

ENDOGAMIA NA RAÇA NELORE

Fábio José Carvalho Faria¹, Anibal Eugênio Vercesi Filho¹, Fernando Enrique Madalena²,
Luiz Antônio Josahkian³

¹Aluno de Doutorado em Ciência Animal, Depto. de Zootecnia, EV - UFMG

E-mail: fariafjc@dedalus.lcc.ufmg.br

²Professor do Departamento de Zootecnia, Escola de Veterinária da UFMG, Av. Antônio Carlos 6627, CX.P. 567, CEP 30123-970, Belo Horizonte - MG, Bolsista do CNPq.

E-mail: fermadal@dedalus.lcc.ufmg.br

³Superintendente técnico da Associação Brasileira de Criadores de Zebu, Praça Vicente Rodrigues da Cunha, 110 Bl.1, CEP 38022-330, Uberaba - MG. Professor de Melhoramento Animal da Faculdade de Agronomia e Zootecnia de Uberaba - FAZU.

Membros da Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal

RESUMO

O presente estudo objetivou a descrição das causas e efeitos da endogamia¹ em populações. Inicialmente foram revistos conceitos fundamentais em genética, em seguida, apresentados alguns resultados obtidos da literatura científica mostrando a depressão causada pela endogamia nas características econômicas, e finalizados com o detalhamento dos resultados encontrados na raça Nelore. Nesta raça, os intervalos de gerações estão aumentando a cada período e estão entre os maiores intervalos descritos para raças zebuínas. Os coeficientes médios de endogamia calculados em cada período foram 0,90%, 1,03%, 1,60% e 2,13% para 1979-1983, 1984-1988, 1989-1993 e 1994-1998, respectivamente. O tamanho efetivo populacional decresceu ao longo dos períodos estudados passando de 85 a 68 do primeiro ao último período, respectivamente. A magnitude do índice que determina a subdivisão populacional permaneceu ao redor de 0,53% ao longo dos períodos, sugerindo não haver subdivisão populacional nesta raça. A utilização prolongada de uns poucos reprodutores inflacionou a variação do tamanho de família, e tem conduzido ao aumento do número de animais endogâmicos que passou de 10% a 73% de 1979 a 1998. O aumento da relação de parentesco entre os animais pode trazer complicações no futuro, determinando o decréscimo na variabilidade genética da raça. Por último, foram consideradas alternativas para o controle da endogamia.

INTRODUÇÃO

Talvez em função do sucesso obtido com a formação de linhas endogâmicas no início do século XX por geneticistas de vegetais, ou por fixar mais rapidamente determinadas características raciais (como cor de pelagem, tamanho de orelhas e outras), o fechamento de rebanhos e a formação de linhas foram utilizados por criadores como ferramentas para o aprimoramento das raças. Robert Bakewell criador pioneiro inglês do século XVIII já mencionava a utilização da endogamia, e durante muitos anos várias raças foram desenvolvidas por meio do uso de endogamia e seleção.

O coeficiente de endogamia de um indivíduo quantifica a chance de que os dois genes presentes no mesmo loco dos cromossomos sejam idênticos por descendência, em

¹ O termo endogamia é comumente conhecido como consangüinidade.

outras palavras; que estes sejam cópias herdadas do mesmo gene em alguma geração anterior. Portanto, indivíduos endogâmicos só podem resultar do acasalamento entre progenitores aparentados. Falconer e Mackay (1996) descreveram os efeitos da endogamia sobre a composição genética das populações que consistiram em decréscimos no número de indivíduos heterozigotos, redistribuições da variabilidade genética, aumento da chance de aparecimento de genes recessivos de efeitos deletérios e de perdas de genes por flutuações na frequência gênica, além de influenciar negativamente o desempenho populacional médio em características de interesse econômico.

Na espécie bovina, a inseminação artificial e a transferência de embriões permitiram aumentar a intensidade de seleção, e em função de seu uso e de práticas de acasalamentos de parentes espera-se o incremento no número de indivíduos endogâmicos.

Em programas de melhoramento animal, onde existe a propagação de genes, a estrutura populacional inicial sofre alterações com o passar dos anos. A existência de uma estrutura piramidal, com fluxo gênico preponderantemente unidirecional, favorece a diminuição das diferenças existentes entre rebanhos. Em seguida às alterações estruturais advém: 1) reduções da variabilidade genética (que podem ser quantificadas pelo coeficiente de endogamia) e 2) reduções no número de linhagens e de genomas fundadores (quantificados por meio do número efetivo de fundadores e de genomas remanescentes).

Recentemente muita atenção tem sido dada para a exploração racional da variabilidade genética intra e inter populacionais. Dessa forma, esta apresentação objetivou a exposição da estrutura genética da raça Nelore, por meio de informações obtidas de seu registro genealógico, em continuidade às descrições dos efeitos da endogamia sobre populações relatadas na literatura científica.

Os seguintes termos serão usados repetidamente no texto a seguir:

Loco – é uma posição física no cromossomo no qual estão localizados os genes. A variação química do loco denomina-se alelo (gene).

População base – se for traçada ascendentemente a genealogia de qualquer indivíduo chegar-se a à sua *geração base* (ou população base), em que não mais existem informações anteriores de ascendentes, e assume-se que os indivíduos desta base não são aparentados nem endogâmicos. Indivíduos que entram em população já estabelecida, mas sem ascendência conhecida, podem ser considerados da população base, o que reflete certa arbitrariedade na escolha desta definição.

O COEFICIENTE DE ENDOGAMIA

A noção de consangüinidade é relativamente bem compreendida no meio dos criadores, e esta advém dos acasalamentos entre indivíduos aparentados. Mas como se dá o processo da geração da endogamia?

Se um reprodutor **B** e uma fêmea **C** tem um *ancestral comum* a ambos, **A**, eles tem *chances* de terem recebido genes que são *idênticos por descendência*, ou seja, são cópias do mesmo segmento de DNA, provenientes do ancestral comum **A**. Em continuidade, se **B** e **C** são acasalados e geram o indivíduo **D**, existe a *chance* deste herdar, para qualquer loco, genes idênticos por descendência, que seriam cópias de um gene de **A**, transmitidas a **D** pelos seus pais **B** e **C**. Isto significa dizer que para qualquer indivíduo ser considerado endogâmico, o mesmo deve ter pais aparentados, aumentando assim a *chance* dele ter segmentos de DNA idênticos por descendência. Tendo ambos genes idênticos, o indivíduo é homozigoto para tal loco. Assim, a endogamia aumenta a chance de homozigose. O coeficiente de endogamia é representado pela letra F, e pode ser definido como a *chance* de dois genes presentes num dado loco de um indivíduo serem idênticos por descendência. Esta chance pode variar de 0 a 100%. O produto do acasalamento de pai com filha tem $F = 25\%$, igual ao acasalamento de irmãos completos, desde que não endogâmicos. Com o uso repetido de acasalamentos de parentes a endogamia aumenta, no decorrer das gerações, acima desse limite.

