
Genética Quantitativa I

Capítulo 11. Seleção

Profa. Dra. Sandra Aidar de Queiroz

Departamento de Zootecnia – FCAV – UNESP

Outubro de 2012

A resposta e sua predição

- Mudanças nas propriedades genéticas da população:
 - A)** Escolha dos indivíduos que serão usados como reprodutores → Seleção
 - B)** Controle do modo como estes indivíduos serão acasalados → Cruzamento e Endogamia

A resposta e sua predição

- Descrição das mudanças nas propriedades genéticas da população
 - comparação das gerações sucessivas no mesmo ponto do ciclo de vida dos indivíduos
 - ponto determinado pela idade na qual a característica é medida
- Seleção é praticada **após** a tomada das medidas

A resposta e sua predição

- Seleção altera as frequências gênicas em 3 etapas:
 - A)** Seleção entre indivíduos adultos da geração parental (**Seleção Artificial**)
 - B)** Diferenças naturais de fertilidade entre os indivíduos selecionados (**Seleção natural**)
 - C)** Diferenças naturais de viabilidade entre os indivíduos da geração F1 (**Seleção natural**)

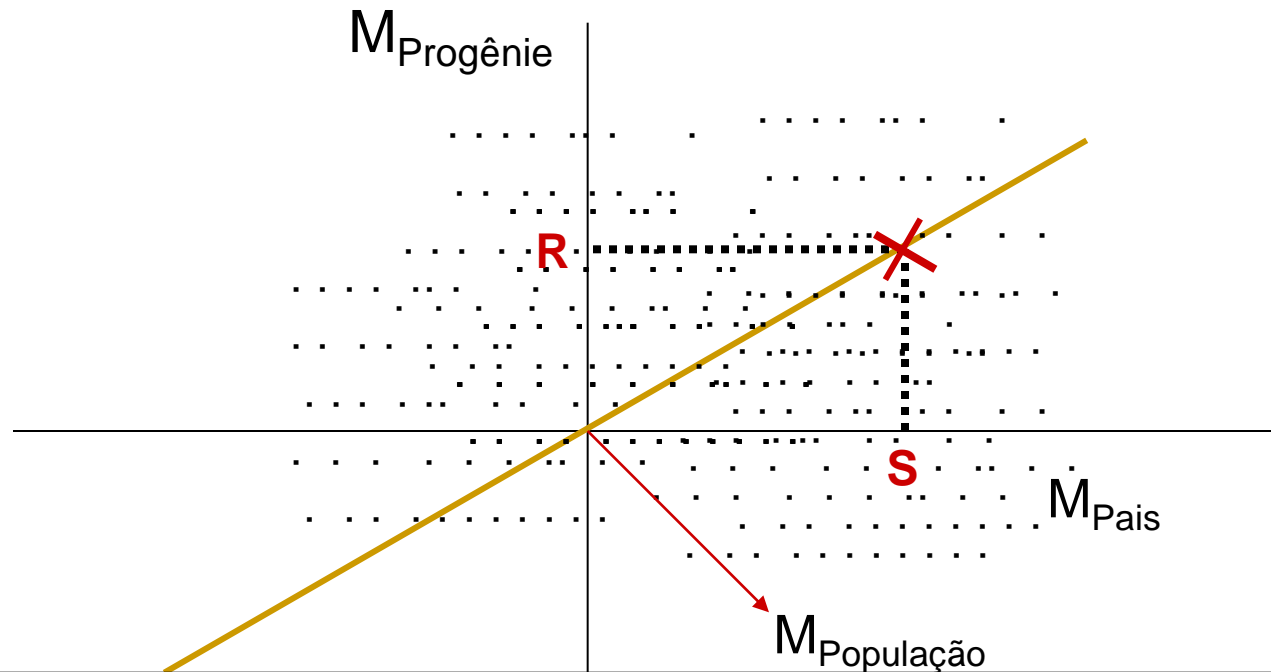
A resposta e sua predição

B) Diferenças naturais de fertilidade entre os indivíduos selecionados (**Seleção natural**)

C) Diferenças naturais de viabilidade entre os indivíduos da geração F1 (**Seleção natural**)

- B e C estão sempre presentes
- Relevantes quando ligadas aos genes envolvidos na característica sob consideração

Resposta à seleção



S = valor fenotípico médio dos pais selecionados, expresso com desvio da média da população;

R = valor fenotípico médio da progênie, expresso como desvio da média da população;

X = valor médio dos pais selecionados e de suas progênies

Resposta à seleção

- $R = b_{op} S$
- b_{op} = regressão do valor fenotípico da progênie sobre a média dos pais $\longrightarrow h^2$
- Na ausência de causas não genéticas de semelhança entre pais e filhos e na ausência de seleção natural

$$R = h^2 S$$

Resposta à seleção

■ Pressuposições:

A) Indivíduos da geração parental foram acasalados ao acaso e a seleção foi aplicada depois

B) Linearidade da regressão

Predição da Resposta

- Predição → principal uso das equações
- $R = b_{op} S$ → é descrição da resposta
- $R = h^2 S$ → pode ser preditora se usarmos a h^2 obtida para a população*
- * h^2 pode ser estimada por qualquer método

Predição da Resposta

■ Exemplo pg. 187 Falconer & Mckay (1996)

