cada 125 g de oócitos tambaquis, informando que fêmeas de tambaqui chegam a produzir em média 654 ± 182 g de ovócitos, o que tornaria necessário utilizar 6,5 mL de sêmen, quantidade que pode ser calculada pelos dados do autor e bastante difícil de ser coletada de apenas um macho, para fertilização da massa de ovócitos de uma única fêmea. Então para melhor aproveitamento das desovas, para reprodução em confinamento, é recomendado a utilização de dois machos para cada fêmea (Bezerra Da Silva, 1981). Toledo-Filho et al. (1999) recomendam que para a manutenção de um banco genético de peixes em confinamento com fins de produção em piscicultura, o número mínimo de casais deve ser 25, e os casais constituídos de animais silvestres (coletados na natureza), justificando que 50 peixes silvestres abrigam 99% da representação genética existente na natureza; os autores recomendam ainda a utilização de um macho para uma fêmea (estoques com 50% de cada sexo), para permitir a otimização do número efetivo de reprodutores (N_e), e ressaltam a necessidade de identificá-los individualmente, afim de construir as linhas parentais para planejamento dos delineamentos reprodutivos.

2.7. Herdabilidades de características de importância econômica

O fenótipo de um indivíduo é o resultado de medidas de uma característica tomadas no próprio indivíduo. A fração herdável dessa característica é um parâmetro genético e é chamada de herdabilidade (h^2). Estimara herdabilidade permite estabelecer estratégias na condução de um programa de melhoramento genético e direcionar a seleção dessa característica ao longo das gerações das linhagens (Ledur et al. 1993).

O conceito de herdabilidade – a fração genética herdável da característica dos indivíduos para uma determinada população – deve ser utilizado do ponto de vista populacional e não individual (Lush, 1940). A herdabilidade é a razão entre as variâncias genética aditiva e fenotípica (Falconer, 1987), i.e., o quanto da variação encontrada daquela característica nos animais são decorrentes de efeitos genéticos aditivos. Valores altos de herdabilidade indicam que o efeito genético aditivo dos genes é responsável por grande parte da variação fenotípica dos indivíduos, enquanto que valores baixos da herdabilidade indicam que a variação fenotípica é pouco influenciada

por variações na genética aditiva do animal, e outras variações genéticas, como epistasia e dominância, ou que variações do ambiente e de manejo podem ser responsáveis pela variação no fenótipo (Falconer e Mackay, 1996).

A h^2 para peso corporal de tilápias da linhagem GIFT aos 227 dias de média, foi de $h^2 = 0,34$, utilizando 63 grupos de meios-irmãos, com 35 indivíduos por grupo (Ponzoni et al., 2005), enquanto que o valor de $h^2 = 0,14$ foi relatado para características de peso, ganho de peso diário, comprimento total, comprimento padrão e altura por Kunita et al. (2013), que também relataram forte associação genética entre ganho de peso com peso final, altura e comprimento total. Assim sendo, a seleção para essas características apresenta resposta correlacionada e leva a ganhos genéticos indiretos. De maneira geral, as características de rendimentos de carcaça apresentam baixa herdabilidade, conforme Gjerde et al. (2012), que relataram $h^2 = 0,16$, $0,19$ e $0,06$, para peso do peixe eviscerado, peso do filé e rendimento do filé, respectivamente.

Rutten et al. (2005) coletaram cinco observações repetidas de peso corporal em 2483 peixes de linhagem pura, e de quatro linhagens originadas do cruzamento entre tilápias-do-Nilo “puras” com idades entre 100 e 326 dias e estimaram os parâmetros genéticos para peso corporal, encontrando valores de para as diferentes idades de baixa amplitude, considerando $0,20$ um valor representativo para herdabilidade, mas com erros-padrão elevados, justificado pela grande variação genética aditiva, e valor de $0,12$ para herdabilidade para rendimento de filé, concluindo que o peso corporal nesse intervalo de idade deve apresentar resultados promissores em programas de seleção. O peso corporal em peixes tem estreita relação com medidas morfométricas dos animais, e em relação a esse aspecto, Reis Neto et al. (2014) encontraram valores de herdabilidade variando entre $0,28$ a $0,31$ para características de comprimento padrão, altura, largura, área e volume corporal em tilápias, sugerindo que essas características poderiam ser utilizadas de forma vantajosa como critério de seleção indireto, para melhorar características de carcaça, podendo ser incluídas em índices de seleção.

Existe muito poucas informações de parâmetros genéticos para o tambaqui, e os valores relatados apresentam diferenças na amplitude, envolvendo a mesma característica. Oliveira et al. (2013) encontraram valores de herdabilidade de $0,46$, variância genética aditiva de $0,177$ e variância fenotípica de $0,378$ para velocidade de crescimento, esses valores foram obtidos de um conjunto de dados de 838 peixes, e os valores genéticos aditivos variaram entre $0,830$ e $0,805$ g por dia, e a utilização de peixes selecionados levou à redução do ciclo de produção. Ao utilizar distintas estratégias de seleção, selecionado indivíduos dentro das famílias e pelo maior valor genético, não importando a família, o tempo médio de engorda foi reduzido em $8,9\%$ e $17,7\%$ para a primeira e segunda estratégias, respectivamente. Avaliando uma população de 198 tambaquis advindos de famílias originadas a partir de 12 fêmeas e oito machos do projeto AQUABRASIL, Melo (2016) registrou herdabilidade, para as medidas de comprimento corporal ($0,31$ e $0,46$) e ganho de peso diário ($0,44$ e $0,42$), para 12 e 24 meses, respectivamente.

Perazza (2016) avaliou uma amostra de 200 tambaquis, meio irmãos e irmãos completos originados de três casais e registrou $h^2 = 0,26$ aos 221 dias e $h^2 = 0,49$ aos 623 dias para peso vivo, com $h^2 = 0,41$ para ganho de peso diário. Relatou ainda $h^2 = 0,37$ e $0,19$ para comprimento padrão (cm), $h^2 = 0,41$ e $0,20$ para altura padrão (cm) e $h^2 = 0,27$ e $0,13$ para largura corporal (cm), respectivamente para idades de 221 e 623 dias. Para as características de carcaça tomadas aos 623 dias, relatou valores de $h^2 = 0,39$ para área de olho de lombo (AOL, em cm^2), mas quando considerou família como efeito fixo, a h^2 foi de $0,16$. Para a característica de espaçamento entre costelas (cm) o valor registrado para h^2 foi de $0,5$ quando o efeito de família foi considerado aleatório.

Finalmente Silva (2019), estudando um conjunto de 120 animais provenientes do projeto AQUABRASIL, encontrou valores nulos de herdabilidade para ganho de peso entre três e quatro anos e valor moderado ($0,27$) para incremento em comprimento no mesmo período, além de valores de $0,50$, $0,37$ e $0,17$ para idades de três, três e meio

e quatro anos, respectivamente. Com o aumento da idade dos animais, são esperados valores menores de herdabilidade para características de crescimento, ou seja, causas não genéticas parecem ser mais determinantes em animais mais velhos.

2.8. Resposta à seleção

A seleção artificial busca o aumentar número de alelos favoráveis à característica de interesse, assim essas forças empregadas podem aumentar ou diminuir o valor fenotípico para a característica, dependendo do objetivo da seleção. A forma de quantificar o aumento de alelos é avaliar a resposta à seleção (R) ou ganho genético (ΔG).

A magnitude do ganho genético depende da amplitude do diferencial de seleção: quanto melhor o fenótipo dos filhos em relação à média dos pais, melhor, e o fenótipo dos filhos pode ser influenciado pela variância fenotípica (σ^2_p), pela proporção (p) da população retida para reprodução e pela acurácia da seleção (Acc). Quando existe grande variação na população, aumenta-se a chance de encontrar animais com desempenho muito melhor do que a média, caso contrário, a variância diminui e a quantidade de animais mais próximos da média, aumenta. Em segundo lugar, se a proporção de progênie retidas na população for muito grande, a média dos pais continuará sendo maior. Desta forma, se os pais forem (continuarem) melhores que as progênie, não haverá progresso genético, i.e., quanto maior a proporção selecionada, menor será sua superioridade em relação à média dos pais. Por outro lado, uma menor proporção selecionada resultará em progênie com médias maiores, aumentando a amplitude entre média dos selecionados e seus pais. Por último, a acurácia de seleção, que representa a correlação entre o valor genético verdadeiro e o valor genético predito, indicará a quão acertada foi a seleção dos melhores.

A medida de proporção dos selecionados na população não é uma boa medida, não representa por si o quanto a progênie é melhor que seus pais e precisa ser avaliada em combinação com o tamanho da variação, o que é feito através da intensidade de seleção (i), que expressa a média fenotípica da proporção selecionada em unidades de variação, o desvio padrão (σ). Essa estatística é realizada para características quantitativas com distribuição normal. O valor fenotípico pode ser expresso como sendo “tantos” desvios padrão distantes da média, permitindo assim usar a proporção de progênie selecionadas e usar propriedades da distribuição normal, expressando esses desvios da média em desvios padrão fenotípicos.

3. MATERIAL E MÉTODOS

A simulação de altas taxas de reposição é importante, pois permitem sua utilização prática, sendo viáveis do ponto de vista técnico e econômico, envolvem menor custos em investimentos fixos e manutenção dos reprodutores. Os rebanhos de criadores ou núcleos devem ser propensos a absorver maiores custos indiretos para obter taxas maiores de ganho genético, porque os benefícios são transferidos para uma população muito maior (Belonsky e Kennedy, 1988).

3.1. Simulação das populações

Para que se pudesse representar cenários hipotéticos de programas de melhoramento genético aplicados às populações do peixe tambaqui, *Colossoma macropomum*, que pudessem serem replicados em populações reais, representando situações que ocorrem ou poderiam estar ocorrendo nas produções de juvenis de peixes nativos do Brasil, as populações foram simuladas com o Software QMSim (Sargolzaei e Schenkel, 2009).

Os fenótipos não foram considerados como medidas específicas, foram representando representados por três níveis de herdabilidades, de forma que representassem valores usuais realísticos, e que permitissem discussões em termos de aplicação prática dos resultados. Para tanto, não foram atribuídos valores de média e variância para determinada característica, mas sim considerados apenas os desvios obtidos, com média zero e variância um.

Para obtenção dos dados foram geradas 100 réplicas para cada cenário, como fossem utilizados valores médios de 100 produtores de alevinos de tambaqui, aumentando a representatividade do experimento e atendendo às pressuposições de normalidade e independência dos erros.

A população histórica foi considerada a mesma tanto para o experimento 1 como para o experimento 2, as diferenças ocorreram na geração das populações recentes.

3.2. População histórica

Utilizando-se dos argumentos de constituição de populações recentes, a partir de uma população histórica original de 10.000 indivíduos, em acasalamentos aleatórios e igual possibilidades de pertencerem ao sexo masculino ou feminino e desta forma permaneceram constantes por 1.000 gerações, na milésima primeira geração foi introduzido um evento conhecido por gargalo genético, que consiste na redução abrupta do tamanho efetivo da população para 600 animais. A redução da população tem objetivo de gerar deriva genética e, por consequência, eventos de desequilíbrio de ligação (LD). Ocorrido o gargalo genético, a população é considerada em expansão, e representa os estoques de peixes silvestres, i.e., encontrado na natureza, portanto ainda sem passar por domesticação. Desta forma, apenas duas forças evolutivas foram consideradas nesta etapa: a mutação e deriva. Para simular as populações recentes, a população histórica foi expandida para 2000 animais, que deram origem às populações recentes, retiradas da última geração da população histórica; os acasalamentos dentro desse período foram aleatórios com igual probabilidade de produzirem machos e fêmeas (Figura 1).

Figura 1. Estrutura das populações simuladas em QMSim para h^2 de 0,15, 0,30 e 0,45 para diferentes relações de número de machos por fêmea desovada e taxa de reposição dos parentais.

3.3. Populações recentes

As populações recentes surgiram depois de cinco gerações de expansão da população histórica, a partir de um pool de 2.000 animais na geração 1.205. Essa geração é o marco do início da população recente; a geração silvestre continua na natureza e uma fração pequena de indivíduos é capturada para estabelecer o início da domesticação. As populações recentes advêm da necessidade de criação de peixes em confinamento. Desta forma considerou-se a busca de animais na natureza, portanto animais silvestres, e consequente alocação em estruturas criadas pelo homem, desta forma iniciando o processo de domesticação. Talvez o registro mais antigo de início da domesticação do tambaqui seja com a criação do Centro de Pesquisas em Aquicultura Rodolpho Von Ihering, pelo DNOCS em 1972.

3.4. Simulação de dados para o experimento 1

As simulações foram realizadas com base nas operações tradicionais de reprodução de tambaquis no Tocantins e sul do Pará. Foram simulados cenários que descrevessem o manejo tradicional utilizado por incubatórios dessa espécie, de forma que os níveis dos fatores possam confrontar alternativas que possam ser implementadas no manejo usual desses estabelecimentos. Dentro desse contexto, as populações recentes foram definidas de forma que

pudessem representar o tamanho médio das unidades de produção de alevinos usuais, assim, optou-se por permanecer com essas populações em tamanho efetivo de 64 parentais ($N_e=64$).

Foram consideradas três valores de herdabilidade, duas relações diferentes entre número de machos para cada fêmea (RL), e quatro níveis para a taxa de reposição (TR), configurando um fatorial $3 \times 2 \times 4$, totalizando 24 cenários (Tabela 2). Para efeito de análises, foram considerados apenas os valores da décima geração de cada cenário, em que se comparou médias obtidas dos valores de endogamia na população e dos valores genéticos dos indivíduos, os valores que precedem a décima geração são utilizados de forma demonstrativa e com objetivo de ilustrar o comportamento a cada geração até a geração de interesse do estudo.

Tabela 2. Descrição dos cenários simulados, conforme herdabilidade, relação de machos para cada fêmea e taxa de reposição.

h ²	RL	TR			
		25%	50%	75%	100%
0,15	1:1	H15RL1TR25	H15RL1TR50	H15RL1TR75	H15RL1TR100
	2:1	H15RL2TR25	H15RL2TR50	H15RL2TR75	H15RL2TR100
0,30	1:1	H30RL1TR25	H30RL1TR50	H30RL1TR75	H30RL1TR100
	2:1	H30RL2TR25	H30RL2TR50	H30RL2TR75	H30RL2TR100
0,45	1:1	H45RL1TR25	H45RL1TR50	H45RL1TR75	H45RL1TR100
	2:1	H45RL2TR25	H45RL2TR50	H45RL2TR75	H45RL2TR100

h², herdabilidade; RL, relação de macho inseminante para cada fêmea desovada; TR, taxa de reposição.

Os modelos utilizados na comparação das médias das variáveis dependentes, foram descritos utilizando-se a seguinte expressão matemática:

$$y_{ijk} = RL_i + TR_j + i_{ij} + \varepsilon_{ijk};$$

$$\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$$

em que: y_{ijk} representa o valor do i-ésimo nível para a relação machos: fêmea no j-ésimo nível da taxa de reposição da k-ésima repetição (para as observações de endogamia e valores genéticos); RL_i é o valor correspondente ao i-ésimo nível da relação machos: fêmeas; TR_j é o valor correspondente ao j-ésimo nível da taxa de reposição; i_{ij} refere-se à interação entre os níveis dos fatores de relação machos e fêmeas com a taxa de reposição; ε_{ijk} é o erro experimental entre o i-ésimo nível do fator relação machos e fêmeas com o j-ésimo nível do fator da taxa de reposição da k-ésima repetição; $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ é a pressuposição do erro experimental, suposto normal e independentemente distribuído com média 0 e variância comum.