DEPRESSÃO ENDOGÂMICA DAS CARACTERÍSTICAS ECONÔMICAS

A homozigose causada pela endogamia tem efeitos deletérios sobre as características dos animais, especialmente com as relacionadas à reprodução e viabilidade, mas também sobre a produção de leite e o crescimento. Em rebanhos de corte, os efeitos da endogamia sobre características produtivas têm sido geralmente prejudiciais. Em trabalho de revisão, Burrow (1993) constatou efeitos negativos da endogamia sobre características ponderais de bovinos de corte, e estes podem ser vistos na Tabela 1. No Brasil, Penna (1990) relatou em bovinos Tabapuã, efeito adverso da endogamia sobre características ponderais e reprodutivas (Figuras 1 e 2). Queiroz et al. (2000) também observaram efeitos significativos lineares e quadráticos da depressão endogâmica sobre os pesos a desmama e ao ano na raça Gir.

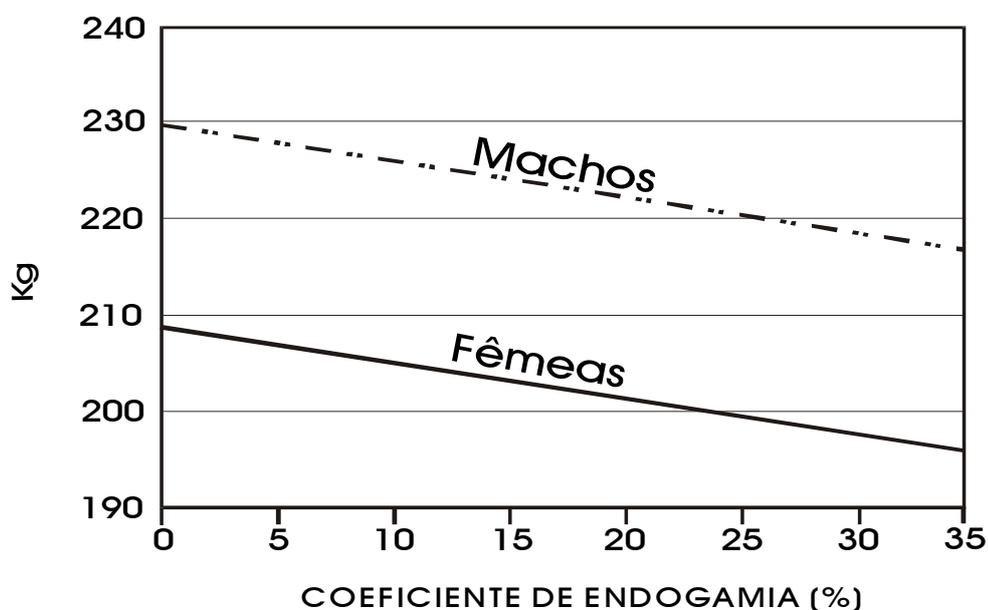


Figura 1. Efeito da endogamia sobre o peso aos 365 dias em animais da raça Tabapuã (Penna, 1990).

Schenkel et al. (2002) descreveram efeitos negativos da endogamia individual e materna sobre os ganhos médios diários do nascimento à desmama (GMD205), e sobre ganhos médios diários da desmama ao sobreano (GMD550), nas raças Gir, Guzerá, Indubrasil, Nelore e Tabapuã. Maiores níveis depressores sobre GMD550 foram devidos à endogamia individual, ao passo que para GMD205 dependendo da raça em estudo, o efeito depressor das endogamias maternas e individuais se alternava. Estes autores descreveram que para cada 10% de aumento na endogamia individual, o GMD205 e GMD550 foram reduzido em 1,7% e 2,1% em relação à média.

Tabela 1. Efeito da endogamia sobre o desempenho individual em bovinos de corte.

Características	Desempenho individual ⁽¹⁾
Peso ao nascimento	-0,06 kg
Peso a desmama	-0,44 kg
Peso ao ano	-0,69 kg
Peso adulto	-1,30 kg
Consumo alimentar diário	-0,014 kg
Ganho diário	-0,002 kg
Conversão alimentar	-0,002 kg

⁽¹⁾ Mudança no desempenho individual a cada acréscimo de 1% no coeficiente de endogamia. Adaptado de Burrow (1993).

Smith et al. (1989) descreveram o efeito negativo da endogamia em novilhas Hereford e Angus, em que a cada 1% de aumento no coeficiente de endogamia a idade à puberdade aumentava em 0,146 dias, a idade ao primeiro parto em 0,209 dias e ao segundo parto em 0,007 dias. Em estudo comparando taxa reprodutiva e sobrevivência do bezerro, Stonaker (1954) relatou que vacas com coeficiente médio de endogamia 20% geraram bezerros com coeficiente de médio de 30% e produziram 30% menos crias a desmama quando comparadas a vacas não endogâmicas do mesmo rebanho.

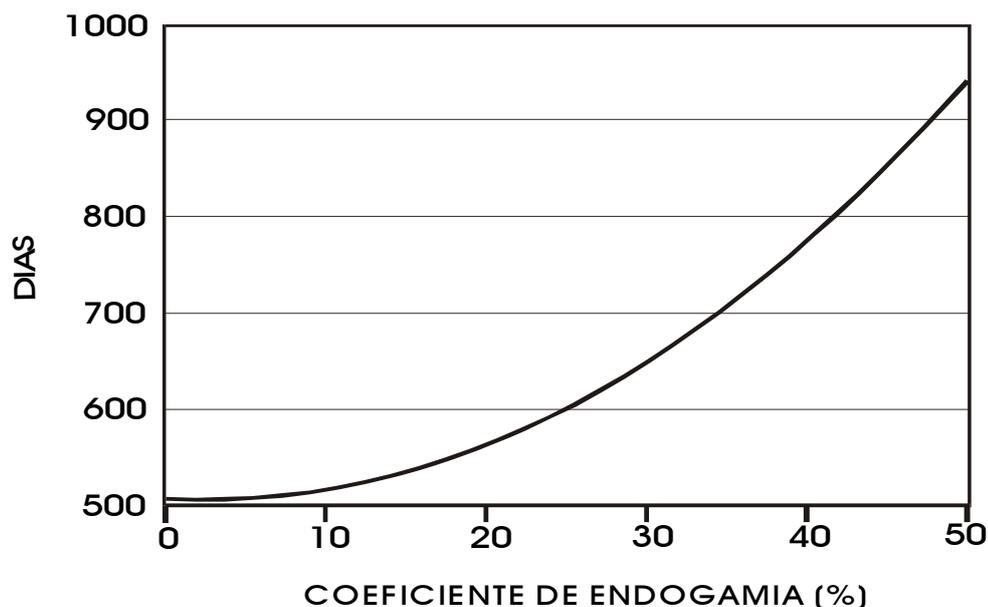


Figura 2. Efeito da endogamia sobre o primeiro intervalo entre partos na raça Tabapuã (Penna, 1990).