Seleção para aumentar n^0 de cerdas abdominais em *Drosophila* ($h^2 = 0,53$)

Geração	Média pop.	Média Sel.	S	Resposta	
				Esp.	Obs
Pais	35,3	40,6	5,3	2,8	—
Progênie	37,9	—	—	—	2,6

A predição da resposta é válida para UMA geração de seleção

Diferencial (S) e Intensidade de seleção (i)

- O diferencial pode ser predito se:

A) os valores fenotípicos da característica sob seleção apresentarem distribuição normal, e

B) a seleção for por truncamento*

Seleção por truncamento → indivíduos escolhidos estritamente por ordem de mérito, baseando-se em seus valores fenotípicos

Diferencial (S) e Intensidade de seleção (i)

- Seleção por truncamento – Grupo escolhido 20%

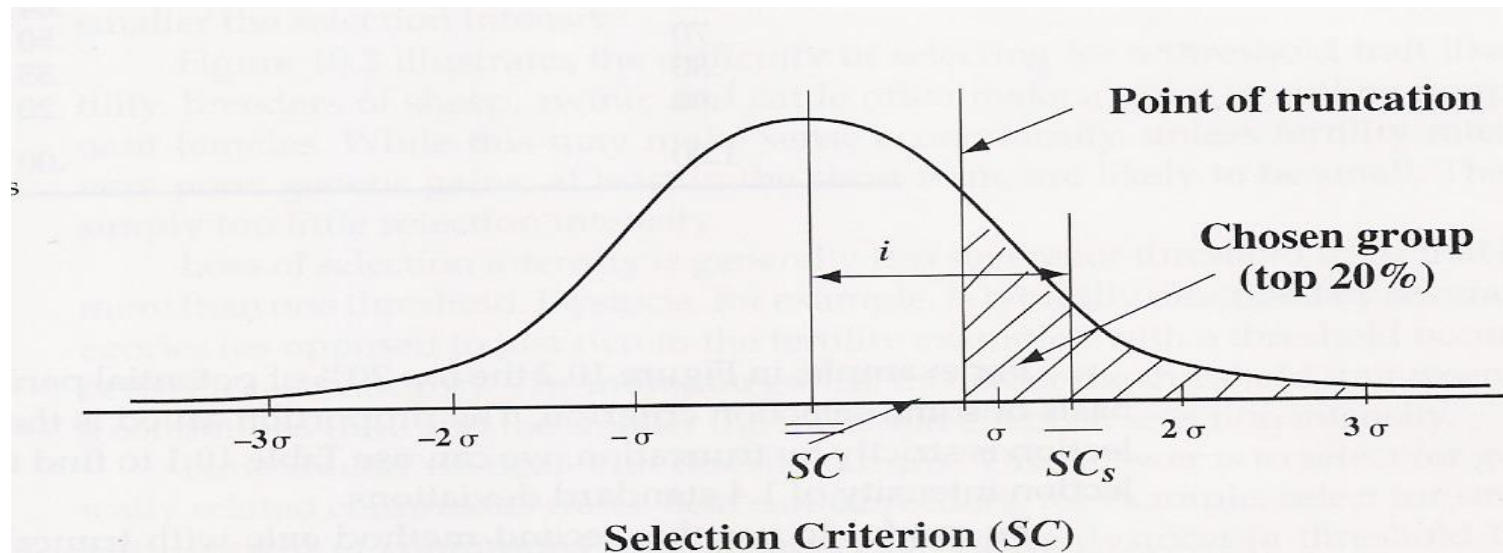


FIGURE 10.2 Selection intensity with truncation selection. Saving the top 20% ($p = .2$) of potential parents results in a selection intensity (i) of 1.4 standard deviations.

Diferencial (S) e Intensidade de seleção (i)

- O diferencial de seleção irá depender de:

A) proporção da população incluída no grupo selecionado

B) desvio-padrão fenotípico da característica

Diferencial (S) e Intensidade de seleção (i)

- A resposta à seleção pode ser generalizada se for expressa em unidades de desvio-padrão fenotípico

$$\frac{S}{\sigma_p} = i \quad \longleftrightarrow \quad S = i\sigma_p \quad \text{e} \quad R = h^2 S, \text{ então:}$$

$$R = h^2 i \sigma_p \quad h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_A \sigma_A}{\sigma_P \sigma_P} \quad R = \frac{\sigma_A \sigma_A}{\sigma_P \sigma_P} i \cancel{\sigma_P} = h i \sigma_A$$

Diferencial (S) e Intensidade de seleção (i)

Fórmula usada para comparar-se métodos de seleção e ganho genético entre diferentes espécies

$$R = h\sigma_A i$$

σ_A = desvio-padrão aditivo

$h = \sqrt{h^2}$ = acurácia da seleção

i = intensidade de seleção

Intensidade de seleção (i)

- i depende apenas da proporção da população incluída no grupo selecionado
- i poderá ser determinado a partir das tabelas de propriedades da curva normal

$$\frac{\mathbf{S}}{\sigma_p} = \mathbf{i} = \frac{\mathbf{z}}{\mathbf{p}}$$

- p = proporção selecionada da população
- z = altura da ordenada no ponto de truncamento