3.5. Simulação de dados para o experimento 2

As simulações foram realizadas com base nas operações tradicionais de reprodução de tambaquis no Tocantins e sul do Pará. Alguns criadores foram entrevistados sobre a forma que realizam a alevinagem de dessa espécie (Anexo 1). Foram simulados cenários para duas relações diferentes entre número de machos para cada fêmea, quatro opções de taxa de reposição para três valores de herdabilidade. As simulações dos diversos cenários foram realizadas através do software QMSim (Sargolzaei e Schenkel, 2009).

A população histórica foi desenhada de modo que ocorressem no tempo eventos históricos, como crescimento, estabilização, gargalo genético e expansão, formando populações atuais de linhagens específicas. No

primeiro passo da simulação, partindo de uma população com $N_e = 10.000$ animais, com igual probabilidade de nascer macho ou fêmea em equilíbrio de ligação permanecendo discreta e constante por 1000 gerações, com um gradual decréscimo do N_e de 10000 para 6000 em seis gerações e para 600 depois de mais 100 gerações, com objetivo de gerar desequilíbrio de ligação (LD) inicial.

O número de indivíduos de cada sexo permaneceu o mesmo nesta etapa e o sistema de acasalamento foi baseado na união aleatória de gametas, amostrados aleatoriamente do total de gametas masculinos e femininos. Desta forma, apenas duas forças evolutivas foram consideradas nesta etapa, a mutação e deriva.

Para simular as populações recentes, a população histórica foi expandida para 2000 animais, e deram origem às populações recentes, retiradas da última geração da população histórica, os acasalamentos seguiram por mais 10 gerações, conforme a relação de macho para fêmea em reprodução e taxa de reposição, esse evento foi repetido 100 vezes para gerar informações consistentes e permitir que análise de variâncias sejam utilizadas entre as populações simuladas, o esquema com a estrutura da simulação das populações no QMSim pode ser observado na Figura 2.

Figura 2. Estrutura das populações simuladas no QMSim para h^2 de 0,15, 0,30 e 0,45 para diferentes estratégias de seleção genética aplicada em populações simuladas.

3.6. Descrição das populações originais

A população silvestre (S) é considerada aquela que permanece nos rios e lagos após a expansão da população. É considerada uma população recente que passou pelos mesmos processos evolutivos das populações estudadas, exceto pelo fato de não estarem domesticadas, e realiza desova e fertilização naturais de forma aleatória, no fenômeno denominado de piracema.

Para a população sem seleção (NS), foi criado um cenário realístico, como se os indivíduos fossem capturados na natureza e condicionados à para reprodução em confinamento. Os peixes desta população eram objeto de reprodução induzida utilizando-se dois machos para uma fêmea, os acasalamentos foram considerados aleatórios e com igual chance de nascimentos de machos e fêmeas.

Na população em seleção fenotípica (PHE), considerou-se que os animais foram capturados na natureza, domesticados para reprodução em confinamento, e identificados individualmente por chip eletrônico. Na reprodução induzida foram utilizados dois machos para cada fêmea, os acasalamentos foram direcionados para animais que apresentavam o melhor fenótipo de interesse, com chances iguais de nascimentos de machos e fêmeas.

Para a população com seleção baseado no seu valor genético verdadeiro (EBV), os animais foram capturados na natureza, domesticados para reprodução em confinamento, considerou-se a fertilização de cada fêmea por apenas um macho em acasalamentos dirigidos com objetivo de acasalar indivíduos com base nos maiores valores genéticos (EBV) e com distância genética adequada para evitar endogamia, considerando-se chances iguais de nascimentos de machos e fêmeas.

3.7. Introgessão

A introgessão foi considerada como uma entrada única de animais de origem diferente da população original, como o objetivo de introduzir variabilidade genética, com o objetivo de conter ou reduzir a endogamia e selecionar novos alelos favoráveis à característica representada pela sua herdabilidade.

A introgessão ocorreu na décima geração, e cada cenário continuou com o delineamento inicial, a população original por mais dez gerações e receberam introgessão de outras duas populações, de forma que essas populações passaram a apresentar dois cenários diferentes da população original, a partir da 11ª geração estendendo-se até a 20ª geração, onde as foram comparadas as endogamias e valores genéticos para cada grupo de três populações, chamadas de receptoras.

As populações originais e as receptoras, não sofreram alterações no tamanho do plantel de reprodutores, permanecendo com iguais N_e . O QMSim, ignora os relacionamentos de pedigree na geração a zero, então a continuidade da população demonstra na primeira geração baixo relacionamento genético (Figura 2).

Os cenários construídos nas populações secundárias, surgiram da observação dos detalhes de manejo adotados nas pisciculturas de alevinagem, como introdução de animais silvestres e animais oriundos de outra piscicultura com alguma seleção pelo fenótipo, sempre mantendo o tamanho efetivo em $N_e=64$. Foram ainda simulados cenários de introdução de animais de criatórios com seleção pelo modelo animal, os quais tiveram introdução de silvestres em dois níveis: 25 e 50%. Os cenários foram desenhados com o propósito de representarem alguns modelos realísticos de produção de alevinos encontrados na piscicultura brasileira para peixes nativos amazônicos e pela idealização de cenários com método de seleção utilizando modelo animal, na Tabela 3 observa-se a composição das populações depois de considerarmos a introdução.

A população de não selecionados (NS) foi simulada com 48 machos e 24 fêmeas vindas da população histórica e que foram acasalados na proporção de dois machos para cada fêmea, sem controle de pedigree e sem seleção, tendo apenas o intuito de produzir alevinos e vender para a terminação. A taxa de reposição foi considerada em 25% por geração, de forma que a toda a população tenha a chance de ser a mais tardia a ser substituída.

A população com seleção fenotípica (PHE), também oriunda da população histórica, constituída de 48 machos e 24 fêmeas; para estabelecimento da relação macho: fêmea em 2:1, os animais eram selecionados com base peso corporal. A taxa de reposição foi considerada em 25% por geração, de forma que a toda a população tivesse a chance de ser a mais tardia a ser substituída.

População com seleção pela metodologia de modelo animal com restrição no acasalamento entre indivíduos aparentados (EBVLF), com a mesma origem na população histórica, foram constituídas por 32 machos e 32 fêmeas, e as características idealizadas para essa população decorrem da necessidade de selecionar por valor genético obtido pelo modelo animal e utilizando algum critério de restrição no acasalamento entre parentes. Peixes são animais que geram dificuldades no controle individual, para aplicação dessa metodologia, pressupomos que os animais foram identificados individualmente com microchips, que apresentam taxas nulas de perdas, quando aplicados em animais acima de 3 g, sem afetar crescimento ou mortalidade (Navarro et al, 2006). Esse sistema controla eficientemente o plantel, gera segurança pela alta eficiência na leitura, mas é descrito como uma técnica economicamente inviável para registros de pedigrees, pelo alto custo de implantação (Turra, 2013), e conforme o a taxa de reposição aplicada, poderia ser substituído de 25% a 100% a cada 4 anos.

População com seleção pela metodologia de modelo animal, com características BLUP, para altos valores genéticos (EBVHV), se diferencia da população EBVLF pela forma de condução dos acasalamentos, também entre semelhantes, mas respeitando-se o ranqueamento, independentemente do relacionamento genético, não há restrição nos acasalamentos. O QMSim realiza o acasalamento de todos os animais envolvidos, e ordena os maiores valores genéticos com menores relacionamento genético.

Tabela 3. Populações simuladas geradas a partir da décima geração das populações originais, designadas de populações secundárias.

Populações Originais	Nível de Substituição	Característica da população introduzida	População Secundária
NS	0%	-	NS
NS	50%	Seleção fenotípica	NS50PHE
NS	50%	Seleção BLUP	NS50EBV
PHE	0%	-	PHE
PHE	50%	Silvestres	PHE50S
PHE	50%	Seleção BLUP	PHE50EBV
EBVLF	0%	-	EBVLF
EBVLF	25%	Silvestres	EBVLF25S
EBVLF	50%	Silvestres	EBVLF50S
EBVHV	0%	-	EBVHD
EBVHV	25%	Silvestres	EBVHD25S
EBVHV	50%	Silvestres	EBVHD50S

3.8. Análises

Para efeito de análises, foram considerados apenas os valores da décima geração de cada cenário das populações secundárias, ou seja, seria a vigésima geração após a “domesticação”. Foram comparadas as médias dos valores de endogamia na população e dos valores genéticos dos indivíduos. Os valores das gerações que precedem a décima geração são utilizados de forma demonstrativa e com objetivo de ilustrar o comportamento a cada geração até a geração de interesse do estudo. Assim, os modelos utilizados na comparação das médias das variáveis dependentes foram descritos utilizando-se a seguinte expressão:

$$y_{ij} = pop_i + \varepsilon_{ijk};$$

$$\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$$

em que, y_{ij} representa o valor de endogamia ou valor genético do animal pertencente à i -ésima população população na j -ésima repetição; repetição; pop_i se refere à i -ésima população; ε_{ijk} é o erro experimental entre a i -ésima população na j -ésima repetição; $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ é o resíduo, ou erro experimental, suposto normal e independentemente distribuído, com média 0 e variância comum.

3.8.1. Predição dos valores genéticos pelo modelo animal

A predição dos valores genéticos pelo QMSim utiliza apenas os valores fenotípicos e efeitos aleatórios no modelo, através do emprego do método de gradiente conjugado, os efeitos fixos são zerados. Os resultados são os valores genéticos verdadeiros, como se estivesse sendo obtidos pela metodologia de avaliação genética baseada na teoria dos modelos mistos (Henderson, 1975), com características BLUP (“best linear unbiased prediction” - melhor predição linear não viesada), e consagrado pelo uso da nomenclatura de modelo animal (Van Vleck, 1993), expressa como:

$$y = X\beta + Zu + e$$

sendo: y o vetor que contém o valor do fenótipo para cada animal (n) mensurado; os efeitos fixos β é o vetor dos efeitos ambientais identificáveis, e X é a matriz de incidência (nesse caso, não forneceram informações ao modelo); u é o vetor de efeitos aleatórios representa os valores genéticos dos animais; Z é a matriz de incidência, com valores de zero e um, associa os valores dos efeitos genéticos aos valores fenotípicos observados; e é o vetor de efeitos ambientais não identificáveis chamados de efeitos residuais.

O modelo animal utiliza de forma simultânea as informações do candidato à seleção e desempenho de seus parentes. Se a fonte de informação tem como base o pedigree, é chamada de seleção pelo pedigree; a informação de relacionamento genético é proveniente dos registros de genealogia dos animais.

3.8.2. Ganho genético

A forma de quantificar a resposta à seleção (R) ou ganho genético (ΔG) é determinar o produto entre o diferencial ou pressão de seleção (S), que representa a mudança da média do valor da característica da população melhorada em relação à população que a originou, e a herdabilidade, uma vez que como nem toda mudança de valor do fenótipo ou superioridade é transmitida aos descendentes, mas sim apenas a fração referente à variação genética aditiva, o produto dessas variáveis é o ganho genético por geração (Falconer e Mackay, 1996).

$$R = h^2 S$$

A resposta à seleção mede o ganho por geração, quanto maior for o intervalo de anos entre as gerações, mais lento é o progresso genético, descrito pela equação:

$$R = \frac{h^2 S}{\text{anos}}$$

Desta forma pode-se dizer que o ganho genético é tão maior quanto maior forem a herdabilidade da característica e a pressão de seleção e tão menor quanto menor for(em) o(s) intervalo(s) de geração(ões). A herdabilidade pode ser entendida como a proporção de variância fenotípica de uma característica decorrente da variância genética aditiva, e representa o potencial para gerar uma resposta à seleção para uma determinada característica. Características com valores de herdabilidade entre 0,15 e 0,5 podem responder bem à seleção, embora existam procedimentos e análises estatísticas que possam efetivamente selecionar características de baixa herdabilidade (Gjedrem, 2005). O diferencial de seleção pode ser aumentado quando se retém progênie menores e com maiores desvios fenotípicos (σ_p), e o intervalo de gerações maximiza o ganho genético à medida que se mantém por menor tempo os progenitores na população.

De maneira geral, as características quantitativas assumem uma distribuição normal, e o diferencial de seleção pode ser expresso como desvio padrão fenotípico, chamado de intensidade de seleção (i) obtido pela razão entre o diferencial de seleção e o desvio padrão fenotípico, dependentes da proporção da população incluída no grupo (Falconer, 1960). A intensidade de seleção apresenta valores fixos para uma mesma proporção de seleção (%); os valores não variam, podem ser tabelados e independem da população e da espécie em seleção (Falconer e Mackay, 1987).

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

O ganho genético indica a direção e magnitude da seleção, para maior ou menor ganho, e pode ser medido no tempo através do intervalo de gerações. O intervalo de geração (IG) foi calculado conforme descrição de Falconer e Mackay (1996), calculando a média de idade dos pais por ocasião do nascimento de suas progênie que serão mantidas em reprodução. Conforme estabelecido no sistema de reposição, os intervalos de geração foram diferentes entre os cenários, pois dependiam da TR empregada, i.e., quanto maior a TR, menor o IG. Desta forma, o cenário com TR100, apresentaria o menor IG e o cenário TR25 teria o maior IG. Como a espécie considerada alcança maturidade sexual aos três anos, e tomando como exemplo a os progenitores que são substituídos totalmente a cada geração, obtém-se um intervalo de gerações de 36 meses, gerando uma taxa de reposição anual de 25%. A expressão matemática que define o ganho genético é:

$$\Delta G = \frac{h^2 i \sigma_p}{IG}$$

Os ganhos genéticos foram calculados a partir da regressão linear simples das respectivas médias dos valores genéticos de cada geração e para cada cenário de simulação de seleção aplicado em função das gerações. A estatística t foi utilizada para testar a hipótese de nulidade, que verifica se o coeficiente de regressão é igual a zero, utilizando-se o seguinte modelo:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$$

em que:

y_i : é o valor genético médio dos animais para a geração i ;

β_0 : é o intercepto da reta;

β_1 : é o coeficiente de inclinação da equação;

x_i : representa a $i^{ésima}$ geração;

ε_i : representa o erro aleatório associado à $i^{ésima}$ informação, $N(0,1)$.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Experimento 1

A endogamia nas populações recentes foi nula (zero) nas gerações zero e um, e a partir da segunda geração os valores de endogamia aumentaram continuamente até a décima geração (Figura 3). Pode-se observar pela fórmula de inclinação da reta que o coeficiente de endogamia diminuiu com o aumento do valor da herdabilidade; para as herdabilidades de 0,15, 0,30 e 0,45, os respectivos valores de endogamia foram: 6,0%, 5,4% e 5,0% por geração. Os valores de endogamia acumulada na 10ª geração foram de 55,17, 49,43 e 45,98% para herdabilidades de 0,15, 0,30 e 0,45, respectivamente. Apesar de existirem diferenças entre os cenários de herdabilidades, o fato mais importante foi o alto valor de endogamia para qualquer dos coeficientes de herdabilidade, pois ultrapassaram o valor de referência indicado por Bentsen e Olesen (2002), de até 1% por geração, e por Gjedrem e Baranski (2009), que recomendam 0,5% por geração, ainda que 1% mais tolerável.

Figura 3. Coeficiente de endogamia na população para diferentes herdabilidade depois em 10 gerações.