Os efeitos da endogamia sobre características reprodutivas também foram descritos por Burrow (1993), e podem ser visualizados na Tabela 2. De um modo geral as pesquisas feitas sobre o impacto da endogamia nas características produtivas descrevem o efeito negativo da mesma. Relatos nas mais variadas espécies poderiam ser citados, mas isto não é oportuno no momento.

Tabela 2. Efeito da endogamia sobre o desempenho individual em bovinos de corte.

Características	Desempenho individual ⁽¹⁾
Taxa de natalidade	-0,020%
Taxa de desmama	-0,111%
Circunferência escrotal	-0,03mm
Motilidade espermática	-0,04%
Defeitos espermáticos primários	0,06%
Defeitos espermáticos secundários	0,08%
Quantidade de células normais	-0,14%

⁽¹⁾ Mudança no desempenho individual a cada acréscimo de 1% no coeficiente de endogamia. Adaptado de Burrow (1993).

ESTRUTURA GENÉTICA DA RAÇA NELORE

Para o estudo da estrutura genética da raça Nelore, foram utilizados dados do registro genealógico disponíveis sob processamento eletrônico, da Associação Brasileira de Criadores de Zebu (ABCZ). O arquivo de dados consistiu de 2.001.801 observações entre os anos de 1938 a 1998, referentes a amostragem de 3.838.104 registros (<http://www.abcz.org.br>). O arquivo de genealogia obtido a partir dos dados iniciais consistiu de 2.124.541 observações. Inicialmente foram geradas estatísticas descritivas sobre esta amostra para, em seguida, proceder à separação do banco de dados em

períodos, compreendendo os anos de 1979-1983, 1984-1988, 1989-1993 e 1994-1998. Em cada período foram calculados os números de machos e fêmeas em reprodução, as médias e as variações dos números de progênies (filhos e filhas por reprodutor/matriz).

TAMANHO DAS FAMÍLIAS DE REPRODUTORES

As médias calculadas dos números de filhos e filhas por reprodutor foram 37 e 36, respectivamente, com média de 60 filhos de ambos os sexos quando considerado todo o período de 1938 a 1998. A distribuição desigual do tamanho de família (variação do tamanho da família) pode ser vista na Tabela 3. O número de reprodutores atingiu seu ápice no período de 1989 a 1993 e a média do número de progênies aumentou ao longo dos períodos, atingindo no último quinquênio mais de duas vezes o valor observado no primeiro. O número de fêmeas em relação a cada macho apresentou crescimento entre os períodos, entretanto, o fator mais marcante foi o incremento na variação do tamanho de família que superou cerca de 25 vezes o valor observado no primeiro período. Isto representa o aumento na desigualdade do número de filhos, ou seja, há poucos touros com muitos filhos, e muitos touros com poucos filhos.

Quando foram considerados os cinco reprodutores com maior número de filhos (0,016% do total de reprodutores), verificou-se que estes respondiam por 135.613 progênies, ou seja, eram pais de 7,4% dos filhos, fato que confirmou as estimativas obtidas para o aumento do intervalo de gerações (Tabela 8) e contribuiu na inflação da variação das famílias (Tabela 3), pois estes reprodutores nasceram entre 1976 e 1983 e contribuíram com progênie até 1998 (ano de truncamento dos dados). A prolongada utilização destes poucos reprodutores como pais, contribuiu para o incremento da variação do número de filhos por reprodutor, sendo esta uma das principais causas da diminuição do *tamanho efetivo populacional* (N_e), como se descreve depois.

Tabela 3. Número de reprodutores com média e variância do número de progênies e razão dos números de fêmeas e machos na raça Nelore.

Períodos	Número de pais	Nº de fêmeas/ Nº de machos	Número de progênies por reprodutor	
			Média	Variância de família
1979 a 1983	7.617	14,20	23,47	5.586,11
1984 a 1988	10.597	20,91	41,14	39.456,19
1989 a 1993	12.826	21,85	42,86	94.517,92
1994 a 1998	10.420	25,55	51,50	140.913,84

ENDOGAMIA E TAMANHO EFETIVO NA POPULAÇÃO NELORE

Dos 2.124.541 animais constantes no arquivo de genealogia, 750.462 foram determinados endogâmicos, isto é, com coeficiente F maior que 0, sendo o valor médio de 3,77% e máximo observado de 46,88%. Na Tabela 4, estão apresentados os números de animais distribuídos por classes de endogamia. Em continuidade a endogamia,

determinou-se a taxa² em que este coeficiente está variando a cada geração, e para tal levou-se em conta a endogamia média na geração dos pais e dos filhos. Se o coeficiente de endogamia populacional aumenta, significa que os animais estão cada vez mais aparentados. Daí surge a necessidade de conceituarmos melhor o tamanho populacional. Para tanto Wright (1931) propôs o conceito de tamanho efetivo populacional, que é representado por N_e , e quantifica o número de indivíduos de uma população ideal que geraria a mesma taxa de endogamia que foi observada. Na população ideal, os acasalamentos são ao acaso e todos os indivíduos tem a mesma chance de deixarem filhos. A taxa de aumento da endogamia média da população é inversamente proporcional ao tamanho efetivo da mesma, ou seja, $\Delta F = \frac{1}{2N_e}$.

O coeficiente de endogamia (F_{IT}) com sua respectiva taxa de aumento por geração (ΔF) e o tamanho efetivo populacional (N_e) nos vários períodos podem ser visualizados na Figura 3. Os valores calculados do primeiro ao último período foram de 0,90%, 1,03%, 1,60% e 2,13% para o F_{IT} ; de 0,58%, 0,50%, 0,70% e 0,73% para o ΔF ; e de 85, 98, 71 e 68 para o N_e . A endogamia mostrou-se crescente do primeiro ao último período assim como o ΔF , por conseguinte, o N_e decresceu do primeiro ao último período, visto a sua relação inversa com o ΔF . Valores descritos de tamanho efetivo populacional das raças zebuínas criadas no Brasil podem ser encontrados no trabalho de Faria et al. (2002). A razão encontrada entre tamanho efetivo populacional e número total de animais registrados de 1994 a 1998 (N_e/N) no Nelore foi de 0,000613, exprimindo o acentuado desvio desses dois parâmetros, e constatando que a relação de parentesco nesta população tem aumentado.