Intensidade de seleção (i)

função densidade normal estandarizada

z_{α}	0.00	0.01	0.02	0.03	0.04	0.05	0.06	0.07	0.08	0.09
0.0	0.5000	0.4960	0.4920	0.4880	0.4840	0.4801	0.4761	0.4721	0.4681	0.4641
0.1	0.4602	0.4562	0.4522	0.4483	0.4443	0.4404	0.4364	0.4325	0.4286	0.4247
0.2	0.4207	0.4168	0.4129	0.4090	0.4052	0.4013	0.3974	0.3936	0.3897	0.3859
0.3	0.3821	0.3783	0.3745	0.3707	0.3669	0.3632	0.3594	0.3557	0.3520	0.3483
0.4	0.3446	0.3409	0.3372	0.3336	0.3300	0.3264	0.3228	0.3192	0.3156	0.3121
0.5	0.3085	0.3050	0.3015	0.2981	0.2946	0.2912	0.2877	0.2843	0.2810	0.2776
0.6	0.2743	0.2709	0.2676	0.2643	0.2611	0.2578	0.2546	0.2514	0.2483	0.2451
0.7	0.2420	0.2389	0.2358	0.2327	0.2296	0.2266	0.2236	0.2206	0.2177	0.2148
0.8	0.2119	0.2090	0.2061	0.2033	0.2005	0.1977	0.1949	0.1922	0.1894	0.1867
0.9	0.1841	0.1814	0.1788	0.1762	0.1736	0.1711	0.1685	0.1660	0.1635	0.1611
1.0	0.1587	0.1562	0.1539	0.1515	0.1492	0.1469	0.1446	0.1423	0.1401	0.1379
1.1	0.1357	0.1335	0.1314	0.1292	0.1271	0.1251	0.1230	0.1210	0.1190	0.1170
1.2	0.1151	0.1131	0.1112	0.1093	0.1075	0.1056	0.1038	0.1020	0.1003	0.0985
1.3	0.0968	0.0951	0.0934	0.0918	0.0901	0.0885	0.0869	0.0853	0.0838	0.0823
1.4	0.0808	0.0793	0.0778	0.0764	0.0749	0.0735	0.0721	0.0708	0.0694	0.0681
1.5	0.0668	0.0655	0.0643	0.0630	0.0618	0.0606	0.0594	0.0582	0.0571	0.0559
1.6	0.0548	0.0537	0.0526	0.0516	0.0505	0.0495	0.0485	0.0475	0.0465	0.0455
1.7	0.0446	0.0436	0.0427	0.0418	0.0409	0.0401	0.0392	0.0384	0.0375	0.0367
1.8	0.0359	0.0351	0.0344	0.0336	0.0329	0.0322	0.0314	0.0307	0.0301	0.0294
1.9	0.0287	0.0281	0.0274	0.0268	0.0262	0.0256	0.0250	0.0244	0.0239	0.0233
2.0	0.0228	0.0222	0.0217	0.0212	0.0207	0.0202	0.0197	0.0192	0.0188	0.0183
2.1	0.0179	0.0174	0.0170	0.0166	0.0162	0.0158	0.0154	0.0150	0.0146	0.0143
2.2	0.0139	0.0136	0.0132	0.0129	0.0125	0.0122	0.0119	0.0116	0.0113	0.0110
2.3	0.0107	0.0104	0.0102	0.00990	0.00964	0.00939	0.00914	0.00889	0.00866	0.00842
2.4	0.00820	0.00798	0.00776	0.00755	0.00734	0.00714	0.00695	0.00676	0.00657	0.00639
2.5	0.00621	0.00604	0.00587	0.00570	0.00554	0.00539	0.00523	0.00508	0.00494	0.00480
2.6	0.00466	0.00453	0.00440	0.00427	0.00415	0.00402	0.00391	0.00379	0.00168	0.00357
2.7	0.00347	0.00336	0.00326	0.00317	0.00307	0.00298	0.00289	0.00280	0.00272	0.00264
2.8	0.00256	0.00248	0.00240	0.00233	0.00226	0.00219	0.00212	0.00205	0.00199	0.00193
2.9	0.0187	0.00181	0.00175	0.00169	0.00164	0.00159	0.00154	0.00149	0.00144	0.00139

$p=10\%$ ou $0,10$
valor área tabela= $1,28$

Intensidade de seleção (i)