As taxas de endogamia diminuíram com o aumento da herdabilidade. De fato, em seleção pela modelo animal, espera-se aumento nas taxas de endogamia (Sonesson et al. 2005), pois a utilização da matriz de relacionamento atribui maior valor a animais relacionados. Esse fato pode ter acentuado a endogamia em características de baixa herdabilidade, uma vez que há dificuldade em selecionar com base no fenótipo, atribuindo maior importância à família e consequente seleção de animais relacionados. Os valores médios entre os cenários de herdabilidades não foram comparados entre si, uma vez que a herdabilidade é um atributo específico e intrínseco

para cada característica de uma determinada população para um particular ambiente (Cardellino e Rovira, 2000) e as análises foram estratificadas por cada herdabilidade em questão, como descrito a seguir.

4.1.1. Características de baixa herdabilidade ($h^2=0,15$) na 10ª geração das populações originais:

O modelo analisado consistiu na presença de duas variáveis independentes: a quantidade de machos usadas para fertilizar cada fêmea (RL) e a taxa de reposição do plantel (TR). Como o modelo não apresentou interação entre os fatores, as inferências podem ser realizadas para cada fator em separado (Tabela 4).

Tabela 4. Análise de variância para taxa de endogamia em característica de baixa herdabilidade ($h^2=0,15$).

Fonte Variação	GL	QM	Valor F	P>F
Taxa reposição (TR)	3	0.3754	50.46	<0,0001
Relação de machos por fêmea (RL)	1	0.1086	14.6	0,0001
TR*RMF	3	0.0074	1	0,3917

Para valores de baixa herdabilidade ($h^2= 0,15$), a utilização de um macho para cada fêmea desovada, resultou em menores valores de endogamia em comparação à utilização de dois machos para cada fêmea (Tabela 5), concordando com os resultados de Gjerde et al. (1996), que encontraram menores endogamias para relações diferentes de machos para uma fêmea, mas apenas quando o número efetivo da população era aumentado. O aumento do número de machos que servem fêmeas, acarreta em decréscimo na variabilidade genética da população, mantendo mais filhos por parental macho, podendo reter nessa população tanto os alelos favoráveis, como os desfavoráveis, gerando como consequência, interferindo no tempo total uma determinada população conseguir responder à seleção (Cunha et al., 2004). A taxa de reposição levou à diminuição da endogamia, mas apenas quando foi realizada a substituição total dos reprodutores por geração. As TR em 25%, 50% e 75% não apresentaram diferenças entre si, não apresentando eficiência na contenção da taxa de endogamia, para características de baixa herdabilidade (Tabela 5).

Tabela 5. Taxas de endogamia para baixa herdabilidade ($h^2=0,15$), para diferentes taxas de reposição da população na décima geração.

RL	TR25	TR50	TR75	TR100	Médias
RL1:1	0,5593	0,5735	0,5599	0,4674	0,5400 a
RL2:1	0,5768	0,5952	0,5731	0,5082	0,5633 b
Médias	0,5680 a	0,5843 a	0,5665 a	0,4878 b	0,5517

Médias das TR nas colunas, seguidas de letras diferentes são diferentes entre si ($p>0,0001$) pelo teste F; médias nas linhas seguidas de letras diferentes, diferem-se entre si, pela aplicação do teste de Tukey ($p>0,0001$); RMF1:1, relação de 1 macho para 1 fêmea; RMF, relação de 2 machos para 1 fêmea; TR25, taxa de reposição em 25%; TR50, taxa de reposição em 50%; TR75, taxa de reposição em 75% e TR100, taxa de reposição em 100%.

O comportamento das médias dos fatores combinados evidencia o comportamento padronizado para RL, além de não haver interação entre os fatores RL e TR para herdabilidade de 0,15 (Figura 4). O mais interessante para

redução das taxas de endogamia seria utilizar apenas um macho para cada fêmea desovada e renovar totalmente o plantel a cada geração, no entanto o melhor resultado ainda é considerado alto, atingindo 4,76% por geração.

Figura 4. Valores médios para RL de acordo com a TR aplicada nas populações simuladas, para características de baixa, média e alta herdabilidade.

4.1.2. Características de média herdabilidade ($h^2=0,30$) na 10ª geração das populações originais:

As análises para relação de machos para fêmeas (RL) e de taxa de reposição (TR) apresentaram diferenças pelas análises de variâncias, não apresentando interação entre os fatores TR e RL (Tabela 6).

Tabela 6. Análise de variância para taxa de endogamia, para característica de média herdabilidade ($h^2=0,30$)

Fonte Variação	GL	QM	Valor F	P>F
Taxa reposição (TR)	3	0,4693	61,3	<0,0001
Número machos por fêmea (RL)	1	0,1349	17,62	<0,0001
TR*RL	3	0,0221	2,88	0,0351

O nível de significância estipulado para determinar efeito foi de $P<0,001$.

A RL pode ser analisada pelo teste F global; no entanto as taxas de reposição devem ter as médias marginais analisadas utilizando a estatística de Tukey (Tabela 6). Semelhante ao que ocorreu em baixa herdabilidade, a RL1:1 apresentou menor valor para endogamia, as maiores taxas de reposição de 75% e 100% diferiram entre si e apresentaram vantagens no seu uso, indicando que para o controle efetivo de endogamia em herdabilidades médias, seria vantajoso utilizar RL1:1 e TR100%. No entanto, ressalta-se que a indicação apesar de ser eficiente na contenção da endogamia, apresentou 3,99% de endogamia por geração.

Tabela 7. Taxas de endogamia para baixa herdabilidade ($h^2=0,30$), para diferentes taxas de reposição da população na décima geração.

RL	TR25	TR50	TR75	TR100
RL1:1	0,5298 Aa	0,5054 Aab	0,4912 Ab	0,3989 Ac
RL2:1	0,5341 Ba	0,5386 Aa	0,5058 Aa	0,4507 Bb

Médias da TR nas colunas, seguidas de letras maiúsculas diferentes são diferentes entre si ($p<0,001$) e médias das RL nas linhas, seguidas de letras minúsculas diferentes, diferem-se entre si ($p<0,05$) pelo teste Tukey. RMF1:1, relação de 1 macho para 1 fêmea; RMF, relação de 2 machos para 1 fêmea; TR25, taxa de reposição em 25%; TR50, taxa de reposição em 50%; TR75, taxa de reposição em 75% e TR100, taxa de reposição em 100%.

4.1.3. Características de alta herdabilidade ($h^2=0,45$) na 10ª geração das populações originais:

Para características de média a alta herdabilidade (0,45), a análise variância indicou que não há efeito RL na taxa de endogamia, mas há diferenças entre as variâncias na TR. Como existiu interação entre os fatores, há necessidade de realizar o desdobramento da interação, analisando as variações de TR para cada nível de RL e a variação dos níveis de RL, fixando os níveis de TR (Tabela 8).

Tabela 8. Análise de variância para taxa de endogamia, para característica de alta herdabilidade ($h^2=0,45$).

Fonte Variação	GL	QM	Valor F	P>F
Taxa reposição (TR)	3	0,8730	119,67	<0,0001
Número machos por fêmea (RL)	1	0,0117	1,61	0,2052
TR*RMF	3	0,1364	18,7	<0,0001

O efeito da relação de números de machos para cada fêmea desovada sobre a taxa de endogamia, dependeu da reposição empregada, quando a taxa de reposição foi de 25%, utilizar um macho para uma fêmea aumentou a endogamia ao maior nível, quando comparada com qualquer outro cenário. Para outras taxas de reposição a melhor estratégia continuou sendo a utilização da RL1:1 (Tabela 9).

Tabela 9. Taxas de endogamia para baixa herdabilidade ($h^2=0,45$), para diferentes taxas de reposição da população na décima geração.

Modelo de acasalamento	TR25	TR50	TR75	TR100
RL1:1	0,5712 Aa	0,4731 Ab	0,4237 Ac	0,3557 Ad
RL2:1	0,5035 Ba	0,4910 Aa	0,4526 Bb	0,4074 Bc

Médias nas linhas representam as TR e quando seguidas de letras maiúsculas, diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$); Médias nas colunas representam as RL e quando seguidas de letras minúsculas diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$), pelo teste Tukey; RL1:1, relação de 1 macho para 1 fêmea; RL2:1, relação de 2 machos para 1 fêmea; TR25, taxa de reposição em 25%; TR50, taxa de reposição em 50%; TR75, taxa de reposição em 75% e TR100, taxa de reposição em 100%.

Desta forma a recomendação para reduzir ao máximo o valor de endogamia na população continua sendo a utilização da máxima reposição do plantel e utilização de RL1:1, combinação que resultou em 35,57% de taxa de endogamia acumulada na 10ª geração, que distribuída ao longo do tempo, representa 3,56% por geração. O efeito da interação representado na Figura 4, comprova que há uma inversão de valores quando na combinação entre RL e

TR; para qualquer cenário (TR50, TR75 e TR100), a endogamia é menor para RL1:1, com exceção de TR25 onde a endogamia é menor para RL1:1.

4.1.4. Valores Genéticos (VG)

O principal objetivo do trabalho foi encontrar alternativas para controle da endogamia, devido aos potenciais efeitos deletérios que ela pode ocasionar, provocando aumento de homozigose, de forma que características indesejáveis de menor ocorrência na população possam ter sua frequência de ocorrência aumentada na população. No entanto, conter a endogamia pode também reduzir a frequência de alelos favoráveis na população (Carneiro et. al., 2007), o que implicaria na redução do valor genético dos animais.

O balanço entre taxa de endogamia e valor genético deve ser analisado em conjunto. Como os cenários de simulação são realizados com apenas uma característica, a fixação dessa característica pela homozigose pode favorecer o VG. No entanto, outras características podem estar sendo prejudicadas, seja por efeito correlacionado ou desequilíbrio de ligação. Através dos valores genéticos verdadeiros, analisa-se o comportamento das diversas populações simuladas para cada herdabilidade. Como as análises dos valores das médias para $h^2 = 0,15$ não detectaram interação significativa, pode-se concluir em separado para cada fator em questão, através das médias marginais (Tabela 10).

Tabela 10. Valores genéticos (VG) para características de baixa herdabilidade ($h^2=0,15$), para diferentes RL e TR na décima geração das populações originais simuladas.

Modelo de acasalamento	TR25	TR50	TR75	TR100	Médias
RL1:1	2,4898	2,9503	3,1884	3,2504	2,9697 A
RL2:1	2,6706	3,2358	3,4289	3,5595	3,2237 B
Médias	2,5802 a	3,0931 b	3,3087 c	3,4049 d	3,0967

Médias nas linhas representam as TR e quando seguidas de letras maiúsculas, diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$); Médias nas colunas representam as RL e quando seguidas de letras minúsculas diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$), pelo teste Tukey; RL1:1, relação de 1 macho para 1 fêmea; RL2:1, relação de 2 machos para 1 fêmea; TR25, taxa de reposição em 25%; TR50, taxa de reposição em 50%; TR75, taxa de reposição em 75% e TR100, taxa de reposição em 100%.

Analisando as médias marginais para VG conclui-se que quanto maior a taxa de reposição, maior é o ganho genético nas populações. Para a relação de machos pra fêmeas (RL), quando se utilizou um macho para fertilizar uma fêmea desovada, houve menor valor genético médio na população, com uma desvantagem de 8,55%, em relação ao utilizar-se dois machos para cada fêmea desovada (Tabela 10). Em relação à TR, a diferença entre o melhor (TR100) e o pior (TR25) resultado para VG apresentou uma maior amplitude, com diferença de 31,96%. Apesar da RL ser importante no controle da endogamia, a TR tem maior impacto na contenção dos valores de endogamia. No entanto, para média herdabilidade ($h^2 = 0,30$), encontra-se efeitos na interação entre os fatores. Assim não é possível analisar as médias marginais, mas realizar o desdobramento da interação de cada nível de um fator fixando o outro fator correspondente. A interação gerou inversão da recomendação dos fatores, mas variou a magnitude das diferenças ocorridas na utilização das diferentes RL para cada TR aplicada (ver Figura 4).

O desdobramento das interações, através dos valores médios revelam que para qualquer TR, a RL2:1 sempre favoreceu o aumento do VG. Da mesma forma, os aumentos em TR favoreceram o VG. O maior VG foi

obtido para a combinação de TR100 x RL2:1, seguida de TR75 x RL2:1. O melhor valor para VG obtido na RL1:1 foi para TR100, o que seria equivalente a utilizar TR50 em RL2:1, e seria 9,07% inferior ao VG do maior VG obtido na simulação (Tabela 11). O menor valor genético encontrado foi para a combinação entre RL1:1 e TR25, que apresentou VG=3,96; a diferença entre esse valor para o maior valor genético para RL1:1, foi para TR100, apresentando diferença de 25,33% a favor da maior TR.

Tabela 11. Valores genéticos (VG) para características de média herdabilidade ($h^2=0,30$), para diferentes RL e TR na décima geração das populações originais simuladas.

Modelo de Acasalamento	TR25	TR50	TR75	TR100
RL1:1	3,9634 Aa	4,6620 Ab	4,8646 Ac	4,9674 Ac
RL2:1	4,1833 Ba	4,9023 Bb	5,2900 Bc	5,4181 Bc

Médias nas linhas representam as TR e quando seguidas de letras maiúsculas, diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$); Médias nas colunas representam as RL e quando seguidas de letras minúsculas diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$), pelo teste Tukey; RL1:1, relação de 1 macho para 1 fêmea; RL2:1, relação de 2 machos para 1 fêmea; TR25, taxa de reposição em 25%; TR50, taxa de reposição em 50%; TR75, taxa de reposição em 75% e TR100, taxa de reposição em 100%.

Figura 5. Valores genéticos (VG) médios para RL de acordo com a TR, aplicadas às populações simuladas, para características de baixa, média e alta herdabilidade.

Por fim, a análise de variância dos valores genéticos para características de alta herdabilidade ($h^2 = 0,45$), demonstrou interação entre os fatores RL e TR. Não houve inversão dos valores médios, mas as magnitudes dos valores não permitiram concluir para cada fator em separado. A análise para cada combinação entre níveis de um fator, fixando o outro fator, está apresentada na Tabela 11, e as diferenças entre as magnitudes das médias podem ser visualizadas na Figura 5.

Seguindo o comportamento das outras herdabilidades, a utilização da RL2:1 para qualquer TR melhorou o VG médio da população, bem como o aumento na TR para qualquer RL melhorou os valores genéticos médios da população. No entanto, a diferença nas magnitudes dos valores para cada média, indicou que o melhor VG para

TR1:1 foi semelhante a TR50 x RL2:1 e TR75 x RL1:1, mas apresentou desempenho 9,48% inferior ao melhor resultado obtido para VG médio das populações (TR100 x RL2:1). A pior média para VG obtido foi quando se utilizou a combinação dos níveis dos fatores em TR25 x RL1:1, indicando que se a opção for utilizar TR25, a melhor RL a ser utilizada é TR2:1, como tradicionalmente o fazem as pisciculturas comerciais.

Tabela 12. Valores genéticos (VG) para características de média herdabilidade ($h^2=0,45$), para diferentes RL e TR na décima geração das populações originais simuladas.

Modelo de Acasalamento	TR25	TR50	TR75	TR100
RL1:1	2,4737 Aa	6,0075 Ab	6,2143 Ab	6,3709 Ac
RL2:1	5,5252 Ba	6,3777 Bb	6,7478 Bc	6,9750 Bd

Médias nas linhas representam as TR e quando seguidas de letras maiúsculas, diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$); Médias nas colunas representam as RL e quando seguidas de letras minúsculas diferentes, diferem-se entre si ($p<0,001$), pelo teste Tukey; RL1:1, relação de 1 macho para 1 fêmea; RL2:1, relação de 2 machos para 1 fêmea; TR25, taxa de reposição em 25%; TR50, taxa de reposição em 50%; TR75, taxa de reposição em 75% e TR100, taxa de reposição em 100%.