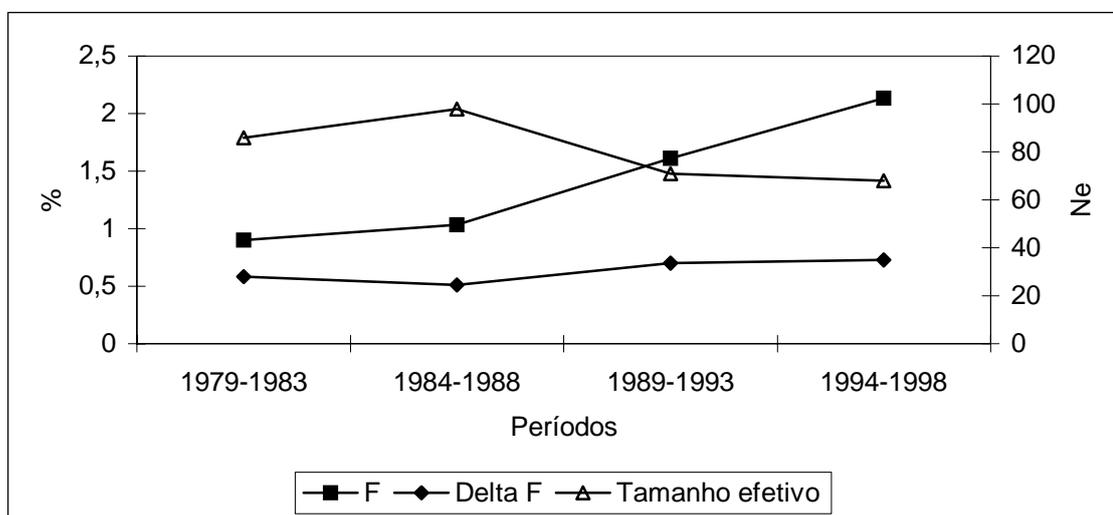


FIGURA 3. Evolução do coeficiente de endogamia, taxa de variação (Delta F) e tamanho efetivo na raça Nelore entre 1979-1998.

² $\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$; em que: F_t = endogamia média na geração dos filhos, F_{t-1} = endogamia média na geração dos pais.

De acordo com WRIGHT (1938), a oscilação do N_e pode ser atribuída a fatores como flutuações no tamanho da população, desvios da razão de sexos de 1:1 e diferenças no sucesso reprodutivo. Todos esses fatores têm sua importância na determinação do N_e , entretanto, o que parece ser o maior determinante do decréscimo deste parâmetro na raça Nelore são as diferenças no sucesso reprodutivo, decorrente do maior uso dos reprodutores e reprodutrizas selecionados.

Tabela 4. Número de animais endogâmicos na raça Nelore distribuído em classes.

Classes (%)	Número de indivíduos	Classes (%)	Número de indivíduos
0	1.374.079		
0 a 5	579.883	25 a 30	11.440
5 a 10	119.508	30 a 35	573
10 a 15	31.489	35 a 40	137
15 a 20	6.747	40 a 45	13
20 a 25	669	45 a 50	3

O coeficiente médio de endogamia apresentou-se em níveis aceitáveis, atingindo no último período 2,13%, embora tenha apresentado crescimento da ordem de 236% entre o primeiro e o quarto períodos. Contudo, tal fato é muito preocupante, pois conforme pode ser visto na Figura 4, o número de animais endogâmicos tem crescido ano a ano em relação aos não endogâmicos, e não foi observado aumento absoluto nem relativo no número de animais sem ascendência conhecida por período (Tabela 5), o que talvez pudesse contrapor esse aumento. Verificou-se que os números relativos e absolutos de animais com os dois progenitores identificados foram maiores com o passar dos períodos. Durante os vinte anos estudados o coeficiente médio dos animais endogâmicos decresceu, em contraposição, a percentagem de animais com coeficiente positivo de endogamia passou de 10% em 1979 para 73% em 1998 (Figura 4).

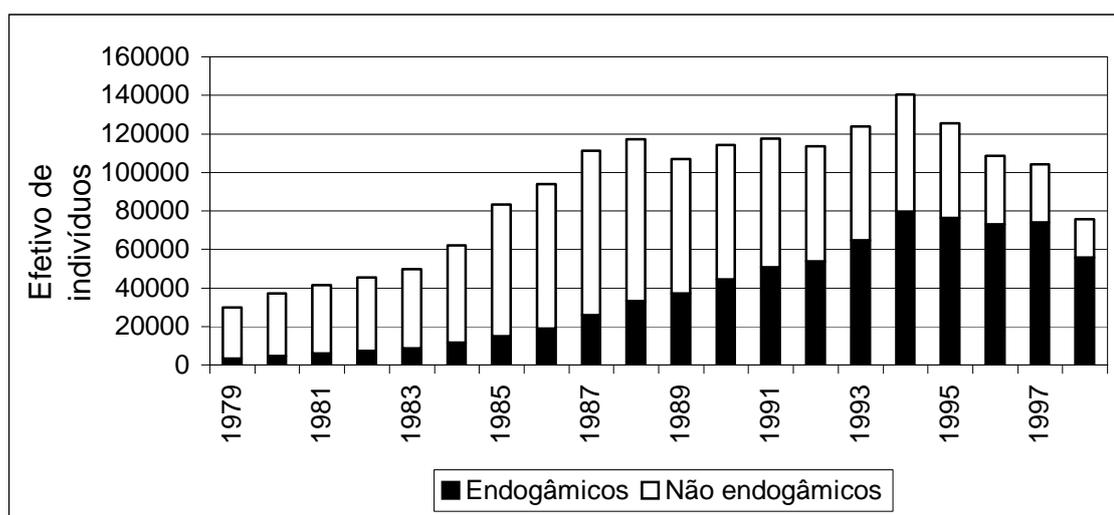


Figura 4. Evolução do número de animais endogâmicos na raça Nelore de 1979 a 1998.

Tabela 5. Número de animais distribuídos em classes conforme identificação de ascendência na raça Nelore de 1979 a 1998.

Classes ^(*)	1979 a 1983		1984 a 1988		1989 a 1993		1994 a 1998	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
1	169.010	83	415.034	88	535.548	92	519.185	93
2	34.358	17	52.568	12	40.531	08	35.226	07
Total	203.368	100	467.602	100	576.079	100	554.411	100

(*) Classe 1 = animais com pai e mãe identificados, classe 2 = animais com ao menos um progenitor não identificado.