TABELA III.1.4. Ordenadas da função densidade normal estandarizada

$$P(Z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-Z^2/2}$$

z	0,00	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09
0.0	0.3989	0.3989	0.3989	0.3988	0.3986	0.3986	0.3982	0.3980	0.3977	0.3973
0.1	0.3970	0.3966	0.3961	0.3956	0.3951	0.3945	0.3939	0.3932	0.3925	0.3918
0.2	0.3910	0.3902	0.3894	0.3884	0.3876	0.3867	0.3857	0.3847	0.3836	0.3825
0.3	0.3814	0.3802	0.3790	0.3778	0.3765	0.3752	0.3739	0.3725	0.3712	0.3697
0.4	0.3683	0.3668	0.3653	0.3637	0.3621	0.3605	0.3589	0.3572	0.3555	0.3538
0.5	0.3521	0.3503	0.3485	0.3467	0.3448	0.3429	0.3410	0.3391	0.3372	0.3352
0.6	0.3332	0.3312	0.3292	0.3271	0.3251	0.3230	0.3209	0.3187	0.3166	0.3144
0.7	0.3123	0.3101	0.3079	0.3056	0.3034	0.3011	0.2989	0.2966	0.2943	0.2920
0.8	0.2897	0.2874	0.2850	0.2827	0.2803	0.2780	0.2756	0.2732	0.2709	0.2685
0.9	0.2661	0.2637	0.2613	0.2589	0.2565	0.2541	0.2516	0.2492	0.2468	0.2444
1.0	0.2420	0.2396	0.2371	0.2347	0.2323	0.2299	0.2275	0.2251	0.2227	0.2203
1.1	0.2179	0.2155	0.2131	0.2107	0.2083	0.2059	0.2036	0.2012	0.1989	0.1965
1.2	0.1942	0.1919	0.1895	0.1872	0.1849	0.1826	0.1804	0.1781	0.1758	0.1736
1.3	0.1714	0.1691	0.1669	0.1647	0.1626	0.1605	0.1582	0.1561	0.1539	0.1518
1.4	0.1497	0.1476	0.1456	0.1435	0.1415	0.1394	0.1374	0.1354	0.1334	0.1315
1.5	0.1295	0.1276	0.1257	0.1238	0.1219	0.1200	0.1182	0.1163	0.1145	0.1127
1.6	0.1109	0.1092	0.1074	0.1057	0.1040	0.1023	0.1006	0.0989	0.0973	0.0957
1.7	0.0940	0.0925	0.0909	0.0893	0.0878	0.0863	0.0848	0.0833	0.0818	0.0804
1.8	0.0790	0.0775	0.0761	0.0748	0.0734	0.0721	0.0707	0.0694	0.0681	0.0669
1.9	0.0656	0.0644	0.0632	0.0620	0.0608	0.0596	0.0584	0.0573	0.0562	0.0551
2.0	0.0540	0.0529	0.0519	0.0508	0.0498	0.0488	0.0478	0.0468	0.0459	0.0449
2.1	0.0440	0.0431	0.0422	0.0413	0.0404	0.0396	0.0387	0.0379	0.0371	0.0363
2.2	0.0355	0.0347	0.0339	0.0332	0.0325	0.0317	0.0310	0.0303	0.0297	0.0290
2.3	0.0283	0.0277	0.0270	0.0264	0.0258	0.0252	0.0246	0.0241	0.0235	0.0229
2.4	0.0224	0.0219	0.0213	0.0208	0.0203	0.0198	0.0194	0.0189	0.0184	0.0180
2.5	0.0175	0.0171	0.0167	0.0163	0.0158	0.0154	0.0151	0.0147	0.0143	0.0139
2.6	0.0136	0.0132	0.0129	0.0126	0.0122	0.0119	0.0116	0.0113	0.0110	0.0107
2.7	0.0104	0.0101	0.0099	0.0096	0.0093	0.0091	0.0088	0.0086	0.0084	0.0081
2.8	0.0079	0.0077	0.0075	0.0073	0.0071	0.0069	0.0067	0.0065	0.0063	0.0061
2.9	0.0060	0.0058	0.0056	0.0055	0.0053	0.0051	0.0050	0.0048	0.0047	0.0046
3.0	0.0044	0.0043	0.0042	0.0040	0.0039	0.0038	0.0037	0.0036	0.0035	0.0034
3.1	0.0033	0.0032	0.0031	0.0030	0.0029	0.0028	0.0027	0.0026	0.0025	0.0025
3.2	0.0024	0.0023	0.0022	0.0022	0.0021	0.0020	0.0020	0.0019	0.0018	0.0018
3.3	0.0017	0.0017	0.0016	0.0016	0.0015	0.0015	0.0014	0.0014	0.0013	0.0013
3.4	0.0012	0.0012	0.0012	0.0011	0.0011	0.0010	0.0010	0.0010	0.0009	0.0009
3.5	0.0009	0.0008	0.0008	0.0008	0.0008	0.0007	0.0007	0.0007	0.0007	0.0006
3.6	0.0006	0.0006	0.0006	0.0005	0.0005	0.0005	0.0005	0.0005	0.0005	0.0004
3.7	0.0004	0.0004	0.0004	0.0004	0.0004	0.0004	0.0003	0.0003	0.0003	0.0003
3.8	0.0003	0.0003	0.0003	0.0003	0.0003	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002
3.9	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002	0.0001	0.0001

1) p=10% ou 0,10

2) valor área tabela=1,28

3) valor 1,28 → tabela de ordenadas

z = 0,1758

i = z/p → i = 0,1758/0,10

i = 1,76

Intensidade de seleção (i)

- Proporção de indivíduos selecionados (p) e Intensidade de seleção (i) correspondente

p	i
0,90	0,20
0,80	0,35
0,70	0,50
0,60	0,64
0,50	0,80
0,40	0,97
0,20	1,40
0,10	1,76
0,05	2,08
0,04	2,16
0,03	2,27
0,02	2,44
0,01	2,70

i expressa a superioridade do grupo selecionado em unidades de desvio-padrão fenotípico

Intensidade de seleção (i)

- Se a seleção aplicada diferir para machos e fêmeas:

- $\mathbf{s} = \frac{1}{2}(\mathbf{s}_m + \mathbf{s}_f)$ e $\mathbf{i} = \frac{1}{2}(\mathbf{i}_m + \mathbf{i}_f)$

- Se só for aplicada a um dos sexos:

- $\mathbf{s} = \frac{1}{2}\mathbf{s}_m$ e $\mathbf{i} = \frac{1}{2}\mathbf{i}_m$

Intervalo de Geração (L ou IG)

- Progresso por unidade de tempo mais importante que o progresso por geração
- **Gerações discretas:** A progênie é mantida até que o último indivíduo nascido atinja a maturidade. A seleção é feita e os animais são acasalados ao mesmo tempo.
- **L** = intervalo entre os acasalamentos feitos em gerações sucessivas
- Exemplo: Aves

Intervalo de Geração (L ou IG)

- Progresso por unidade de tempo mais importante que o progresso por geração
- **Gerações sobrepostas**: A reposição dos pais pelos filhos é um processo contínuo, sendo as progênies selecionadas acasaladas tão logo atinjam a maturidade
- **L** = idade média dos pais quando nascem seus filhos
- Exemplo: Bovinos

Intervalo de Geração (L ou IG)

- L pode diferir para machos e fêmeas:

- L_m e L_f

- 4 caminhos
- 
- pai – filho
 - pai – filha
 - mãe – filho
 - mãe – filha

Maior i e maior L

Como melhorar a resposta

- Equações de predição:

- $R_{\text{anual}} = \frac{ih\sigma_A}{L_m + L_f}$ OU $R_{\text{anual}} = \frac{ih^2\sigma_P}{L_m + L_f}$

Equação chave do ganho genético

Como melhorar a resposta

- $R_{\text{anual}} = \frac{i h \sigma_A}{L_m + L_f}$
- 2 fatores limitam o aumento de i :
 - A) taxa reprodutiva da espécie considerada
Proporção selecionada não pode ser menor do que a necessária para reposição
 - B) tamanho da população e endogamia
Conflito entre L e i

Como melhorar a resposta

- $R_{\text{anual}} = \frac{i h \sigma_A}{L_m + L_f}$

- Necessário Maximizar $\frac{i}{L} = \frac{i_m + i_f}{L_m + L_f}$

$$R_{\text{anual}} = \frac{i_m + i_f}{L_m + L_f} \cdot h \cdot \sigma_A$$

Pode ser ↑ com o uso da IA

Pode ser ↑ com o uso de MOET

Medida da Resposta

- Após algumas gerações de seleção tem-se a medida da resposta
 - Medida realmente obtida apresenta vários erros
 - Erros são relativos aos procedimentos, não aos princípios
-

Medida da Resposta

- Variabilidade das médias das gerações
 - Progresso não é regular → oscila erráticamente
 - Melhor medida da resposta por geração é obtida pela inclinação (b) da reta de regressão plotada para as médias de gerações
 - Assume-se que a resposta verdadeira é constante no tempo
-

Medida da Resposta

- Exemplo: pg 195 Falconer & McKay (1996)