4.1.5. Ganho genético

Conforme descrito, o método de seleção emprego foi a seleção pelo modelo animal. O principal objetivo dessa avaliação foi avaliar o efeito das combinações de RL e TR sobre a endogamia da população. Não seria de interesse preservar a endogamia a baixos níveis, se não houvesse progresso genético. Por esse motivo, foi preconizado que a melhor combinação entre RL e TR deve ser aquela que mantenha a endogamia em menores níveis, permitindo que ocorra progresso genético.

Tabela 13. Intensidade de seleção (em desvios padrão) aplicada de acordo com a TR e RL utilizada.

Modelo de Acasalamento	TR25	TR50	TR75	TR100
RL1:1	2,05	1,76	1,55	1,40
RL2:1	2,19	1,90	1,72	1,58

DP, desvios padrão; RL1:1, relação de 1 macho para 1 fêmea; RL2:1, relação de 2 machos para 1 fêmea; TR25, taxa de reposição em 25%; TR50, taxa de reposição em 50%; TR75, taxa de reposição em 75% e TR100, taxa de reposição em 100%.

Não houve controle da intensidade de seleção, uma vez que foram selecionadas 10 progênes por casal, favorecendo o modelo que apresentou maior número de casais. Como haviam mais progênes por casal no modelo descrito como RL2:1 (ou seja, no modelo em que cada fêmea foi acasalada com dois machos) que no modelo de RL1:1 (ou seja, no modelo em que cada fêmea foi acasalada com um macho), inferiu-se que o modelo de RL2:1 sofresse maior intensidade de seleção; os valores calculados de intensidade de seleção (i) aplicados podem ser observados na Tabela 13.

Os valores de intensidade de seleção são expressos em desvios padrão (DP) e indicam o ponto de truncamento na seleção. Para a RL1:1 em TR100, o valor de 1,40 indica que todos animais acima de 1,40 DP foram selecionados, comparando-se com RL2:1 em TR100, onde os animais acima de 1,58 DP foram selecionados, aumentando-se a pressão de seleção, ou seja, quanto maior o valor de desvios padrão aplicado, maior será a intensidade de seleção. Desta forma, os maiores valores genéticos obtidos na décima geração das populações

simuladas podem estar em vantagens para RL2:1 devido à maior pressão de seleção imposta. Os valores genéticos obtidos a cada geração e por herdabilidade considerada podem ser observados para todas as gerações na Figura 6 e considerando apenas a décima geração na Figura 7.

Figura 6. Valores Genéticos desde a fundação da população (geração zero) até a décima geração, por herdabilidade (15, 30 e 45; correspondem a 0,15, 0,30 e 0,45, respectivamente) e por relação de machos por fêmeas (RL1= RL1:1 e RL2=RL2:1).

Desta forma, o efeito de se utilizar RL2:1 pode ser confundido com a maior pressão de seleção aplicada. A intenção da simulação era avaliar os impactos ocasionados na utilização de diferentes situações em RL e TR, sem variar o número de filhos avaliados, mas como a simulação tem também como alvo gerar resultados para recomendação prática de retenção de progênies, optou-se em fixar o número de filhos por casal, tentando mostrar ao piscicultor alevinador que manter o N_e da população em diferentes RL e TR implica em maior demanda de área alagada para manutenção das matrizes, bem como da quantidade de filhos que serão selecionados para que seja aplicada seleção genética.

Figura 7. Valores genéticos na décima geração, distribuídos por taxa de herdabilidade (h^2), taxa de reposição (TR) de acordo com cada relação macho: fêmea utilizada (RL).

De uma forma geral, para qualquer valor de herdabilidade, o melhor delineamento para obtenção de menores endogamias esteve sempre relacionado à utilização de taxa de reposição em 100% (TR100) e à utilização de apenas um macho para cada fêmea (RL1:1). Os maiores valores genéticos também estão relacionados à maior taxa de reposição (TR100), mas à utilização de dois machos para cada fêmea (RL2:1). Desta forma fica evidente que para utilizar maiores taxas de reposição, devemos delinear a relação de machos para fêmeas em RL1:1.

Os valores genéticos para os animais são extremamente importantes em melhoramento genético, pois é com base nessas informações que escolhemos os pais das próximas gerações para aumentos nos ganhos genéticos. A estimação do VG através do modelo animal é acurada, quando comparada a outros métodos, como a seleção pelo pedigree (Belovsky e Kennedy, 1988).

A seleção pelo modelo animal, e.g., através de BLUP, apresenta efeito destacado no aumento dos níveis de endogamia da população, uma vez que há uma tendência em selecionar dentro das famílias (Quinton et al. 1992), e esse efeito é mais evidente quando a herdabilidade da característica é baixa (Sonesson et al., 2005). Dessa forma, buscou-se no Experimento 2 embasar a construção de um sistema de seleção pelo modelo animal com o mínimo de endogamia, fixando-se o número de filhos avaliados por casal em 10 indivíduos e variando a quantidade de machos que fecundam as fêmeas desovadas (RL) e a taxa de reposição (TR) em três níveis de endogamia (0,15, 0,30 e 0,45).

O comportamento dos valores de endogamia mostrou-se sensível à herdabilidade da característica, de forma que, para características de menor herdabilidade, as taxas de endogamia foram maiores, concordando com a afirmação de Quinton et al. (1992). Em alta herdabilidade ($h^2 = 0,45$), apresentou o menor valor de endogamia, principalmente quando associada à RL2:1. Apesar de ser o menor valor encontrado na décima geração, com valor

acumulado de 35,57%, ainda assim apresentou 3,56 vezes o valor máximo considerado aceitável em programas de piscicultura (Bentsen e Olesen, 2002; Gjedrem e Baranski, 2009).

Apesar de determinar-se como critério de escolha dos modelos aqueles que fossem mais eficientes em conter a endogamia, não seria coerente em melhoramento genético manter baixas endogamias em detrimento de ganho genético. Os valores genéticos obtidos na simulação foram analisados, indicando melhor VG para TR em 100%, no entanto, diferentemente de endogamia, que favoreceu a RL1:1, o VG foi maior quando utilizou-se RL2:1. O fato de o N_e e o número de filhos avaliados por casal terem sido fixados, acarretou em aumento na quantidade de animais envolvidos na seleção, quando a RL era RL2:1, o que gerou maior intensidade de seleção para esse delineamento (vide Tabela 12). Esse efeito de intensidade de seleção pode estar sendo responsável pelo aumento dos VG, gerando confundimento do efeito de RL. Quando se aumenta a quantidade de animais em um sistema, sejam reprodutores ou progênes, há necessidade de aumento nos investimentos em estrutura física e em custeio. Desta forma, apesar de apresentar maior VG, as amplitudes das diferenças foram consideradas aceitáveis e assim optou-se pela RL1:1, por motivos de contenção de endogamia, menor exigência em estrutura física e menor custeio da atividade.

O aumento do número de machos que servem fêmeas, acarreta em decréscimo na variabilidade genética da população, mantendo mais filhos por parental macho, podendo reter nessa população tanto os alelos favoráveis, como os desfavoráveis, gerando como consequência, interferindo no tempo total uma determinada população conseguir responder à seleção (Cunha et al., 2004). Apesar das diferenças entre RL2:1 e RL1:1 estarem próximas a 10%, ainda assim optou-se em seguir o delineamento de um macho para cada fêmea desovada (RL1:1) em taxa de reposição de 100% (TR100), visando controlar a depressão por endogamia (DE). Em peixes há resultados consistentes que demonstram o efeito da DE, como menor viabilidade das progênes, crescimento lento e menor resistência a infecções por protozoários (Gjerde et al., 1983; Su et al., 1996; Rye e Mao, 1998; Pante et al., 2001a; Arkush et al., 2002; Gallardo et al., 2004a).

Para melhor controlar os níveis de endogamia utilizando-se o modelo animal e sem perder desempenho genético, optou-se por simular um cenário alternativo, em que considerou-se realizar um controle de acasalamentos, evitando-se a formação de casais aparentados, ante ao cenário de uso arbitrário no acasalamento entre os melhores ranqueados. Gallardo et al. (2004b) trabalhando com salmão Coho (*Oncorhynchus kisutch*), conseguiram controlar entre 15 e 50% da endogamia média da população, utilizando um esquema que permitia realizar acasalamentos dirigidos de forma que eles diminuíssem a co-ancestralidade média entre os grupos selecionados.

O presente experimento teve como objetivo principal entender como se comportam os fatores, razão machos/fêmeas e reposição de reprodutores, de forma que tenham aplicação prática e possam conduzir uma atividade de produção de alevinos a caminhos que evitem o rápido aumento da taxa de endogamia por geração, como na taxa de endogamia acumulada. Por esse motivo, identificou-se que esse objetivo foi alcançado com sucesso quando foram utilizados em conjunto a TR100 em RL1:1, sendo essa combinação a utilizada para compor a simulação do experimento 2, com populações selecionadas por meio do modelo animal.

4.2. Experimento 2

4.2.1. Valores de Endogamia nas populações recentes originais na décima geração, para três níveis de herdabilidade.

As médias obtidas para endogamia entre os diferentes métodos de seleção (Tabela 14), revelam crescimento linear da endogamia ao longo das gerações (Figura 8). Não foram encontradas diferenças nos valores de endogamia entre as populações que não passaram por seleção (NS), que foram submetidas a seleção fenotípica (PHE) e que foram submetidas a seleção pelo modelo animal utilizando a estratégia de evitar acasalamento entre animais aparentados (EBVLF), com valor acumulado na décima geração de 6,17, 6,20 e 6,19 para baixa, média e alta h^2 . Por outro lado, quando se aplicou seleção pelo modelo animal sem utilizar controle de acasalamentos (EBVHV), a taxa de endogamia foi 1,9 vezes superior às outras populações, para qualquer valor de herdabilidade, atingindo 11,65%, 11,50% e 12,11% na décima geração para características de baixa, média e alta herdabilidade, respectivamente. Esses resultados indicam que a utilização da seleção pelo modelo animal pode levar a aumentos importantes nos valores de endogamia, conferindo maior importância à informação da família que às observações realizadas no próprio animal (Pedersen et al., 2009), mas quando se utiliza essas informações de pedigree para evitar a formação de casais com relacionamento de genético, é possível controlá-la e deixar dentro de valores aceitáveis. Desta forma, dentro dos limites estudados, observou-se comportamento semelhante dos efeitos de diferentes métodos de seleção sobre a endogamia, independentemente de a característica ser de baixa, média ou alta herdabilidade.

Tabela 14. Comparação médias de endogamia na população, na décima geração, em três níveis de herdabilidade de acordo com a estratégias de seleção genética simuladas.

h^2	NS	PHE	EBVLF	EBVHV	SD
0,15	0.0636 a	0.0628 a	0.0588 a	0.1165 b	0.0020
0,30	0.0643 a	0.0624 a	0.0594 a	0.1150 b	0.0015
0,45	0.0640 a	0.0628 a	0.0591 a	0.1211 b	0.0030

Médias nas linhas seguidas de letra diferentes diferem entre si (Tukey $P < 0,001$). População sem seleção NS, população com seleção fenotípica PHE, população com seleção para valores genéticos com controle de endogamia EBVLF, população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia EBVHV, desvios padrão das médias SD.

Em populações mantidas fechadas, isto é, sem que ocorra fluxo gênico de outras populações para ela, é possível manter os valores de endogamia próximos a zero, desde que o N_e tenha um tamanho adequado (Tave, 1999). Isso foi encontrado para as populações NS, PHE e EBVLF, indicando que apesar de não ser um número elevado, o N_e fixo em 64 animais, foi possível manter a variabilidade dentro de populações fechadas. Quando analisamos a população NS isso é esperado, a oportunidade aleatória de acasalamentos atribuído à população é fundamental para a obtenção desse resultado. Por outro lado, a população PHE, em que se utilizou acasalamento entre semelhantes, acasalamentos entre indivíduos com maior valor genético, pode gerar a união de gametas de indivíduos com relacionamento genético, a seleção pelo fenótipo não apresentou entre os níveis de h^2 , a correta determinação do fenótipo é fundamental para ocorra seleção efetiva e ela deva apresentar mais diferenças nos ganhos genéticos do que em endogamia. Se o fenótipo é pouco explicado pelas variações genéticas (no caso de baixa h^2) e a escolha dos indivíduos pelos melhores fenótipos não foram acertadas (no caso de alta h^2), as escolhas de casais podem apresentar uma variação maior e desta forma, distancia genética também maior.

Para a população EBVLF, o baixo valor F fornece evidências sobre a eficiência no controle de casais e destaca a importância de realizar esse controle quando a seleção é realizada pelo modelo animal.

Figura 8. Valores de endogamia calculados isoladamente para três níveis de herdabilidade $h^2=0,15$ (8a), $h^2=0,30$ (8b) e $h^2=0,45$ (8c), para que representassem as h^2 usuais em melhoramento genético, conforme delineamento de seleção simulados nas populações originais; o traço preto representa a mediana e a cruz branca as médias.

Na Figura 8 é possível visualizar a diferença na magnitude das taxas de endogamia para a população EBVHV, inclusive a maior dispersão dos valores em relação aos valores médios, isto é apesar de valores médios permanecerem 12,11%, há valores ao redor de 30% para h^2 de 0,45 (Figura 8c) e “outliers” menores para menores h^2 , ficando abaixo de 25% para h^2 de 0,15 (Figura 8b). Esses “outliers” não são considerados valores distorcidos, eles ocorrem em consequência do acasalamento entre meios-irmãos ou mesmo de irmãos completos.

A endogamia não deve ser um grande problema em animais domesticados, desde que bem conduzida. É através da endogamia que se consegue fixar características de importância econômica e de padronização na população (Tave, 1999). Os efeitos nocivos da alta endogamia sobre características produtivas não serem totalmente esclarecidos, algumas das possíveis consequências é a homozigose, que pode afetar características como a diminuição da viabilidade reprodutiva, menor taxa de sobrevivência de alevinos, ocorrência de ninhadas com alto percentual de indivíduos com deformidades morfológicas e diminuição da resistência à pragas e doenças.

4.2.2. Valores genéticos nas populações recentes originais na décima geração, para três níveis de herdabilidade.

O valor genético para a população não selecionada (NS) na décima geração foi de -0,0038, -0,0194 e 0,0122, para baixa, média e alta h^2 , respectivamente (Tabela 15). Os valores obtidos a cada geração (vide Figura 9) indicam esse comportamento, não há deslocamento do valor genético para acima de zero. Esse resultado confirma não ter ocorrido melhoramento genético. Retirar o animal da natureza e mantê-lo em ambiente cativo não é um processo de seleção ou pressupõe direcionamento seletivo, apesar de domínio de técnicas reprodutivas ser primordial para o melhoramento genético, apenas isso não implica em ganhos genéticos, mas apenas a domesticação. As adaptações dos indivíduos ao habitat antropizado são importantes, permitem a vida estresse ambiental, no entanto as mudanças são basicamente adaptativas e relacionadas à sobrevivência, sem valor zootécnico ou de produção. A união aleatória dos gametas, no caso de extrusão dos ovos das fêmeas e espermição artificial dos machos foram eficientes na geração da população, mantendo a variabilidade genético.

Tabela 15. Comparação médias de valores genéticos médios na população, na décima geração, em três níveis de herdabilidade de acordo com a estratégias de seleção genética simulada.

h^2	NS	PHE	EBVLF	EBVHV	SD
0,15	-0,0038 a	0,2329 b	5,0924 c	5,0184 d	0,0137
0,30	-0,0194 a	0,4814 b	7,1813 c	7,1143 d	0,0183
0,45	0,0122 a	0,7873 b	8,8216 c	8,7228 d	0,0226

Médias nas linhas seguidas de letra diferentes diferem entre si (Tukey $P < 0,001$). População sem seleção NS, população com seleção fenotípica PHE, população com seleção para valores genéticos com controle de endogamia EBVLF, população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia EBVHV, desvios padrão das médias SD.