CONTRIBUIÇÃO DOS ANCESTRAIS MAIS INFLUENTES

A contribuição genética dos ancestrais mais influentes foi calculada no Nelore conforme descrito por Faria et al. (2002) utilizando o pacote PEDIG[®]. Como pode ser visto na Tabela 6, a predominância na utilização de alguns reprodutores torna evidente o aumento da sua contribuição. No último quinquênio, os dois animais mais influentes respondem por cerca de um quinto dos genes presentes na raça. Este interesse por alguns reprodutores tem certamente sua razão econômica, mas de qualquer forma deve-se procurar a ponderação ótima de balanço entre o lado econômico e o genético. A evolução de uma população deve respeitar a manutenção da variabilidade genética, caso contrário pode-se perder genes que serão importantes para o desempenho futuro da população.

Tabela 6. Contribuição acumulada de genes dos ancestrais mais influentes na raça Nelore.

Ancestrais considerados	1979 – 1983	1984 – 1988	1989 – 1993	1994 - 1998
	Proporção de genes contribuídos (%)			
1 ^o (maior contribuição)	10,10	9,86	12,64	13,84
1 ^o + 2 ^o	12,50	12,86	17,83	20,75
1 ^o + 2 ^o + 3 ^o	14,50	15,46	20,56	24,78
1 ^o + 2 ^o + 3 ^o + 4 ^o	16,02	17,44	23,12	27,21
1 ^o + 2 ^o + 3 ^o + 4 ^o + 5 ^o	17,35	19,15	25,47	29,56
Primeiros 10 ancestrais	21,59	24,66	32,19	37,98
Primeiros 50 ancestrais	32,98	36,41	46,54	55,58

PARENTESCO COM OS ANCESTRAIS MAIS INFLUENTES

O coeficiente de parentesco entre dois indivíduos é definido como a *chance* de que um gene de um indivíduo seja idêntico por descendência a um gene escolhido aleatoriamente, no mesmo loco, noutro indivíduo. Este parâmetro foi estimado entre cada um dos 34 ancestrais com maior contribuição para a raça no período de 1994 a 1998, e cada um dos animais contidos no arquivo de genealogia. Para tal foi utilizado o programa main.f cedido pelo Prof. Theo Meuwissen (Agricultural University of Norway). Na Tabela 7, estão apresentados os coeficientes médios de parentesco com os 34 ancestrais. O resultado não é de todo surpreendente visto o que foi descrito na Tabela 6 e na Figura 4.

Devido aos dados terem sido fornecidos codificados, não conhecemos a identidade destes ancestrais influentes.

Tabela 7. Coeficiente médio de parentesco entre os 34 ancestrais mais influentes no Nelore de 1994 a 1998 e todos os animais do arquivo de genealogia nascidos entre 1938 e 1998.

Ancestral	Parentesco Médio (%)						
1	10,22	10	0,80	19	0,37	28	1,72
2	4,62	11	3,20	20	0,37	29	0,19
3	5,26	12	0,96	21	0,49	30	0,26
4	2,01	13	0,99	22	0,55	31	0,86
5	1,87	14	3,29	23	0,43	32	0,29
6	0,97	15	0,44	24	0,18	33	0,20
7	1,14	16	1,74	25	0,32	34	0,92
8	0,60	17	0,57	26	0,28		
9	1,09	18	1,35	27	0,29		

INTERVALO DE GERAÇÕES

O intervalo de gerações determina o tempo médio em que são transmitidos os genes dos pais para os filhos, e este pode ser calculado como a média da idade do progenitor por ocasião do nascimento dos filhos, do primeiro ao último. O intervalo de gerações médio para a raça (\bar{L})³ foi calculado, conforme Rendel e Robertson (1950).

Na Tabela 8, estão apresentadas as estimativas dos intervalos de gerações para os quatro passos genéticos de pais para filhos registrados, assim como de pais para filhos que se tornaram pais, nos quinquênios estudados. Nota-se que ao longo dos períodos as médias dos intervalos aumentaram, e que tal fato verifica-se principalmente nos passos de pais a filhos (as) e de pais a pais/mães. Em todos os períodos pode-se constatar que tanto os pais de filhos como os pais de pais estão permanecendo mais tempo em reprodução, alongando o intervalo nestes passos, diferindo de trabalhos descritos na literatura em que as passagens de pai para filho são menores que as de mãe – filho (Herron e Pattie, 1977; Toll e Barker, 1979; Vassalo et al., 1986; Razook et al., 1993). Os intervalos presentemente descritos na raça Nelore estão entre os maiores valores descritos na literatura para zebuínos, e podem ser comparados com os apresentados por Faria et al. (2001). O intervalo de gerações reflete principalmente as decisões na taxa de descarte dos criadores.

Ao considerar o intervalo de gerações dos 29 reprodutores com mais de 5.000 filhos, observou-se que os intervalos de pai para filho e de pai para filha foram de 10,65 e 10,52 anos, respectivamente, alongando esses passos em quase dois anos quando comparados com a média calculada. Esses touros que representaram 0,09% do total de reprodutores foram pais de 349.471 animais com média de 12.050 filhos por reprodutor. Como contraste, podemos citar o trabalho de Razook et al. (1993) em que estes

³ $\bar{L} = \frac{1}{4} (L_{PM} + L_{PF} + L_{MM} + L_{MF})$

descreveram intervalos médios de pais para filhos de 3,66 e 3,74 anos para rebanhos de seleção Nelore e Guzerá, respectivamente, na Estação Experimental de Zootecnia de Sertãozinho - SP, onde os machos iniciam a vida reprodutiva com dois anos de idade e permanecem em serviço por duas estações de monta, visando acelerar o ganho genético anual.

Tabela 8. Intervalos de gerações dos quatro passos genéticos e intervalos médios da raça Nelore.

Períodos	Passos Genéticos				Médias ^(a)
	Pai - Filho	Pai - Filha	Mãe - Filho	Mãe - Filha	
	Anos				
1979 - 1983	8,43	8,36	7,50	7,47	7,94
1984 - 1988	8,86	8,79	7,59	7,55	8,19
1989 - 1993	9,04	8,98	7,47	7,44	8,23
1994 - 1998	8,86	8,84	7,61	7,57	8,22
Médias ^(b)	8,79	8,74	7,54	7,50	
	Pai - Pai	Pai - Mãe	Mãe - Filho	Mãe - Filha	Médias ^(a)
	Anos				
1979 - 1983	8,35	7,48	6,91	7,04	7,44
1984 - 1988	8,70	8,10	7,01	7,30	7,77
1989 - 1993	9,09	8,57	7,28	7,43	8,09
1994 - 1998	9,64	8,94	7,28	7,49	8,33
Médias ^(b)	8,94	8,27	7,12	7,31	

Médias ^(a) = médias obtidas dentro de períodos entre as passagens gaméticas, Médias ^(b) = médias obtidas entre períodos dentro de cada passagem gamética.