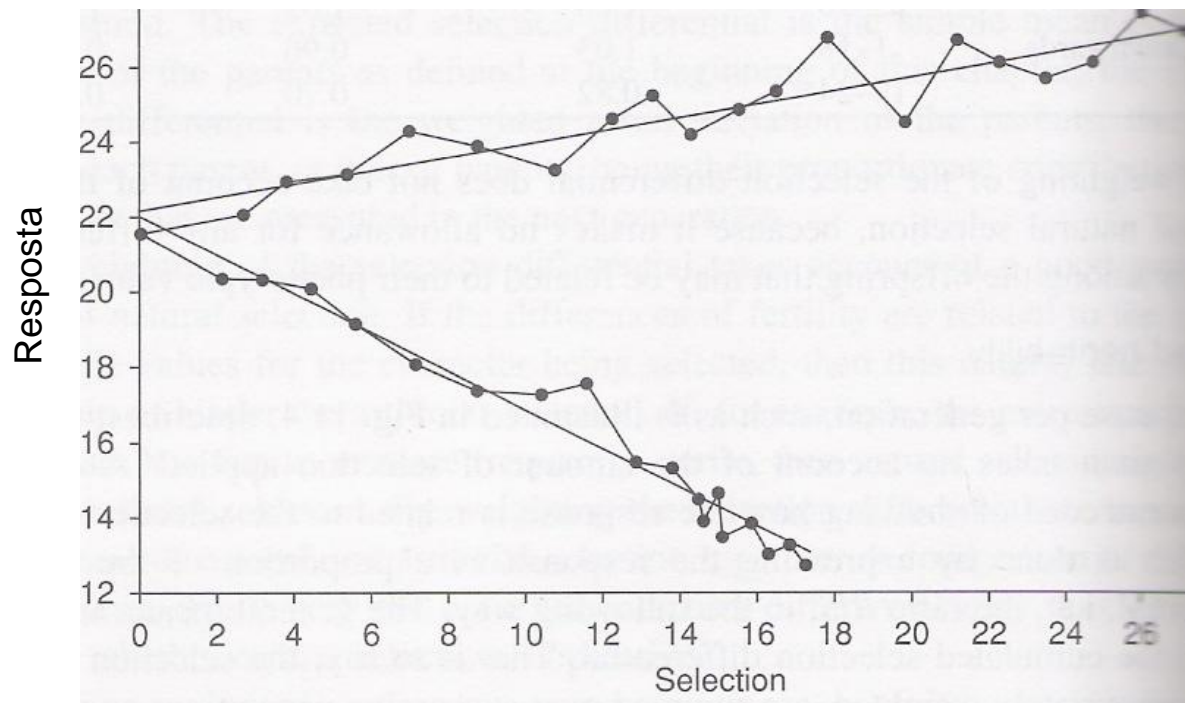


Figura 1. Seleção divergente para peso às 6 semanas em camundongos

Causas de variação nas médias das gerações

A) Deriva genética aleatória

B) Erros de amostragem na estimação das médias

C) Diferenças no diferencial de seleção

E) Fatores ambientais

Como reduzi-las????

A) Deriva genética aleatória

B) Erros de amostragem na estimação das médias

→ aumentando-se o n^0 de animais medidos e selecionados

C) Diferenças no diferencial de seleção

→ próximo capítulo

Como reduzi-las????

E) Fatores ambientais → diferenças de ambiente entre gerações: climáticas, nutricionais e de manejo geral

→ manutenção de população controle

→ linha selecionada em direção oposta

→ Seleção Divergente

População controle não selecionada

- Mesma base genética da população selecionada
- Estabelecida ao mesmo tempo que a população de seleção
- Assumindo-se que o ambiente afeta as duas populações da mesma maneira:

$$\Delta \mathbf{G} = \mathbf{R} = \mathbf{M}_s - \mathbf{M}$$

The diagram illustrates the relationship between genetic change, response to selection, and mean phenotype for a control population. It shows the equation $\Delta \mathbf{G} = \mathbf{R} = \mathbf{M}_s - \mathbf{M}$. Below the term \mathbf{M}_s , a yellow arrow points down to a yellow oval containing the text $\mathbf{G} + \mathbf{E}$. Below the term \mathbf{M} , a yellow arrow points down to a yellow oval containing the text \mathbf{E} . This indicates that the mean phenotype of the selected population (\mathbf{M}_s) is composed of genetic and environmental components ($\mathbf{G} + \mathbf{E}$), while the mean phenotype of the control population (\mathbf{M}) is composed of only environmental components (\mathbf{E}).