A população que foi submetida a seleção fenotípica apresentou valores genéticos menores, quando comparados com seleção pelo modelo animal (EBVLF e EBVHV) (ver Tabela 15). E esses valores aumentavam conforme a característica era representada por maior herdabilidade, em média h^2 os valores genéticos dobravam quando comparados a baixa h^2 e triplicavam para alta h^2 . Como o valor genético é obtido pela multiplicação direta da

h^2 pelo desvio do indivíduo em relação à média da população a qual ele está inserido, esse resultado confirma o esperado. A seleção pelo modelo animal apresentou os melhores resultados de valores genéticos, apresentando até 20 vezes maior valor, quando comparados aos valores àqueles obtidos com o uso do método de seleção pelo fenótipo, para características de baixa h^2 e 15 e 11 vezes superiores para média e alta herdabilidade, respectivamente.

A amplitude do valor genético a favor da seleção pelo modelo animal diminui com o aumento da h^2 da característica, mas a diferença ficou abaixo dos 45% encontrados por Sonesson et al. (2005). A diferença entre a aplicação de seleção pelo modelo animal com controle de acasalamentos entre relacionados (EBVLF), e seleção para altos valores genéticos sem cuidados nos acasalamentos entre parentes (EBVHV), foi pequena, mas sempre favorável à EBVLF em 1,47%, 0,94% e 1,13% para características de baixa, média e alta h^2 , respectivamente.

Utilizando-se a informação de valor genético geração após geração, pode-se dizer que houve ganho genético tanto em EBVLH como em EBVHV de 0,30, 0,45 e 0,56 unidades de fenótipo com variância 1 por geração, para baixa, média e alta herdabilidade, respectivamente (Tabela 21), essas evoluções dos valores genéticos a cada geração podem ser visualizadas na Figura 9a, 9b e 9c para h^2 de 0,15, 0,30 e 0,45, respectivamente. O comportamento das curvas indica que independente da h^2 considerada, espera-se um padrão de evolução dos valores genéticos, mudando apenas em magnitude. Ainda podemos visualizar a baixa dispersão dos pontos no gráfico, indicando consistência na obtenção dos valores genéticos (Figura 9a,b,c).

Os dados comprovam que é possível, então, alcançar ganhos genéticos consistentes por várias gerações e conter o avanço da endogamia e que a eficiência de seleção é mais efetiva para seleção fenotípica, em características de alta h^2 . Se extrapolados para um cenário real, os resultados modestos para ganho genético para seleção fenotípica justificam a atitude de muitos alevinadores, que atribuem essa falta de evolução em desempenho à depressão pela endogamia, mas pode ser decorrente de aplicar seleção fenotípica em características de baixa herdabilidade. As semelhanças fenotípicas entre os indivíduos podem não ser resultado de causas genéticas, mas sim da ação de fatores ambientais diversos, sem relação com herança genética aditiva.

Figura 9. Valores genéticos médios das populações, obtidos isoladamente para três níveis de herdabilidade $h^2=0,15$ (12a), $h^2=0,30$ (12b) e $h^2=0,45$ (12c), para que representassem as h^2 usuais em melhoramento genético, conforme delineamento de seleção simulados nas populações originais; o traço preto representa a mediana e a cruz branca as médias.

4.2.3. Introgessão de material genético de outras fontes

A busca de variabilidade através de introgessão de animais silvestres é considerada como uma opção viável para os estoques comerciais de produção de alevinos (Santos et al., 2016). Nos cenários criados para as populações secundárias, foram consideradas opções de introdução de animais silvestres nas populações que passaram por seleção genética e introdução de animais provenientes de seleção pelo modelo animal nas populações NS e PHE, com a finalidade de avaliar a viabilidade técnica desse manejo, quanto a endogamia e valor genético dos animais, depois de mais dez gerações, ou seja na vigésima geração.

A estratégia para a população que não sofreu seleção artificial (NS) foi criar mais dois cenários após a décima geração. Nos cenários simulados realizou-se a substituição de 50% do plantel original por animais do sistema de seleção PHE e EBVLF. Quaisquer que foram as populações introduzidas, diminuíram os valores de endogamia na vigésima geração. Apesar de importantes reduções, a população original não apresentava valores que merecessem atenção, uma vez que estavam com taxa de endogamia de 0,65% por geração. Para valor genético dos animais, constatou-se que a introdução de PHE ou EBVLF na população original aumentou o valor genético em 12 e 266 vezes, respectivamente (Tabela 16).

A Figura 10 apresenta o comportamento dos valores de endogamia para a população NS na décima geração, estendendo-se por mais 10 gerações, e as introgissões de animais oriundo de outras fontes com melhoramento genético, para características de h^2 diferentes. Assim, podemos observar que o comportamento da endogamia não variou conforme a h^2 da característica, variando minimamente em magnitude. Especificamente na décima geração, variou em posição da mediana, parecendo mais equilibrado para h^2 de 0,45. Em relação a dispersão dos dados, também há uma similaridade entre os valores para as três herdabilidades, mas com uma maior dispersão para a menor h^2 , apresentando mais outliers.

Na Figura 11, são apresentados os valores genéticos médios das mesmas populações acima descritas. Podemos observar que o comportamento entre os distintos valores de h^2 mudaram claramente em magnitude apresentando o comportamento equilibrado em posição e dispersão.

A população NS, apresentou diminuição da endogamia em baixa h^2 , quando foram introduzidos animais da população PHE e EBVLF, os valores médios por geração diminuíram de 13% para 4%, e os valores genéticos saíram de zero para 0,23 e 2,98 para as combinações NS50PHE e NS50EBV, respectivamente (Tabela 16). Essa diminuição da endogamia está relacionada ao aumento na variabilidade genética. Por não passar por seleção, NS apresenta um N_e fixo e, apesar de serem realizados ao acaso, os acasalamentos podem restringir-se a indivíduos com algum relacionamento genético; ao introduzir-se novos indivíduos, aumenta-se a variabilidade e espera-se diminuição na endogamia, que da mesma forma, deverão seguir dentro do mesmo manejo original, apresentando um mesmo ritmo de crescimento, sendo o menor valor na vigésima geração resultado da queda abrupta na primeira geração após a introdução.

Diferente dos valores de endogamia, que apresentaram crescimento linear, os valores genéticos na vigésima geração são similares aos da décima geração. Evidenciando que o modelo empregado, considerado sem seleção, apresenta ganho genético, após a introdução, mas esse maior valor genético dos animais é mantido estável ao longo das gerações, desta forma, para que ocorra ganhos regulares ao longo do tempo, outras introgissões seriam necessárias, e apesar de não haver problemas com valores de F , a introgessão aumentou a variabilidade da população e permitiu reduzir os valores de F após a introgessão.

É destacado que a introgressão de animais oriundos de estoques que sofreram seleção pelo modelo animal foi mais relevante, sendo responsável por inserir variabilidade genética, principalmente para características de maior h^2 , que apresentaram maiores valores, e importante para qualquer que seja a h^2 da característica.

Tabela 16. Comparação entre médias para Endogamia e Valor Genético, para características de baixa herdabilidade ($h^2=0,15$), em diferentes estratégias de seleção e introdução de peixes silvestres e geneticamente melhorados.

Populações	Taxa Endogamia	Valor Genético
NS50PHE	0,0413 a	0,1167 A
NS50EBV	0,0421 a	2,1146 B
PHE50S	0,0811 b	1,3470 C
PHE50EBV	0,0829 b	5,3179 D
NS	0,1294 c	0,0093 e
PHE	0,1300 c	0,2454 f
EBVLF	0,1420 c	7,6978 g
EBVHV	0,2099 d	7,6940 g
EBVLF25S	0,2185 d	6,1212 h
EBVLF50S	0,2211 d	6,0873 h
EBVHV50S	0,4819 e	6,0747 h
EBVHV25S	0,4962 e	6,1351 h
Desvio padrão	0,0056	0,0317

Médias nas colunas seguidas de letra diferentes são diferentes entre si (Tukey $P<0,001$). NS População sem seleção; população sem seleção com introdução de 50% de animais da população sob seleção fenotípica NS50PHE; população sem seleção com introdução de 50% de animais sob seleção pelo modelo animal NS50EBV; população com seleção fenotípica PHE; população com seleção fenotípica com introdução de 50% de animais silvestres PHE50S; população com seleção fenotípica e introdução de 50% de animais sob seleção pelo modelo animal PHE50EBV; população sob seleção pelo modelo animal com controle de acasalamento entre parentes EBVLF; população sob seleção em modelo animal com controle de acasalamento entre parentes e introdução de 25% de animais silvestres EBVLF25S, população sob seleção pelo modelo animal com controle de acasalamento entre parentes e introdução de 50% de animais silvestres EBVLF50S; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia EBVHV; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia e introdução de 25% de animais silvestres EBVHV25S; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia e introdução de 50% de animais silvestres EBVHV50S; desvios padrão das médias SD.

Para a população que passou por seleção fenotípica (PHE), e seus níveis de substituição: por 50% de animais silvestres (PHE50S) e substituição de 50% do plantel por animais vindos do modelo animal (PHE50EBV), a evolução dos valores de endogamia para a população original PHE e suas receptoras, após a introgressão, podem ser visualizados na Figura 12.

Observa-se que a população original PHE, apresenta valores crescentes de F até a vigésima geração, e esse comportamento é observado para qualquer das três características, que representaram baixa, média e alta herdabilidade. Quando observamos a população original PHE, o gráfico demonstra que houve menor variação e dispersão dos dados, mas a inclinação é maior a medida que a características de baixa h^2 são representadas.

A população original, levada a 20 gerações apresentou crescimento pequeno e constante a cada geração, e as populações secundárias NS50EBV e PHE50EBV, em primeiro momento (11ª geração) houve queda nos valores de endogamia, mas os níveis por geração voltaram apesar de voltar aos níveis de crescimento, mas abaixo dos níveis da população original. Os VG podem ser acompanhados na Figura 11: a população PHE, receptora de EBVLF, apresenta elevação mais acentuada nos valores de VG nas três primeiras gerações após a introdução (11ª, 12ª e 13ª gerações), estabilizando os ganhos após esse período. Na população NS receptora de EBVLF, houve acréscimo no VG logo na primeira geração após a introdução (11ª geração), estabilizando-se em seguida, sem apresentar alteração no valor genético dos animais.

Figura 10. Valores de endogamia média na população original NS sem e com introgressão de animais oriundos de programas de seleção fenotípica, formado a população NS50PHE e seleção pelo modelo animal, formando a população NS50EBV, a partir da décima geração.

Figura 11. Valores genéticos (VG) médios na população original NS sem e com introgressão de animais oriundos de programas de seleção fenotípica, formando a população NS50PHE e seleção pelo modelo animal, formando a população NS50EBV, a partir da décima geração.

Para a característica de baixa h^2 , os valores para endogamia na vigésima geração, diminuíram tanto com a introdução de animais silvestres quanto de melhorados, registrando 4,2% e 12,9% menor que à população original, para a introdução de selvagens e melhorados, respectivamente (Tabela 16). Apesar de diminuir a endogamia, a população original já apresentava valores que estão dentro de níveis considerados aceitáveis para peixes, de forma que as introduções seriam interessantes apenas se tivessem levado a aumentos de VG, e assim o foi: a introdução de silvestres aumentou o VG em 5,5 vezes e a introdução de melhorados aumentou o VG em 21,6 vezes.

Em características representadas por média h^2 , a introdução não causou efeito nos valores de endogamia na vigésima geração, apesar dos valores médios serem os mesmos (Tabela 17). Enquanto a população original atingiu esse valor lentamente, as introduções, inicialmente fazem despencar o valor de endogamia, mas com o passar das gerações e o descarte dos piores fenótipos, os valores de endogamia voltam a subir e em um ritmo que pode ser prejudicial. Conforme Wang et al. (2002) os valores altos de endogamia parecem causar maior impacto negativo na população, quando esse valor é alcançado rapidamente.

Tabela 17. Comparação entre médias para F_{pop} , Valor fenotípico e Valor Genético, para características de média herdabilidade ($h^2=0,30$), em diferentes estratégias de produção de alevinos, e diferentes opções de reposição.

Populações	Taxa Endogamia	Valor Genético
NS50EBV	0,0400 a	2,9854 A
NS50PHE	0,0416 a	0,2344 B
PHE	0,1293 b	0,5077 C
NS	0,1304 b	-0,0357 D
PHE50EBV	0,1364 b	8,3212 E
PHE50S	0,1416 b	2,9093 A
EBVLF	0,1429 b	11,1252 F
EBVLF25S	0,1709 c	9,3331 G
EBVLF50S	0,1838 c	9,0814 H
EBVHV	0,2112 d	11,1083 F
EBVHV50S	0,3845 e	9,2909 G
EBVHV25S	0,4058 e	9,4036 G
Desvio padrão	0,0051	0,0436

Médias nas colunas seguidas de letra diferentes são diferentes entre si (Tukey $P<0,001$). NS População sem seleção; população sem seleção com introdução de 50% de animais da população sob seleção fenotípica NS50PHE; população sem seleção com introdução de 50% de animais sob seleção pelo modelo animal NS50EBV; população com seleção fenotípica PHE; população com seleção fenotípica com introdução de 50% de animais silvestres PHE50S; população com seleção fenotípica e introdução de 50% de animais sob seleção pelo modelo animal PHE50EBV; população sob seleção pelo modelo animal com controle de acasalamento entre parentes EBVLF; população sob seleção em modelo animal com controle de acasalamento entre parentes e introdução de 25% de animais silvestres EBVLF25S, população sob seleção pelo modelo animal com controle de acasalamento entre parentes e introdução de 50% de animais silvestres EBVLF50S; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia EBVHV; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia e introdução de 25% de animais silvestres EBVHV25S; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia e introdução de 50% de animais silvestres EBVHV50S; desvios padrão das médias SD.

Em características representadas pela alta h^2 , a introdução de animais de outras origens, quaisquer que sejam, aumentaram os valores de endogamia na vigésima geração, em 68% tanto para introdução de selvagens como de selecionados pelo modelo animal (Tabela 18). O fato da seleção fenotípica apresentar melhor resultado em características de maior h^2 (Bentsen e Olsen (2002) é a principal responsável por esse valor, indicando que as causas genéticas são facilmente relacionadas ao fenótipo e indivíduos relacionados geneticamente tem maior chance de formarem casais. Da mesma forma que ocorreu para média h^2 , os valores em si, e apesar de elevados estão próximos

de 1% por geração, como recomendado por Bentsen e Olsen (2002), mas a rapidez ao atingir os valores de F é o fator preocupante, considerando os argumentos de Wang et al. (2002).

A introdução de animais silvestres na população com seleção fenotípica não apresentou diferenças nos valores médios de endogamia, o mesmo sendo verdade para a introdução de animais com seleção pelo modelo animal. O valor médio obtido dez gerações, independente da h^2 da característica, foi de 13% após a introdução, gerando uma distribuição de 0,68% por geração. Para os valores genéticos foram encontradas diferenças tanto na introdução de animais melhorados como de silvestres. Na décima geração, a população original apresentava VG de 0,4814, e os não selecionados com VG próximo a zero. No entanto a introdução de NS em PHE melhorou o valor genético dos animais. Ao descartarmos os piores fenótipos, e incluirmos uma fonte com diversidade genética, aumentamos a variância e com isso a oportunidade de aumentar o valor genético dos animais.