Pode parecer estranho à primeira vista, mas a taxa anual de endogamia está relacionada inversamente ao intervalo de gerações ($\Delta F_a = \Delta F/\bar{L}$), de forma que se fosse praticada seleção otimizando-se o ganho genético, o intervalo de gerações seria menor, e conseqüentemente o acúmulo de endogamia num dado período aumentaria.

A SUBDIVISÃO EM LINHAGENS REDUZ A RESPOSTA À SELEÇÃO

Deve-se a Wright (1922) a discussão sobre os efeitos da subdivisão populacional na seleção artificial. Este autor concluiu que em alguns casos o ganho genético seria maior se a população fosse subdividida em várias pequenas linhas, com seleção e cruzamento entre linhas, do que se a população fosse mantida como uma única linha. A partir daí a formação de populações estruturadas em linhas atraiu a atenção de muitos visando sua aplicação em seleção artificial, embora esta vantagem tenha sido demonstrada apenas para circunstâncias especiais. Os resultados diferem conforme o modo de ação gênica, e o mesmo autor relatou que suas conclusões eram dependentes de seleção para combinações epistáticas no caso de existir um nível ótimo para a característica selecionada, e que nenhuma vantagem traria ao selecionar características em que a variação genética fosse aditiva. Dos estudos que foram feitos na intenção de comparar a seleção artificial direcional em populações com e sem subdivisão (Bowman e Falconer,

1960, Madalena e Robertson, 1975, Rathie e Nicholas, 1980), nenhum mostrou vantagens no uso de populações subdivididas. Em trabalhos de simulação, a subdivisão foi superior para seleção de genes recessivos favoráveis mas pouco freqüentes (Madalena e Hill, 1972) e para combinações epistáticas (Enfield e Anklesaria, 1986).

SUBDIVISÃO EM LINHAGENS PARA CRUZAMENTOS

O método de subdividir uma raça em linhagens visando aproveitar posteriormente a heterose resultante dos cruzamentos entre elas foi inteiramente abandonado há décadas no melhoramento animal e até no de milho. Um experimento realizado em Edinburgo nos anos 60 serve de exemplo. Foram formadas 146 linhagens de suínos Large White por seleção e acasalamentos de irmãos completos e meio-irmãos. Apenas 18 destas linhagens sobreviveram para chegar a coeficientes de endogamia de 40%, as restantes 128 desapareceram, por problemas de reprodução e mortalidade. Nas porcas cruzadas entre as linhagens sobreviventes, o peso total da ninhada desmamada foi 1% menor que nas porcas não endogâmicas da raça, enquanto que porcas produzidas cruzando Large White não endogâmico com outra raça diferente (Wessex) desmamaram um peso de ninhada 15,9% superior (King, 1967). A moral da história, que se aplica também às outras espécies, e que, quando se deseja utilizar a heterose, é melhor recorrer aos cruzamentos entre raças, onde o vigor híbrido é maior e não se incorre no tremendo custo da perda de linhagens por falta de vigor e fertilidade.

SUBDIVISÃO EM LINHAGENS NA RAÇA NELORE

Para medir o grau de subdivisão de uma população, utilizam-se os coeficientes de F de Wright (1965) F_{IT} , F_{ST} e F_{IS} , e que também foram calculados no Nelore. F_{IT} é o coeficiente médio de endogamia da raça, definido acima, e foi estimado utilizando o programa `meuw.f` do pacote PEDIG[®]; o F_{ST} designa o coeficiente médio de endogamia esperado se os reprodutores (pais e mães) de cada período fossem acasalados aleatoriamente, e foi estimado em populações simuladas produzidas pelo acasalamento ao acaso dos pais dentro de cada período, por meio de programa gentilmente cedido pelo Dr. Tetsuro Nomura (Kyoto Sangyo University). O coeficiente F_{IS} ⁴ expressa o desvio da casualidade obtida nos acasalamentos reais. A evolução destes coeficientes durante os períodos pode ser vista na Figura 5.

⁴ $F_{IS} = \frac{F_{IT} - F_{ST}}{1 - F_{ST}}$

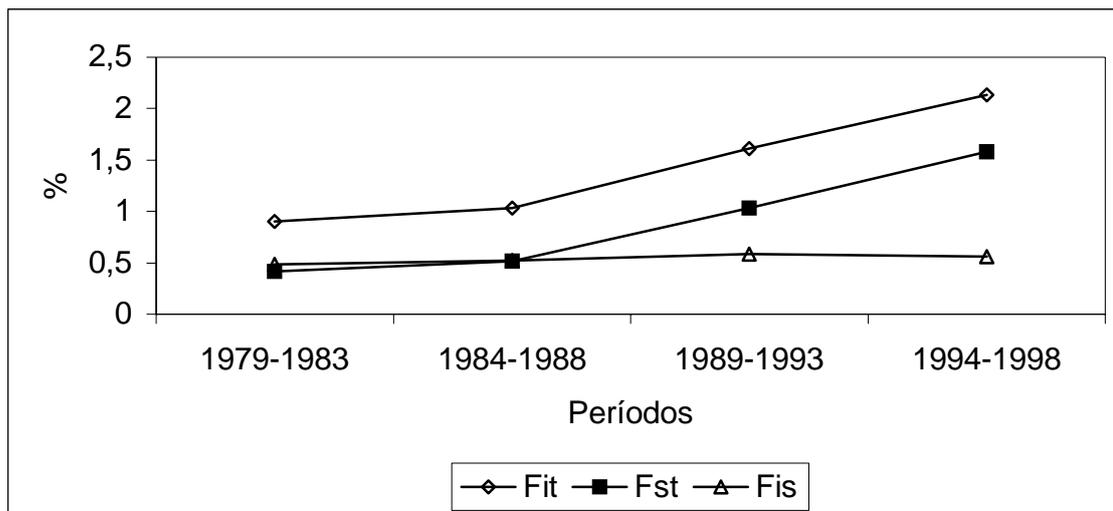


FIGURA 5. Evolução dos coeficientes de F na raça Nelore entre 1979-1998.

Se o $F_{IS} > 0$, então a endogamia real (F_{IT}) ultrapassa o nível esperado sob acasalamentos ao acaso (F_{ST}), implicando que os acasalamentos estão acontecendo entre animais mais aparentados que a média, e, conseqüentemente, a população estará dividida em subpopulações ou linhagens. Quando o $F_{IS} < 0$, se evita a endogamia, ou seja, predomina o acasalamento entre indivíduos de linhagens diferentes. O F_{IS} se manteve ao redor de 0,53%, em valores muito próximos a zero ao longo dos períodos, indicando que a subdivisão é praticamente inexistente nesta população, em outras palavras, a raça Nelore comporta-se praticamente como um só grupo. Desta forma, os ancestrais de grande influência estão representados na maioria dos rebanhos da raça.