Experimento de seleção usando população controle

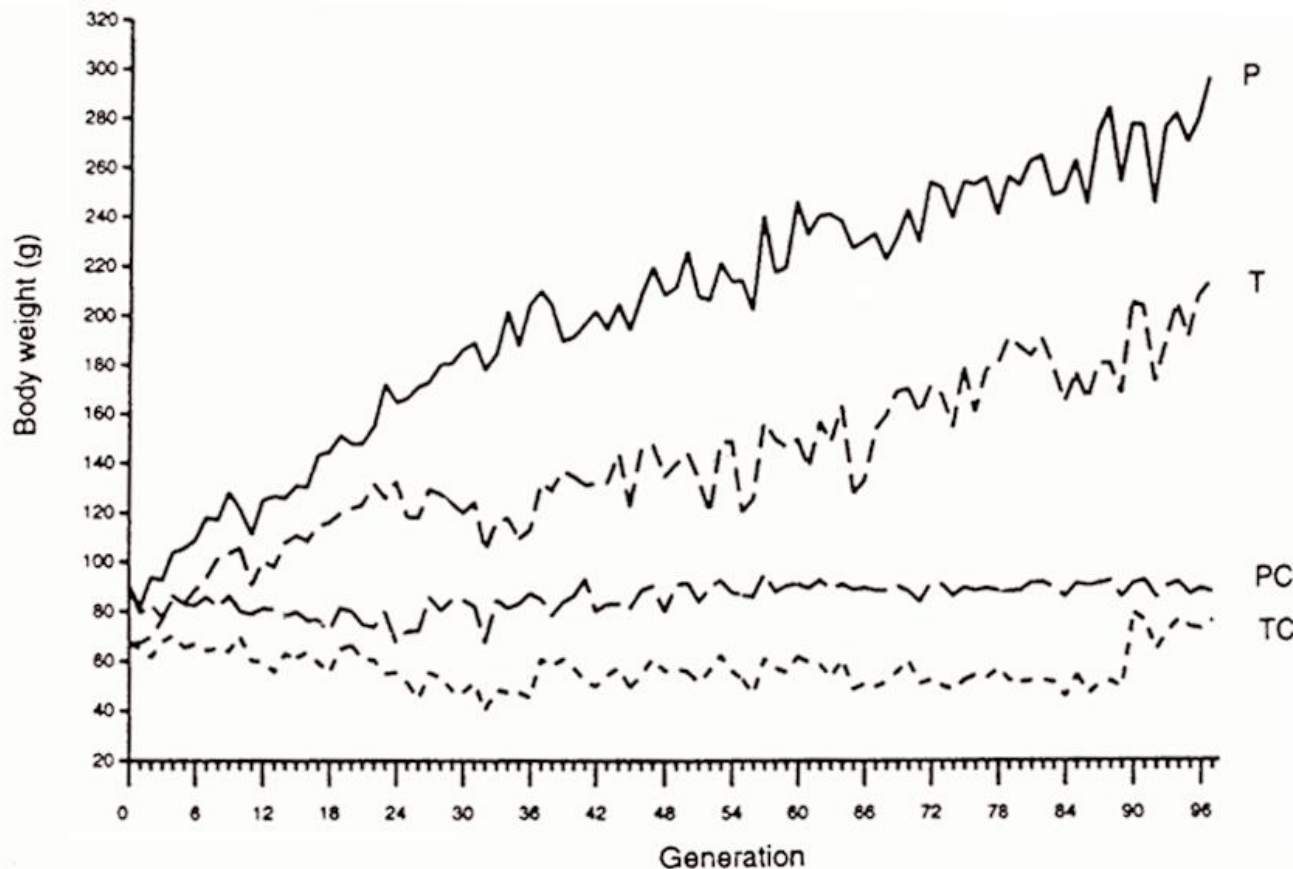


Figura 2. Resultados de 100 gerações de seleção para peso às 4 semanas de codornas japonesas selecionadas para 2 tipos de dietas (P e T) e respectivas populações controle (PC e PT)

Fonte: Hill (2008)

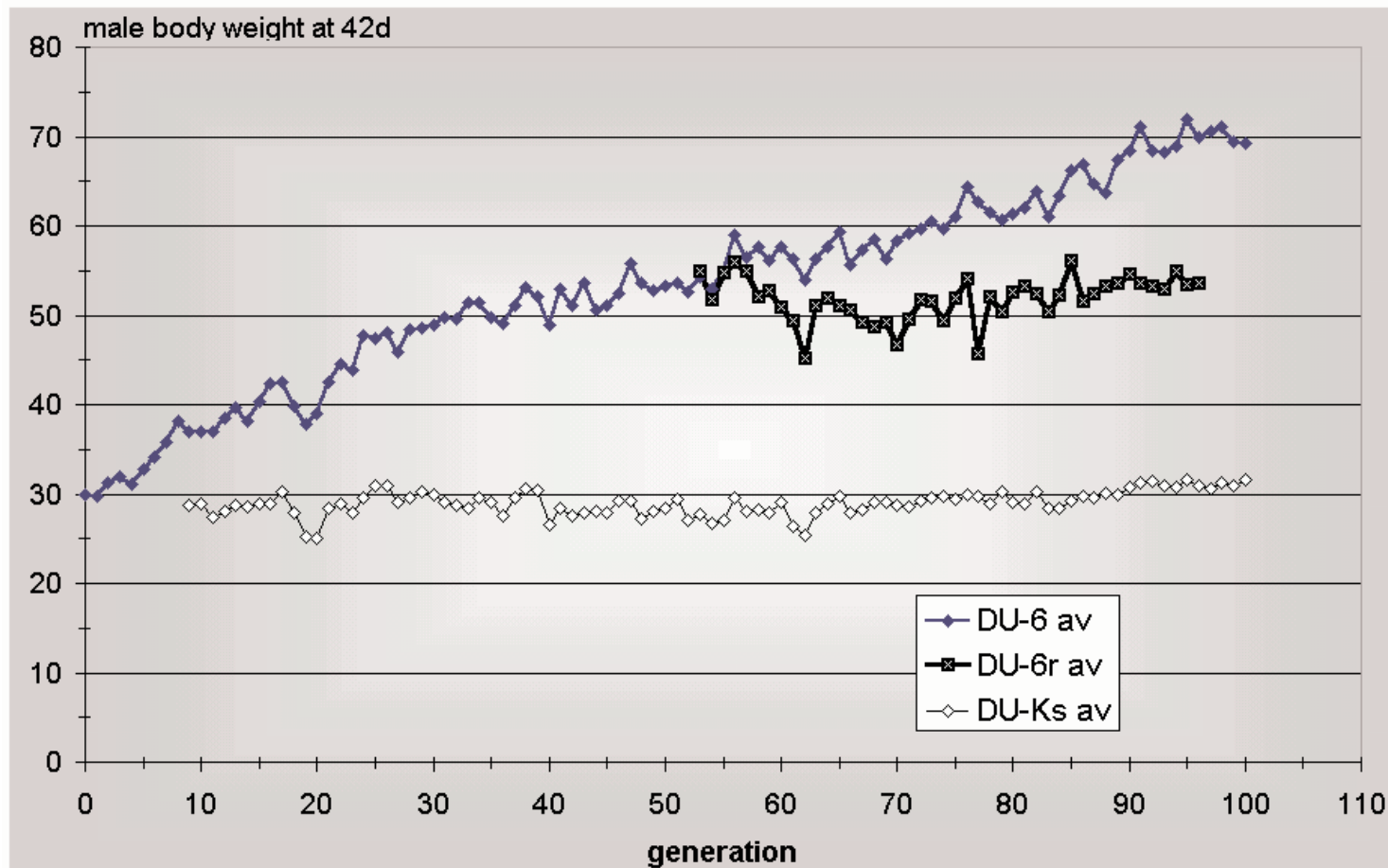


Figura 3. Resultados de 100 gerações de seleção para peso aos 42 dias de camundongos machos (DU-6), população controle (DU-k) e seleção relaxada DU-6r
Fonte: Hill (2008)