Como o tamanho efetivo da população permaneceu constante $N_e=64$, a inclusão de animais silvestres substituiu a população original, essa substituição ocasionou em diminuição do valor fenotípico da população, logo na primeira geração após a introdução (11ª geração). Essa redução do valor fenotípico dos animais, o que pode ser observado na Figura 14, pela queda inicial do valor genético. Como perderam em desempenho, eles foram sendo substituídos geração após geração, bem como seus descendentes em gerações subsequentes. O efeito da inclusão de silvestres sobre o N_e da população, foi de redução da variação genética, e mesmo considerando $N_e=64$, podemos considerá-lo como N_e aparente, pois a perda de variabilidade restringiu N_e em gerações futuras a descendentes de poucas famílias, a população teve a endogamia média aumentada. As evoluções de endogamia para PHE até a 20ª geração e para as populações introduzidas (PHE50S e PHE50EBV), da 11ª a 20ª geração podem ser visualizadas na Figura 12 e para VG na Figura 13.

A população original PHE apresentou menores VG, principalmente pela redução na variabilidade genética, deve haver muitos animais com valores genéticos próximos à média, desta forma os progressos genéticos são contidos. Brummett et al. 2004, relataram redução do valor fenotípico de até 42% em animais de criatórios em relação aos silvestres, provavelmente a falta de variabilidade genética e possíveis eventos de depressão do fenótipo podem ocorrer pela homozigose de alelos para menor desempenho ou adaptação. Bentsen e Olesen (2005) descrevem taxas de depressão por homozigose de 5% a 10% para cada 10% de endogamia acumulada.

A Figura 13 demonstra o comportamento médio do valor genético para as populações descritas acima, independentemente da característica considerada, as introduções de animais de outras origens foram responsáveis por elevar o valor genético dos animais geração após geração. O comportamento observado é o mesmo em dispersão e simetria, diferindo-se em posição, quanto maior a herdabilidade, maior o valor genético obtido. E a introdução de animais oriundos de plantéis sob seleção pelo modelo animal foram os que ocasionaram maiores ganhos genéticos. No cenário de seleção fenotípica, introduzir animais silvestres apresentou vantagens sobre endogamia e ganho genético, portanto parece que a introdução de silvestres, teve efeito prático somente em populações com baixo nível técnico de seleção, ocasionando maior variabilidade e ganhos. A introdução de animais de outros plantéis, como o ocorrido em NS e PHE, se mostrou eficiente no ganho genético e controle de endogamia, concordando com Bijlsma e Loeschke (2012).

A população original PHE sofreu um descarte de 50% dos indivíduos com os menores valores genéticos, para receber em seu lugar animais da natureza. No entanto, os animais silvestres não apresentavam valores genéticos conhecidos e, provavelmente, apresentaram baixo desempenho e entraram em descarte na geração seguinte. Esse possível descarte dos introduzidos é justificado pela análise da endogamia da população, que aumentou após a introdução. A seleção fenotípica para características de alta herdabilidade privilegia ou pode ser mais eficiente na

escolha dos melhores indivíduos por motivos genéticos. Conforme Tave (1999), essa ocorrência torna a seleção dentro de famílias mais eficiente, e a escolha de animais aparentados é maior, e assim, os valores de endogamia aumentam.

Para as introduções de animais vindos de seleção pelo modelo animal, descarta-se da população original os animais com pior fenótipo, e se introduz nessa população animais com alto valor genético. Com o passar das gerações, esses introduzidos e suas progênes devem substituir a população original, uma vez que apresentam maior valor genético, aumentando a ocupação do pool de alelos originais pelos vindos dos introduzidos. Essa afirmação é sustentada pelo aumento de endogamia na população secundária, juntamente com a busca pelos maiores fenótipos e alta h^2 , e novamente deve favorecer a seleção dentro das famílias, aumentando o VG e a endogamia. A média fenotípica deve ser deslocada para cima, concordando com Tave (1999). O comportamento médio das populações secundárias, formadas pela inclusão de indivíduos de diferentes origens nas populações originais, para endogamia podem ser visualizados na Figura 12 e os valores de VG na Figura 13.

Tabela 18. Comparação entre médias para Fpop, Valor fenotípico e Valor Genético, para características de média herdabilidade ($h^2=0,45$), em diferentes estratégias de produção de alevinos, e diferentes opções de reposição.

Populações	Taxa Endogamia	Valor Genético
NS50EBV	0,0403 a	3,7936 a
NS50PHE	0,0414 a	0,4028 b
NS	0,1292 b	0,0443 c
PHE	0,1301 b	0,8192 d
EBVLF25S	0,1444 cb	11,9111 h
EBVLF	0,1444 cb	13,8500 f
EBVLF50S	0,1543 c	11,6694 g
PHE50EBV	0,2137 d	11,1993 g
EBVHV	0,2209 d	13,6925 f
PHE50S	0,2235 d	4,7688 e
EBVHV25S	0,3380 e	12,0537 h
EBVHV50S	0,3460 e	11,9612 h
Desvio padrão	0,0051	0,0381

Médias nas colunas seguidas de letra diferentes são diferentes entre si (Tukey $P<0,001$). NS População sem seleção; população sem seleção com introdução de 50% de animais da população sob seleção fenotípica NS50PHE; população sem seleção com introdução de 50% de animais sob seleção pelo modelo animal NS50EBV; população com seleção fenotípica PHE; população com seleção fenotípica com introdução de 50% de animais silvestres PHE50S; população com seleção fenotípica e introdução de 50% de animais sob seleção pelo modelo animal PHE50EBV; população sob seleção pelo modelo animal com controle de acasalamento entre parentes EBVLF; população sob seleção em modelo animal com controle de acasalamento entre parentes e introdução de 25% de animais silvestres EBVLF25S, população sob seleção pelo modelo animal com controle de acasalamento entre parentes e introdução de 50% de animais silvestres EBVL50S; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia EBVHV; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia e introdução de 25% de animais silvestres EBVHV25S; população com seleção para valores genéticos sem controle de endogamia e introdução de 50% de animais silvestres EBVHV50S; desvios padrão das médias SD.

Figura 12. Valores de endogamia média na população original PHE sem e com introgressão de animais oriundos de programas de seleção fenotípica formando a população PHE50S e seleção pelo modelo animal, formando a população PHE50EBV, a partir da décima geração.

Figura 13. Valores genéticos (VG) médios na população original PHE sem e com introgressão de animais oriundos da natureza, formando a população PHE50S e seleção pelo modelo animal, formando a população PHE50EBV, a partir da décima geração.

Na Figura 14, que representa a distribuição dos valores genéticos da característica de h^2 de 0,45, observa-se que a variação do VG é alterada pelo efeito da introdução de indivíduos: a população original PHE se apresenta com VG com distribuição normal, com acentuado valor em torno da média, indicando pouca variação genética, com a introdução de silvestres, houve um deslocamento da curva para aumento de VG e aumento de variação na população. A população introduzida, de selecionados pelo modelo animal apresenta picos que representam animais que foram sendo descartados por baixo VG por animais de maior VG. A introdução de selecionados pelo modelo animal, favoreceu o deslocamento da curva para a direita aumentando a média de VG, devido o maior valor genético dos animais da introgressão, praticamente toda a população PHE deve ter sido substituída por animais EBVLF e seus descendentes, ocasionando aumentos expressivos nos VG, e impondo restrição na variabilidade genética, observada pelos aumentos nos valores de endogamia.

Figura 14. Distribuição dos valores genéticos acumulados na 20ª geração para a população original PHE e as que sofreram introgressão por animais silvestres (PHE50S) e por animais de seleção via modelo animal (PHE50EBV) para h^2 de 0,45.

Esses resultados corroboram aqueles relatados por Sonesson et al. (2005), encontraram em ambientes de seleções que praticam seleção fenotípica para uma única característica de alta herdabilidade, valores aceitáveis de endogamia, quando comparados com a seleção pelo modelo animal.

A população em seleção fenotípica, apresentou valor de endogamia igual à população sem seleção, no entanto, após a introdução de animais silvestres ou de selecionados pelo modelo animal, os valores de endogamia aumentaram em média 8 pontos percentuais, diferentemente dos resultados relatados por Bijlsma e Loeschcke (2012) relatam que o fluxo gênico entre populações isoladas é um mecanismo para reduzir o efeito da endogamia e neutralizar os efeitos da deriva genética, mas se for aplicada alguma seleção nessa população, há descarte de variação genética e consequente aumento na endogamia. As médias para VG, obtidos após 10 gerações da introdução de silvestres ou melhorados, aumentaram. A população PHE50S e PHE50EBV apresentaram VG de 4,7688 e 11,1993, respectivamente, frente a um VG = 0,8192 da população em seleção contínua pelo fenótipo.

Para características de baixa h^2 , as populações EBVLF tiveram o valor médio de endogamia na vigésima geração da população original foi de 14,20% e menor que a introdução de silvestres em 25% e 50% aumentou os valores de F para 21,85% e 22,11%, respectivamente e não foram diferentes entre si (Tabela 16). O valor médio de endogamia por geração após a introdução aumentou de 0,79% por geração para 2,63% por geração (Tabela 19). Os valores genéticos diminuíram por ação da introdução de silvestres: a população original apresentou valor genético de 7,69 e as populações introduzidas apresentaram valores 20% inferiores (Tabela 16).

A amplitude dos valores de F aumentaram com a introdução de silvestres, comparados à população original com maior dispersão dos valores, e com outliers acima de 25% (Figura 15).

Para média herdabilidade ($h^2=0,30$), os valores encontrados após a introgressão ficaram mais próximos à população original, porém ainda com diferenças significativas (Tabela 17). A população original EBVLF atingiu 14,29% de endogamia na vigésima geração sendo menor que os valores encontrados nas populações introduzidas, de 17,09% e 18,38% para EBVLF25S e EBVLF50S, respectivamente. Fazendo com que a inclinação da população original aumentasse de 0,79% para valores médios de 2,1% (Tabela 19).

Na Tabela 17 pode-se observar os valores genéticos, as populações introduzidas apresentaram valores genéticos sem diferenças entre si, e menores que o VG da população original EBVLF. As inclinações das curvas indicam que apesar do crescimento dos VG por geração serem maiores para as populações introduzidas, não foram suficientes para retomar ao patamar da população original (Tabela 20).

Para características de alta herdabilidade ($h^2=0,45$), os valores de F não foram diferentes entre a população original EBVLF e as introduzidas (Tabela 18), com valor médio de 14,7% de endogamia. Apesar de apresentarem o mesmo valor de endogamia, a maneira que atingiram esse valor foi diferente, à medida que a população original aumentava 0,79% por geração as populações introduzidas em 25% e 50% acumularam em média 1,81% por geração (Tabela 19). O comportamento de atingir níveis de F elevados por geração foi similar para baixa, média e alta h^2 , esse fato implica em efeitos indesejáveis na população, conforme evidencia do por Wang et al. (2001).

Além de provocar aumentos nas taxas de F por geração, a inclusão de silvestres na população sob seleção não implicou em aumento de VG em nenhum cenário de h^2 para a vigésima geração (Tabelas, 16, 17 e 18).

Para as populações selecionadas pelo modelo animal e sem controle de acasalamentos (EBVHV), o valor de endogamia para baixa h^2 na população original foi de 20,99% (Tabela 16), o que leva a uma inclinação de 1,05% por geração (Tabela 19). A introdução de dois níveis de silvestres em 25 e 50% apresentaram endogamia equivalentes entre si, correspondente a 2,45% por geração, ou seja, 2,33 vezes superior a original (Tabela 16). O valor genético da população original foi 26% superior às secundárias e equivalente aos valores descritos por Sonesson et al. (2005).

A comparação entre o comportamento do VG dos animais para características de média herdabilidade apresentou semelhanças com característica de baixa herdabilidade, indicando que a seleção, seja por fenótipo ou modelo animal, permite melhorar geneticamente as populações, mas com grande desvantagem quando o método é via seleção fenotípica. Apesar de apresentar valores baixos de endogamia, a seleção fenotípica não permitiu ganhos genéticos satisfatórios, com resultado 14 vezes inferiores à seleção pelo modelo animal, semelhante ao ocorrido com baixa herdabilidade, no entanto em menor amplitude.

Figura 15. Valores de endogamia média na população original EBVLF e das populações EBVLF25S e EBVLF50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração.

Figura 16. Valores genéticos médios da população original EBVLF e das populações EBVLF25S e EBVLF50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração.

Comparativamente, entre os maiores valores genéticos, EBVLF e EBVHV, não foram detectadas diferenças nas médias obtidas na vigésima geração. No entanto, quanto aos valores de F , o controle de acasalamentos mostrou-se eficiente, com valor médio de 0,71% por geração ante a 1,05% para a população que não passou por controle de acasalamento entre animais relacionados.

A introdução de animais silvestres na décima geração das populações simuladas originais, com seleção pelo modelo animal (EBVLF e EBVHV), afetou negativamente valores de endogamia e reduziu os valores genéticos. A introdução de animais silvestres, coletados na natureza não demonstrou ser um manejo benéfico para se utilizar em populações estruturadas para ganhos genético e com alto grau de organização. A identificação individual dos animais e mensuração de desempenhos são práticas eficientes apenas quando a seleção ocorre com base no modelo animal. Ao se introduzir animais desse cenário em outras populações, como NS e PHE, os valores de endogamia foram reduzidos e os VG foram aumentados, demonstrando uma prática benéfica que deve ser adotada por alevinadores que não realizam seleção ou a fazem pelo fenótipo.

Figura 17. Distribuição dos valores genéticos em vinte gerações para a população PHE e as introduções de silvestres em 50% (PHE50S) e de selecionados pelo modelo animal em 50% (PHE50EBV), para características de alta herdabilidade.

Para a população EBVHV, a endogamia aumentou com a introdução de qualquer quantidade de animais silvestres, passando de 22% para 34% na vigésima geração (vide Tabela 18), diferente do descrito por de Santos et al. (2016), que indicam que a introdução de animais silvestres seria uma alternativa para redução de endogamia. Ao introduzir-se animais silvestres ocorre uma redução de F , porém temporária, o valor aumenta com o aumento das gerações devido o descarte de animais com baixo VG, é improvável que algum animal silvestre seja geneticamente superior, para alguma característica produtiva. Os animais introduzidos são eliminados na primeira geração e nas gerações subsequentes seus descendentes também devem ser eliminados, pois apresentam baixo VG, conforme representado na Figura 18 para alta herdabilidade.

Esses valores altos de endogamia parecem causar maiores impacto indesejáveis, quando esse valor é alcançado rapidamente, principalmente se houver acasalamentos entre irmãos completos (Wang et al. 2002). Então, apesar de mesmos valores de endogamia, a população que atingiu de forma mais distribuída e lenta, poderia levar vantagens, uma vez que foi dada oportunidade ao descarte de genes deletérios da população e pode ser uma estratégia para manutenção de características adaptativas (Lacy et al., 1995).

Esse fato pode ser confirmado no desempenho médio dos animais, avaliado pelo seu VG a cada geração (vide Figura 20). Após a introdução de silvestres, ocorre nas gerações iniciais uma diminuição dos valores genéticos, retomando o crescimento nas gerações subsequentes, mas não atingiram o mesmo valor médio da população EBVLF. Como parte da população inicial foi descartada, cria-se uma restrição na variabilidade genética, aumentando a seleção dentro de algumas famílias, mas mantendo inalterada a taxa de endogamia pela restrição de acasalamento entre aparentados. Esse fato não é encontrado para EBVHV, pois a falta de restrição no acasalamento entre indivíduos relacionados geneticamente ocorre de forma sistemática e pode ser observado através dos outliers que aparecem na Figura 18.