O F_{ST} passou de 0,41% no primeiro período para 1,57% no último, e verifica-se na Figura 5 que este coeficiente apresenta-se praticamente paralelo ao F_{IT} , o que evidencia a dificuldade na geração de acasalamentos aleatórios, pois se houvesse a possibilidade de gerá-los, o F_{ST} certamente decresceria. Esta verificação recai novamente no aumento da relação de parentesco entre os indivíduos conforme descrito na Tabela 6.

Resultado semelhante foi obtido por Nomura et al. (2001) para a raça Japanese Black. Estes autores citaram que após o início do programa de avaliação genética para a raça, devido à utilização de poucos animais através da inseminação artificial, a subdivisão que existia na população praticamente desapareceu. Vários fatores são sugestivos ao explicar essa ausência de subdivisão no Nelore. Primeiramente é a existência de grande variação no tamanho de família, em seguida a utilização de poucos reprodutores; outro fator é a ampla comercialização de sêmen da raça, e finalmente Faria et al. (2002) relataram em 34 o *número efetivo de ancestrais*⁵ nesta raça, o que reforça a suposição supracitada.

⁵ O número efetivo de ancestrais representa o número mínimo de animais (fundadores ou não) necessários para se explicar a total diversidade genética da população estudada.

COMO MANTER A VARIABILIDADE GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO?

As ações que praticamos nesta vida são dependentes de perdas de graus de liberdade (ex. no caso de prisão, o indivíduo tem impedido de seu direito de ir e vir), e com a genética não poderia ser diferente. Se praticamos seleção, estamos escolhendo os indivíduos que serão pais da próxima geração, assim procedendo, estaremos formando a composição genética das gerações futuras. Com isto, queremos aumentar a frequência de genes favoráveis nas populações, entretanto, aumentamos também as relações de parentesco. E se o parentesco aumenta, teremos mais e mais indivíduos geneticamente semelhantes, e esta semelhança pode atingir níveis que impeçam o melhoramento de uma população, e gerar o que chamamos de *limite de seleção*, ocorrido em função do esgotamento da *variação genética*. Daí surgem algumas perguntas: O que fazer? Como proceder em programas de seleção?

Como previamente descrito, pode-se determinar e monitorar a variação genética de populações através da *taxa de aumento da endogamia* (ΔF) e do *tamanho efetivo populacional* (N_e). Vários estudos têm sido feitos no intuito de manter e continuar a exploração da variação genética. Goddard e Smith (1990) sugeriram um N_e mínimo de 40 por geração para maximizar o ganho genético em população selecionada para produção de leite, enquanto que Meuwissen e Woolliams (1994) recomendaram valores entre 30 a 250 para prevenir decréscimos nas características de resistência e adaptação (ex. taxa de sobrevivência a idade adulta), e Nicholas (1980) propôs um N_e mínimo de $50/\bar{L}$, que implicaria em taxas de ΔF de no máximo 1% ao ano.

Dentre outras complicações advindas do número reduzido de pais, pode-se ter perda de genes ao acaso, o que está fora de controle do selecionador, e implicaria em diminuição da resposta à seleção e de aumento da variação da resposta. Para contornar esse efeito Nicholas (1980) sugere a determinação de um valor máximo para o coeficiente de variação da resposta⁶, e que quantificaria o N_e mínimo necessário para evitar esse problema.

Para obtenção de ganhos a longo termo os programas de seleção certamente irão sacrificar maiores ganhos genéticos em curto prazo, evitando acasalamentos entre parentes próximos. Algumas propostas descritas na literatura para se evitar a deterioração genética em função do aumento na endogamia são as seguintes:

- 1) Seleção de um maior número de pais, e reduções na variação do tamanho de família;
- 2) Diminuir a seleção dentro de família, dando menor peso sobre as informações de pedigree (Wray e Thompson, 1990; Grundy e Hill, 1993);
- 3) Dar um fator de custo (ponderar) nas relações de parentesco dos animais selecionados para gerar as próximas gerações (Wray e Goddard, 1994; Brisbane e Gibson, 1995);

⁶ $CVR = \left(2\bar{L}\right)^{\frac{1}{2}} / \left[G(N_e t)^{\frac{1}{2}}\right]$; em que: G é o produto médio da intensidade de seleção e acurácia para cada um dos quatro passos de seleção, avaliados em t anos.

- 4) Meuwissen (1997) desenvolveu uma metodologia que maximiza o nível genético dos animais, controlando ao mesmo tempo o parentesco médio da população a uma taxa pré-estabelecida.

No Brasil, Roso e Fries (1998) descreveram o PAD (Programa de Acasalamentos Dirigidos), que combina as informações genéticas obtidas permitindo otimizar o ganho da próxima geração e controlar a endogamia. Mattos et al. (2000) também relataram o desenvolvimento do TOPGEN, um programa que otimiza informações prévias e disponibiliza as informações genéticas dos produtos e o coeficiente de endogamia esperado.

CONCLUSÕES

A endogamia é um processo prejudicial tanto para a expressão das características de interesse econômico quanto para o ganho genético por seleção. Embora alguma experiência possa eventualmente ser positiva, a grande maioria dos resultados tem sido negativos. Como não se pode prever o resultado, praticar endogamia equivale a apostar na roleta: pode-se ganhar alguma vez, mas a maior chance é de perder. Raças em extinção ou ameaçadas por diminuição da fertilidade e viabilidade atestam não ser este um problema acadêmico nem de pouca importância.

De 1979 a 1998 o tamanho efetivo populacional do Nelore tem decrescido, e isto se deve em grande parte ao aumento da variação no tamanho de família pelo uso mais intenso e ou prolongado de uns poucos reprodutores. Com o aumento da contribuição genética por parte de alguns animais, há a tendência de incremento nas relações de parentesco, o que poderá gerar maiores taxas de endogamia e reduções posteriores no tamanho efetivo. Deve-se procurar otimizar acasalamentos que permitam maiores ganhos genéticos e mínima endogamia. O monitoramento de parâmetros relacionados com a variabilidade genética deve ser constante, evitando com isso reduções drásticas na mesma que venham a comprometer o progresso genético da população. A introdução de genes de novas linhagens no topo da pirâmide genética da raça poderá também contribuir ao aumento da variabilidade genética e atenuação da endogamia.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a ABCZ pela concessão dos dados para realização deste estudo, e as instituições CAPES, CNPq e FAPEMIG pelo apoio recebido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABCZ. "Estatísticas", <http://www.abcz.org.br> 10/04/2001.