Figura 18. Valores de endogamia média na população original EBVHV e das populações EBVHV25S e EBVHV50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração.

Figura 19. Valores genéticos médios da população original EBVHV e das populações EBVHV25S e EBVHV50S, que surgiram pela introgressão de animais silvestres em 25% e 50% da população original, a partir da décima geração.

O alto grau de relacionamento genético levou a aumento na inclinação das curvas que explicam a F ao longo das gerações, a população original apresentava altos valores de F , com crescimento de 1,03%, 1,07% e 1,13% para baixa, média e alta h^2 , respectivamente (vide Tabela 19). E após a introdução os valores de F por geração aumentaram expressivamente. Para baixa h^2 os valores de F para 25% e 50% de introgressão foram de 5,81 e 5,68, respectivamente.

Esse aumento aconteceu pelos mesmos motivos ocorridos com a população EBVLF, com a diferença que por não ocorrer controles nos acasalamentos entre indivíduos aparentados, o 'ranking' de melhores VG deve ter privilegiado algumas famílias e a seleção dentro de família tem destacado efeito no aumento da endogamia (Tave, 1999). Apesar do VG na vigésima geração ter diminuído com a introgressão (Tabela 16), os VG por geração após a introgressão foram maiores nas populações receptoras, mas não o suficiente para alcançar a população original, principalmente pela queda nos VG logo após a introdução e diminuição da variabilidade da população.

Quando a população não sofreu introdução de indivíduos, identifica-se na distribuição, que as extremidades são mais amplas, isso ocorre devido ao método de acasalamento utilizado ser entre semelhantes, que tem por característica aumentar a variabilidade genética (Falconer, 1996). No entanto, quando ocorre a introdução, aparecem picos na parte inferior da distribuição, que são devido a inclusão de animais silvestres com VG desconhecido e menor do que os animais que vinham passando por seleção, como a cada geração eram descartados, e seus descendentes também deveriam ter baixo VG, foram sendo descartados geração após geração, restringindo-se assim a população a um número de indivíduos aparentados maiores. Apesar de N_e ser mantido em 64, isso não garante a variabilidade, pois a restrição da variabilidade foi imposta pela introdução seguida de descarte (vide Figura 20). À medida que ocorria o descarte, a reposição dificilmente ocorreria com os descendentes dos introduzidos, devido seu menor VG, assim o VG médio aumenta, e a curva é deslocada para a direita.

Figura 20. Distribuição dos valores genéticos em vinte gerações para a população EBVHV e as introduções de silvestres em 25% (EBVHV25S) e 50% (EBVHV50S), para características de baixa herdabilidade.

O aumento de F e aumento de VG por geração (Tabela 20), ainda foi observado para média h^2 (Tabela 17) e baixa h^2 (Tabela 16), evidenciando um comportamento similar em distribuição, mas com diferenças em posição, uma vez que as magnitudes dos efeitos eram acentuados com a diminuição do valor de h^2 .

A seleção pelo modelo animal no esquema EBVHV resultou em altos ganhos genéticos, mas com maiores taxas de endogamia. De acordo com Quinton et al. (1992), isso ocorre devido à alta correlação dos valores estimados de melhoramento genético dentro das famílias, os animais selecionados são originários de algumas famílias. Os valores de F foram maiores para menores h^2 , concordando com Sonesson et al. (2005), pois a seleção pelo modelo animal, atribui maior importância ao pedigree em características de baixa h^2 . Desta forma, o acasalamento entre semelhantes tem o viés de unir animais em acasalamento com maior relacionamento genético, em função de respeitar o ranque dos animais, sem restrições. O esquema utilizado na população EBVLF foi eficiente em conter F , gerou indivíduos com valores aceitáveis de endogamia, dentro dos limites descritos por Gjedrem e Baranski (2009), atingindo ainda os maiores VG, os coeficientes que representam a inclinação da curva podem ser visualizados na Tabela 20. Os coeficientes angulares indicam aumentos crescentes de VG com o aumento de h^2 , em seleção pelo modelo animal.

Em momento algum a inclusão de peixes silvestres reduziu os valores de F , esse resultado não confirma a descrição de Santos et al (2016), que indicam que a inclusão de silvestre podem aumentar o N_e e desta forma aumentar a variabilidade. Para que N_e seja aumentado, a população não poderia estar em seleção genética.

No entanto o fluxo gênico entre populações pareceu importante em seleção fenotípica, devido a diminuição da variabilidade na população, o progresso genético para herdabilidade de 0,15 foi pequeno, mas negativo, indicando falha absoluta na condução e a seleção pelo modelo animal em características de baixa herdabilidade. Para as h^2 de 0,30 e 0,45, os aumentos foram muito pequenos, mas contínuos em VG, em 0,0026 e 0,0027, respectivamente. Indicando que a seleção fenotípica para valores de herdabilidade dentro do espaço paramétrico estudado, é muito baixa, e não seria possível alcançar valores entre 10 e 29% por geração, descritos para diversas espécies piscícolas (Bentsen et al. 2005; Gjerde, 1986; Kincaid et al. 1977; Neira et al. 2006; Reddy, et al., 2002; Thodesen, et al. 1999). Um detalhe importante em fluxo gênico diz respeito a interação genótipo x ambiente, os tambaquis são conhecidos pela sua plasticidade alimentar (Woynárovich e Van Anrooy, 2019) e a seleção dentro de um determinado ambiente, não garante o mesmo desempenho, quando submetido a esta variação, principalmente se houver uma diferença em amplitude alimentar, que podem levar a especialização de peixes destinados à cultivo em tanques escavados, açudes e represas ou para cultivo em tanques-rede, o modelo animal pode captar esse efeito, pelas características próprias do método, e utilizar simultaneamente no modelo variáveis de efeitos fixos e variáveis, na determinação do valor genético (Ponzoni, et al. 2009).

Apesar de não haver ganho genético satisfatório, também não havia taxas de endogamia que gerasse alerta, de forma que o atraso em ganho genético, possivelmente não seja decorrente de depressão genética e sim pela ineficácia do processo seletivo. Ao introduzirmos animais oriundos de outras fontes, de peixes silvestres e da população sob seleção por modelo animal, as populações geradas PHE50S e PHE50EBV tiveram um aumento no VG por geração, esse aumento foi maior quando a população introduzida foi originária de EBVLF os ganhos por geração foram 1,4 vezes maiores para $h^2=0,15$, 1,6 vezes para $h^2=0,30$ e 3m 2 vezes para $h^2=0,45$, comparados à introdução de silvestres e esse aumento é acentuado com o aumento da h da característica, fato importante em seleção fenotípica. Bijlsma e Loeschcke (2012), afirmam que o fluxo gênico entre populações isoladas, neutralizam os efeitos da deriva genética, restaurando a variação genética nas populações, as introduções de animais de outras origens foram importantes para restaurar as variações genéticas em populações sob seleção fenotípica, inclusive quando a origem é da natureza.

Santos et al. (2016) indicam que seria importante aumentar o fluxo gênico entre a população silvestre e os criadores de peixes, com objetivos de aumentar a variabilidade pelo aumento de N_e , recomendando 1.000 indivíduos

em igual proporção entre machos e fêmeas. Os efeitos da introdução de animais silvestres nas populações com maior nível tecnológico em seleção (seleção pelo modelo animal) não foram satisfatórios, obviamente dentro das condições consideradas na simulação, que previa representar as pequenas pisciculturas de incubação de tambaquis, com baixo Ne para as populações.

Tabela 19. Equações de regressão para valores de endogamia em função do aumento de gerações, para cada população simulada da geração 0 à 20ª geração, ordenada por população e herdabilidade.

Populações	h^2	Intercepto	Inclinação	R^2
NS	0,15	-0,0045	0,0068	0,97
NS	0,30	-0,0038	0,0067	0,98
NS	0,45	-0,0043	0,0067	0,97
NS50EBV	0,15	-0,0530	0,0047	0,77
NS50EBV	0,30	-0,0515	0,0045	0,79
NS50EBV	0,45	-0,0509	0,0045	0,77
NS50PHE	0,15	-0,0508	0,0047	0,78
NS50PHE	0,30	-0,0537	0,0048	0,79
NS50PHE	0,45	-0,0529	0,0046	0,79
PHE	0,15	-0,0046	0,0068	0,97
PHE	0,30	-0,0048	0,0068	0,98
PHE	0,45	-0,0045	0,0067	0,97
PHE50EBV	0,15	-0,1060	0,0094	0,84
PHE50EBV	0,30	-0,0183	0,0158	0,76
PHE50EBV	0,45	-0,2970	0,0253	0,78
PHE50S	0,15	-0,1120	0,0096	0,89
PHE50S	0,30	-0,0193	0,0165	0,80
PHE50S	0,45	-0,3110	0,0265	0,80
EBVLF	0,15	-0,0179	0,0079	0,97
EBVLF	0,30	-0,0181	0,0079	0,97
EBVLF	0,45	-0,0182	0,0079	0,97
EBVLF25S	0,15	-0,3070	0,0263	0,92
EBVLF25S	0,30	-0,2450	0,0207	0,92
EBVLF25S	0,45	-0,0211	0,0176	0,91
EBVLF50S	0,15	-0,3080	0,0263	0,92
EBVLF50S	0,30	-0,2570	0,0221	0,93
EBVLF50S	0,45	-0,2180	0,0185	0,92
EBVHV	0,15	0,0086	0,0103	0,87
EBVHV	0,30	0,0024	0,0107	0,88
EBVHV	0,45	0,0009	0,0113	0,81
EBVHV25S	0,15	-0,6610	0,0581	0,79
EBVHV25S	0,30	-0,5500	0,0479	0,76
EBVHV25S	0,45	-0,4480	0,0392	0,75
EBVHV50S	0,15	-0,6370	0,0568	0,74
EBVHV50S	0,30	-0,0497	0,0438	0,77
EBVHV50S	0,45	-0,4470	0,0396	0,73

Tabela 20. Equações de regressão para valores genéticos, em função do aumento de gerações, para cada população simulada da geração 0 à 20ª geração, ordenada por população e herdabilidade.

Populações	h^2	Intercepto	Inclinação	R^2
NS	0,15	-0,002	0,0003	0,00
NS	0,30	0,005	0,0020	0,00
NS	0,45	-0,002	0,0018	0,00
NS50EBV	0,15	2,040	0,0035	0,00
NS50EBV	0,30	3,070	0,0036	0,00
NS50EBV	0,45	3,740	0,0023	0,00
NS50PHE	0,15	0,054	0,0032	0,00
NS50PHE	0,30	0,138	0,0052	0,00
NS50PHE	0,45	0,341	0,0035	0,00
PHE	0,15	0,249	-0,0092	0,00
PHE	0,30	0,488	0,0027	0,00
PHE	0,45	0,764	0,0026	0,00
PHE50S	0,15	-1,470	0,1420	0,84
PHE50S	0,30	-3,100	0,3030	0,92
PHE50S	0,45	-5,200	0,4930	0,93
PHE50EBV	0,15	-0,128	0,2910	0,81
PHE50EBV	0,30	-0,825	0,4820	0,84
PHE50EBV	0,45	-2,100	0,6950	0,88
EBVLF	0,15	1,430	0,3040	0,97
EBVLF	0,30	1,940	0,4490	0,98
EBVLF	0,45	2,340	0,5640	0,98
EBVLF25S	0,15	-0,199	0,3300	0,91
EBVLF25S	0,30	-0,180	0,4910	0,92
EBVLF25S	0,45	-0,373	0,6310	0,94
EBVLF50S	0,15	0,948	0,3710	0,83
EBVLF50S	0,30	-1,390	0,5480	0,84
EBVLF50S	0,45	-2,100	0,7160	0,85
EBVHV	0,15	1,410	0,3070	0,98
EBVHV	0,30	1,940	0,4500	0,98
EBVHV	0,45	2,370	0,5570	0,98
EBVHV25S	0,15	-0,223	0,3330	0,92
EBVHV25S	0,30	-0,285	0,5030	0,92
EBVHV25S	0,45	-0,474	0,6460	0,93
EBVHV50S	0,15	-1,050	0,3780	0,94
EBVHV50S	0,30	-1,590	0,5710	0,84
EBVHV50S	0,45	-2,210	0,7400	0,84

5. CONCLUSÕES

A utilização e seleção pelo modelo animal é altamente recomendada em piscicultura, e o controle de acasalamentos deve ser realizado, evitando-se formar casais com relacionamento genético.

A introgressão em uma única geração de animais selecionados pelo modelo animal, provocou aumentos nos valores genéticos em populações sem seleção e selecionadas pelo fenótipo e ainda ocasionou redução na taxa de endogamia média da população.

A seleção fenotípica promoveu a diminuição da variabilidade da população ao longo das gerações, mas a introdução de silvestres ou selecionados pelo modelo animal, contornaram esse problema e aumentaram o valor genético dos animais, o uso de peixes silvestres provoca ganhos discretos, enquanto os melhorados pelo modelo animal aumentam satisfatoriamente.

A introgressão de animais silvestres em núcleos de seleção pelo modelo animal, reduz o valor genético e aumenta a taxa de endogamia média da população.

A adoção de seleção pelo modelo animal é uma estratégia importante em pequenas populações de tambaquis, proporcionando aumento de valores genéticos a cada geração e mantendo a endogamia média da população em níveis aceitáveis.

REFERÊNCIAS

- Aguilar I, Misztal I, Johnson DL, Legarra A., Tsuruta S, Lawlor TJ (2010). Hot topic: A unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. **Journal of dairy science** 93: 743-752.
- Almeida FL, Lopes JS, Crescencio R, Izel ACU, Chagas EC, Boijink C (2016). Early puberty of farmed tambaqui (*Colossoma macropomum*): Possible influence of male sexual maturation on harvest weight. **Aquaculture**, 452, 224-232
- Arkush KD, Giese AR, Mendonca HL, McBride AM, Marty GD, Hedrick PW (2002). Resistance to three pathogens in the endangered winter-run chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): effects of inbreeding and major histocompatibility complex genotypes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** 59: 966-975.
- Aho T, Rönn J, Piironen J, Björklund M. (2006). Impacts of effective population size on genetic diversity in hatchery reared Brown trout (*Salmo trutta* L.) populations. **Aquaculture** 253: 244-248.
- Allendorf FW, Leary RF (1986). Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. **Conservation biology: the science of scarcity and diversity** 57: 58-72.
- Belonsky GM, Kennedy BW (1988). Selection on individual phenotype and best linear unbiased predictor of breeding value in a closed swine herd. **Journal of Animal Science** 66: 1124-1131.
- Bentsen HB, Eknath AE, Rye M, Thodese, J, Gjerde B. (2005). Genetic improvement of farmed tilapias. Response to selection for growth performance in the GIFT project. **Aquaculture** 24:1-4
- Bhering LL, Cruz CD (2008). Tamanho de população ideal para mapeamento genético em famílias de irmãos completos. **Pesquisa agropecuária brasileira** 43: 379-385.
- Bijlsma R. Loeschcke V (2012). Genetic erosion impedes adaptive responses to stressful environments. **Evolutionary Applications** 5: 117-129.
- Bilio M (2007). Controlled reproduction and domestication in aquaculture. **Aquaculture Europe** 32: 5-14.
- Brummett RE, Angoni DE, Pouomogne V (2004). On-farm and on-station comparison of wild and domesticated Cameroonian populations of *Oreochromis niloticus*. **Aquaculture** 242: 157-164.
- Cardellino RA, Rovira J (2000). Mejoramiento Genetico Animal. Editora Agropecuária Hemisfério Sur. Montevideo, Uruguay.
- Carneiro PLS, Machado CHM, Euclides RF, Carneiro APS, Cunha EE (2007). Endogamia, fixação de alelos e limite de seleção em populações selecionadas por métodos tradicionais e associados a marcadores moleculares. **Revista Brasileira de Zootecnia** 36: 369-375.
- Cruz EM. Efeito da saturação e do tamanho de populações F2 e de retrocruzamento sobre a acurácia do mapeamento genético. 2006. 119f. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Cunha EE, Euclides RF, Torres RA, Lopes PS, Ribeiro Júnior JI, Carneiro PCS (2004). Variabilidade genética e limite da seleção em populações de diferentes tipos de acasalamento. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia** 56: 242-250.
- Bezerra Da Silva AB (1981). Cultivos de especies nativas de aguas cálidas. **Inf. Inst. Mar del Perú**, Callao, Perú, 82: 23-32.
- Dekkers JC, Hospital F (2002). The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. **Nature Reviews Genetics** 1: 22-32.

- Evans B, Bartlett J, Sweijd N, Cook P, Elliott NG (2004). Loss of genetic variation at microsatellite loci in hatchery produced abalone in Australia (*Haliotis rubra*) and South Africa (*Haliotis midae*). **Aquaculture** 233: 109-127.
- Falconer DS (1987). Introdução à genética quantitativa. UFV. Viçosa, MG.
- Falconer DS, Mackay TFC (1996). Introduction to Quantitative Genetics (4th). Longman Sci. and Tech., Harlow, UK.
- Faria FJC, Filho AV, Madalena FE, Josahkian LA (2009). Pedigree analysis in the Brazilian Zebu breeds. **Journal of Animal Breeding and Genetics** 126: 148-153.
- Franklin IR (1980). Evolutionary change in small populations. 135-149. In: Soule ME, Wilcox BA eds. Conservation Biology. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations - FAO (2011). Molecular genetic characterization of animal genetic resources. **FAO**, Animal Production and Health Guidelines. N.9, Rome.
- Frost LA, Evans BS, Jerry DR (2006). Loss of genetic diversity due to hatchery culture practices in barramundi (*Lates calcarifer*). **Aquaculture** 261: 1056-1064.
- Gallardo JA, Lhorente JP, García X, Neira R (2004)a. Effects of nonrandom mating schemes to delay the inbreeding accumulation in cultured populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** 61: 547-553.
- Gallardo JA, Garcia, X, Lhorente JP, Neira R (2004)b. Inbreeding and inbreeding depression of female reproductive traits in two populations of Coho salmon selected using BLUP predictors of breeding values. **Aquaculture** 234: 111-122.
- Garant DANY, Forde SE, Hendry AP (2007). The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. **Functional Ecology** 21: 434-443.
- Gjerde B, Gjoen HM, Villanueva B (1996). Optimum designs for fish breeding programmes with constrained inbreeding: mass selection for a normally distributed trait. **Livestock Production Science** 47: 59972.
- Gjedrem T, Robinson N, Rye M (2012). The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: a review. **Aquaculture** 350: 117-129.
- Gjedrem T (2005). Selection and breeding programs in aquaculture. AKVAFORSK. Dordrecht. The Netherlands: Springer. Or AKVAFORSK, A (2005). Selection and breeding programs in aquaculture. Gjedrem T. eds. Dordrecht, The Netherlands, Springer.
- Gjedrem T, Baranski M (2009). Selective breeding in aquaculture: an introduction. Springer Science & Business Media.
- Gjerde B. (1984). Response to individual selection for age at sexual maturity in Atlantic salmon. **Aquaculture**, 38: 229-240
- Gjerde B, Gunnes, K, Gjedrem T (1983). Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. **Aquaculture** 34: 327-332.
- Gjerde B, Mengistu SB, Ødegård J, Johansen H, Altamirano DS (2012). Quantitative genetics of body weight, fillet weight and fillet yield in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Aquaculture** 342: 117-124.
- Glover KA, Hansen MM, Lien S, Als TD, Høyheim B, Skaala Ø (2010). A comparison of SNP and STR loci for delineating population structure and performing individual genetic assignment. **Bmc Genetics**, 11: 2.
- Godinho HP (2007) Estratégias reprodutivas de peixes aplicadas à aquicultura: bases para o desenvolvimento de tecnologias de produção. **Revista Brasileira de Reprodução Animal** 31: 251-360.

- Gonçalves RA, Santos CHDAD, de Sá Leitão CS, de Souza ÊMS, de Almeida-Val VMF (2019). Genetic basis of *Colossoma macropomum* broodstock: Perspectives for an improvement program. **Journal of the World Aquaculture Society** 50: 633-644.
- Hayes BJ, Bowman PJ, Chamberlain AJ, Goddard ME (2009). Genomic selection in dairy cattle: progress and challenges. **J. Dairy Sci.** 92: 433-443.
- Henderson, CR (1975). Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. **Biometrics** 423-447.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE. Produção da Pecuária Municipal. Rio de Janeiro, v.42, 2014.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE. Produção da Pecuária Municipal. Rio de Janeiro, v.46, 2018.
- Isaac VJ, Ruffino ML (1996). Population dynamics of tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier, in the Lower Amazon, Brazil. **Fisheries Management and Ecology** 3: 315–333.
- Jacometo CB, Lopera Barrero NM, Rodriguez-Rodriguez MDP, Gomes PC, Povh JA, Streit Júnior DP, Ribeiro RP (2010). Variabilidade genética em tambaquis (Teleostei: Characidae) de diferentes regiões do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 45: 481-487.
- Kincaid HL, Bridges WR, Limbach B, (1977). Three generations of selection for growth rate in fall spawning rainbow trout. **Transaction of the American Fisheries Society**, 106: 621–629.
- Kunita NM, Oliveira CAL, Oliveira SN, Yoshida GM, Rizzato GS, Resende EK, Ribeiro RP (2013). Avaliação genética de características morfológicas em tilápias do Nilo cultivadas. **Archivos de Zootecnia** 62: 555-566.
- Lacy RC (1995). Clarification of genetic terms and their use in the management of captive populations. **Zoo Biology** 14: 565-577.
- Ledur MC, Schmidt GS, Figueiredo EAP, Avila VS, Balen L (1993). Genetic and phenotypic parameters for productive traits in White egg layer stocks. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 28: 1031–1037.
- Legarra A, Aguilar I, Misztal I (2009). A relationship matrix including full pedigree and genomic information. **Journal of dairy science** 92: 4656-4663.
- Leite LV, Melo MA, Oliveira FC, Pinheiro JP, Campello CC, Nunes JF, Salmito-Vanderley CS (2013). Determinação da dose inseminante e embriogênese na fertilização artificial de tambaqui (*Colossoma macropomum*). **Arq. Bras. Med. Vet. Zootec** 421-429.
- Lind CE, Ponzoni RW, Nguyen NH, Khaw HL (2012). Selective breeding in fish and conservation of genetic resources for aquaculture. **Reproduction in Domestic Animals** 47: 255-263.
- Lush JL (1940). Intra-sire correlations or regressions of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics. **Journal of Animal Science** 1: 293-301.
- Mackay TF (2014). Epistasis and quantitative traits: using model organisms to study gene–gene interactions. **Nature Reviews Genetics** 15: 22-33.
- Melo DC, Oliveira DAA, Ribeiro LP, Teixeira CS, Sousa AB, Coelho EGA, Teixeira EA (2006). Caracterização genética de seis plantéis comerciais de tilápia (*Oreochromis spp*) utilizando marcadores microssatélites. **Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.** 58: 87-93.
- Mello FO, Ribeiro CAL, Resende RP, Emiko K, Povh JA, Fornari DC, Barreto RV, Mcmanus C, Streit D. (2015). Growth curve by Gompertz non linear regression model in female and males in tambaqui (*Colossoma macropomum*). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87, 2309-2315.
- Morais RM, Souto CN, Silva LAS, Padua DMC (2018) Concentração espermática e fertilização artificial de ovócitos do híbrido tambacu (*Colossoma macropomum* x *Piaractus mesopotamicus*). **Scientia Agraria Paranaensis** 17: 144-148.

- Navarro A, Oliva, V, Zamorano MJ, Ginés R, Izquierdo MS, Astorga N, Afonso JM (2006). Evaluation of PIT system as a method to tag fingerlings of gilthead seabream (*Sparus auratus* L.): effects on growth, mortality and tag loss. **Aquaculture** 257: 309-315.
- Neira R, Díaz NF, Gall GA, Gallardo JA, Lhorente JP, Manterola R (2006). Genetic improvement in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). I: Selection response and inbreeding depression on harvest weight. *Aquaculture*, 257(1-4), 9-17.
- Norris, A. T., Bradley, D. G., & Cunningham, E. P. (1999). Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Aquaculture*, 180(3-4), 247-264.
- Ødegård J, Yazdi MH, Sonesson AK. (2009). Incorporating desirable genetic characteristics from an inferior into a superior population using genomic selection. **Genetics**: 181, 737-745.
- Oliveira CAL, Ribeiro RP, Streit Junior DP, Povh JÁ, Resende EK (2012). Melhoramento genético de peixes. Uma realidade para a piscicultura brasileira. **Revista Panorama da Aquicultura** 139: 38-47.
- Oliveira AMS, de Oliveira CAL, Fornari DC, Junior DS, Rizzato GS, Ribeiro RP (2013). Estimativas de parâmetros genéticos para velocidade de crescimento em tambaqui (*Colossoma macropomum*). In: X Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal, Uberaba, MG.
- Pante MJR, Gjerde B, McMillan I (2001). Effect of inbreeding on body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. **Aquaculture**, 192: 201-211.
- Perazza CA. Predição de parâmetros genéticos e avaliação de novos fenótipos de interesse zootécnico aplicados ao melhoramento em tambaquis (*Colossoma macropomum*). DISSERTAÇÃO. UMG, 2016.
- Pedersen LD, Sørensen AC, Berg P (2009). Marker-assisted selection can reduce true as well as pedigree-estimated inbreeding. **Journal of Dairy Science** 92: 2214-2223.
- Ponzoni, R. W., James, J. W., Nguyen, N. H., Mekki, W., & Khaw, H. L. (2013). Strain comparisons in aquaculture species: a manual. CGIAR. Research Program on Livestock and Fish. WorldFish, Penang, Malaysia.
- Ponzoni RW, Nguyen NH, Khaw HL (2009). Genetic improvement programs for aquaculture species in developing countries: prospects and challenges. **Anim. Breed. Genet** 18: 342-349).
- Ponzoni RW, Hamzah A, Tan S, Kamaruzzaman N (2005). Genetic parameters and response to selection for live weight in the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Aquaculture** 247: 203-210.
- Ponzoni RW, Khaw HL, Nguyen NH, Hamzah A (2010). Inbreeding and effective population size in the Malaysian nucleus of the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Aquaculture** 302: 42-48.
- Povh JÁ, Lopera Barrero NM, Ribeiro RP, Lupchinski Jr E, Gomes PC, Lopes TS (2008). Monitoreo genético en programas de repoblamiento de peces mediante marcadores moleculares. **Ciencia e Investigación Agraria** 35: 5-15.
- Price EO (1999). Behavioral development in animals undergoing domestication. **Applied Animal Behaviour Science** 65: 245-271.
- Quinton M, Smith C, Goddard ME (1992). Comparison of selection methods at the same level of inbreeding. **Journal of Animal Science** 70: 1060-1067.
- Reddy PVGK, Gjerde B, Tripathi SD, Jana RK, Mahapatra KD, Gupta SD, Saha JN, Sahoo M, Lenka S, Govindassamy P, Rye M, Gjedrem T (2002). Growth and survival of six stocks of rohu (*Labeo rohita*) in mono and polyculture production systems. **Aquaculture** 203: 239-250.

- Reis Neto RV, Oliveira CALD, Ribeiro RP, Freitas RTFD, Allaman IB, Oliveira SND (2014). Genetic parameters and trends of morphometric traits of GIFT tilapia under selection for weight gain. **Scientia Agricola** 71: 259-265.
- Rinchard J, Dabrowski K, Van Tassell JJ, Stein RA (2005). Optimization of fertilization success in *Sander vitreus* is influenced by the sperm: egg ratio and ova storage. **Journal of Fish Biology** 67: 1157-1161.
- Rutten MJ, Komen H, Bovenhuis H (2005). Longitudinal genetic analysis of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) body weight using a random regression model. **Aquaculture** 246: 101-113.
- Rye M, Mao L (1998). Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight at harvest in Atlantic salmon *Salmo salar* L. . **Livest. Prod. Sci.** 57: 15–22.
- Ryman N, Utter F, Hindar, K (1995). Introgression, Supportive Breeding and Genetic Conservation Population Management for Survival and Recovery. **New York: Columbia University Press** 341: 365.
- Santos CHA, Santana GX, Sá Leitão CS, Paula-Silva MN, Almeida-Val VMF (2016). Loss of genetic diversity in farmed populations of *Colossoma macropomum* estimated by microsatellites. **Animal Genetics** 47: 373-376.
- Sargolzaei M, Schenkel FS (2009). QMSim: a large-scale genome simulator for livestock. **Bioinformatics** 25: 680-681.
- Silva GF. Parâmetros genéticos para peso e comprimento corporal em *Colossoma macropomum* (Characiformes: Characidae). Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, 2019.
- Sonesson AK, Janss LL, Meuwissen TH (2003). Selection against genetic defects in conservation schemes while controlling inbreeding. **Genetics Selection Evolution** 35: 353.
- Sonesson AK, Gjerde B, Meuwissen TH (2005). Truncation selection for BLUP-EBV and phenotypic values in fish breeding schemes. **Aquaculture** 243: 61-68.
- Su GS, Liljedahl LE, Gall GAE (1996). Effects of inbreeding on growth and reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Aquaculture** 142: 139–148.
- Tave D. Inbreeding and brood stock management. Fisheries Technical Paper. N. 392. 1999. FAO, Rome.
- Thodesen J, Grisdale-Helland B, Helland SJ, Gjerde B (1999). Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). **Aquaculture** 180: 237-246.
- Toledo-Filho SA, Calcagnotto D, Fernandes-Matioli FMC, Moysés CM, Almeida-Toledo LF, Foresti F (1999). Projeto de banco de dados genéticos na piscicultura brasileira. Cadernos de Ictiogenética 5. São Paulo.
- Toledo-Filho SA, Almeida-Toledo LF, Foresti F, Galhardo E, Donola E (1992). Conservação genética de peixes em projetos de repovoamento de reservatórios. Cadernos de Ictiogenética 1. CCS/USP, São Paulo.
- Turra EM, Fernandes AFA, de Alvarenga, ÉR (2013). Ferramentas para o melhoramento genético de peixes em água interiores. X Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal. Uberaba.
- Van Vleck LD (1993). Selection index and introduction to mixed model methods for genetic improvement of animals: The green book. SF105 4: 26.
- Vieira EF, Isaac VJ, Fabr NN. (1999). Biologia Reprodutiva do Tambaqui *Colossoma macropomum* CUVIER, 1818 (Teleostei Serrasalmeidae) no Baixo Amazonas Brasil. **Acta Amaznica** 29: 625-638.
- Wang S, Hard JJ, Utter F (2002). Salmonid inbreeding: a review. **Fish Biology and Fisheries** 11: 301-319.
- Weigel KA (2001). Controlling inbreeding in modern breeding programs. **Journal of Dairy Science** 84: 177-184.
- Wojnrovich, A. and Van Anrooy, R. 2019. Field guide to the culture of tambaqui (*Colossoma macropomum*, Cuvier, 1816). FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper 624. FAO, Rome.