BOWMAN, J. C., FALCONER, D. S. 1960. Inbreeding depression and heterosis of litter size in mice. **Genet. Res.**, v. 1, p. 262-274.

BRISBANE, J. R., GIBSON, J. P. 1995. Balancing selection response and rate of inbreeding by including genetic relationships in selection decisions. **Theor. Appl. Genet.**, v. 91, p. 421-431.

- BURROW, H. M. 1993. The effects of inbreeding in beef cattle. **Anim. Breed. Abst.**, v. 61, p. 737-751.
- ENFIELD, F.D.; ANKLESARIA, F. An evaluation of multiple peak epistasis and population structure in directional selection program. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 3, 1986, Lincoln, NA. *Proceedings...* Lincoln, WCGALP, 1986, v. 12, p. 283-294.
- FALCONER, D. S., MACKAY, T. F. C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4 ed. New York : Longman. 464p.
- FARIA, F. J. C., VERCESI FILHO, A. E., MADALENA, F. E. et al. 2001. Parâmetros populacionais do rebanho Sindi registrado no Brasil. **Rev. Bras. Zootec.**, v. 30, p. 1989-1994.
- FARIA, F. J. C., VERCESI FILHO, A. E., MADALENA, F. E. et al. Pedigree analysis in the brazilian zebu breeds. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7, 2002, Montpellier, FR. *Proceedings...* Montpellier, WCGALP, 2002, (no prelo).
- GODDARD, M. G., SMITH, C. 1990. Optimum number of bull sires in dairy cattle breeding. **J. Dairy Sci.**, v. 73, p. 1113-1122.
- GRUNDY, B., HILL, W. G. 1993. A method for reducing inbreeding with best linear unbiased prediction. **Anim. Prod.**, v. 56, p. 427.
- HERRON, N. D., PATTIE, W. A. 1977. Studies of the Australian Ilawarra Shorthorn breed of dairy cattle. II. **Aust. J. Agric. Res.**, v. 28, p. 1119-1132.
- KING, J. 1967. Pig breeding research. In: Proc. 9th International Congress of Animal Production, T. & A. Constable Ltd., Edinburg, p. 9-16.
- MADALENA, F. E., ROBERTSON, A. 1975. Population structure in artificial selection: Studies with *Drosophila melanogaster*. **Genet. Res.**, v. 24, p. 113-126.
- MADALENA, F.E., HILL, W.G. 1972. Population structure in artificial selection programmes: simulation studies. **Genet. Res.**, Cambridge, v. 20, p. 75-99.
- MATTOS, E. C., FERRAZ, J. B. S., ELER, J. P. et al. TOPGEN – Um software para definir acasalamentos dirigidos em bovinos de corte. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE MELHORAMENTO ANIMAL, 3, 2000, Belo Horizonte, MG. *Anais...* : Belo Horizonte, SBMA, 2000, p. 425-426.
- MEUWISSEN, T. H. E. 1997. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. **J. Anim. Sci.**, v. 75, p. 934-940.
- MEUWISSEN, T. H. E., WOOLLIAMS, J. 1994. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. **Theor. Appl. Genet.**, v. 89, p. 1019-1026.
- NICHOLAS, F. W. 1980. Size of population required for artificial selection. **Genet. Res.**, v. 35, p. 85-105.
- NOMURA, T., HONDA, T., MUKAI, F. 2001. Inbreeding and effective population size of Japanese Black cattle. **J. Anim. Sci.**, v. 79, p. 366-370.

- PENNA, V. M. Efeito da endogamia em características de peso e reprodução da raça Tabapuã. Ribeirão Preto, SP:FMRP, 1990. Tese (doutorado em Genética) – Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, 1990.
- QUEIROZ, S. A., ALBUQUERQUE, L. G., LANZONI, N. A. 2000. Efeito da endogamia sobre características de crescimento de bovinos da raça Gir no Brasil. **Rev. Bras. Zootec.**, v. 29, p. 1014-1019.
- RATHIE, K. A., NICHOLAS, F. W. 1980. Artificial selection with differing population structures. **Genet. Res.**, v. 36, p.117-131.
- RAZOOK, A. G., FIGUEIREDO, L. A., BONILHA NETO, L. M. et al. 1993. Intensidades de seleção e repostas diretas e correlacionadas em 10 anos de progênies de bovinos das raças Nelore e Guzerá selecionadas para peso pós desmame. **B. Indústr. Anim.**, v. 50, n. 2, p. 147-163.
- RENDEL, J. M., ROBERTSON, A. 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. **J. Genet.**, v. 50, p. 1-8.
- SCHENKEL, F. S., D. R. LAGIOIA, D. R., RIBOLDI, J. Níveis de endogamia e depressão endogâmica no ganho de peso de raças zebuínas no Brasil. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE MELHORAMENTO ANIMAL, 4, 2002, Campo Grande, MS. *Anais...* : Campo Grande, SBMA, 2002, CD-ROM.
- SMITH, B. A., BRINKS, J. S., RICHARDSON, G. V. 1989. Relationships of sire scrotal circumference to offspring reproduction and growth. **J. Anim. Sci.**, v. 67, p. 2881-2885.
- STONAKER, H. H. 1954. Observations on reproduction, growth, feed utilisation and grades of inbred and outbred Hereford cattle. **J. Anim. Sci.**, v. 13, p. 963.
- TOLL, G. L., BARKER, J. S. F. 1979. Genetic history of the pedigree Poll Hereford breed in Australia: Effect of the importation ban. **Aust. J. Agric. Res.**, v.30, p. 767-777.
- VASSALO, J. M., DIAZ, C., GARCIA-MEDINA, J. R. 1986. A note on the population structure of the Avileña breed of cattle in Spain. **Liv. Prod. Sci.**, v. 15, p. 285-288.
- WRAY, N. R., GODDARD, M. E. 1994. Increasing long term response to selection. **Genet. Sel. Evol.**, v. 26, p. 431-451.
- WRAY, N. R., THOMPSON, R. 1990. **Genet. Res.**, v. 55, p. 41-54.
- WRIGHT, S. 1922. The effects of inbreeding and crossbreeding in guinea pigs. III. Crosses between highly inbred families. USDA Bulletin 1121, p. 1-60.
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. **Genet.**, v. 16, p. 97-159.
- WRIGHT, S. 1938. Size of population and breeding structure in relation to evolution. **Sci.**, v. 87, p. 430-431.
- WRIGHT, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regards to systems of mating. **Evol.**, v. 19, p. 395-420.