População controle não selecionada

- Nem sempre melhora a precisão com que a resposta é obtida
 - sujeita à deriva aleatória
 - erros de amostragem
 - geralmente é de menor tamanho que a população sob seleção → limita tamanho da pop. selecionada
 - Variância da amostragem → $\sigma_T^2 = \sigma_S^2 + \sigma_C^2$

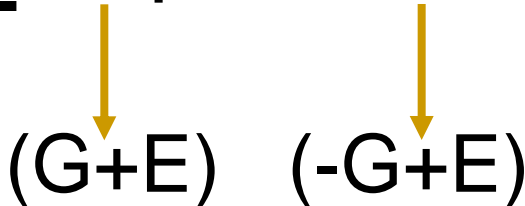
Seleção Divergente

- manutenção de duas populações, cada uma delas selecionadas em direções opostas
- uma linha atua como controle da outra
- Resposta é medida como a divergência entre as duas linhas

Seleção Divergente

- Resposta é medida como a divergência entre as duas linhas

$$\Delta \mathbf{G} = \mathbf{R} = \frac{1}{2} (\mathbf{M}_{\text{up}} - \mathbf{M}_{\text{down}})$$


 $(\mathbf{G} + \mathbf{E}) \quad (-\mathbf{G} + \mathbf{E})$

- Acurácia da medida da resposta é melhor do que no método anterior

Seleção Divergente

- Exemplo: pg 195 Falconer & McKay (1996)

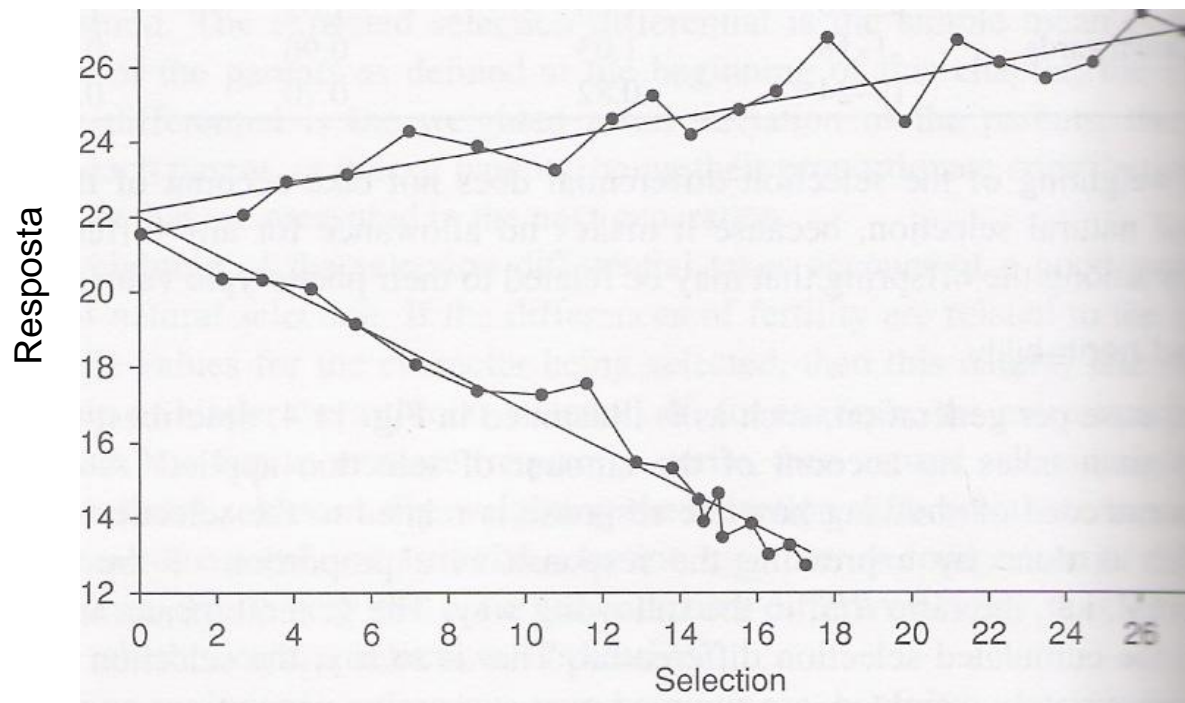


Figura 1. Seleção divergente para peso às 6 semanas em camundongos

Seleção Divergente

- Erro é o dobro do método anterior
- População controle é preferível quando só interessa a resposta em uma das direções
- Mudanças aleatórias de ambiente reduzem precisão mas não introduzem viés na estimativa
- Mudanças progressivas no ambiente causam viés pois ficam confundidas com a resposta à seleção

Comparação entre indivíduos contemporâneos pertencentes a gerações diferentes

- Pode-se usar este método quando ocorre sobreposição de gerações
 - ❑ Embriões congelados
 - ❑ Filhos de touros repetidos periodicamente (IA)
 - ❑ Predição dos valores genéticos médios dos animais
 - ❑ Problemas de confundimento entre efeitos
-

Diferencial de seleção ponderado

- Na prática, os pais não contribuem com igual número de descendentes
 - Diferenças de fertilidade
- Medida \longrightarrow Ponderar o S dos pais de acordo com o número de filhos medidos
 - S_{esperado} = média fenotípica dos desvios dos pais selecionados
 - $S_{\text{efetivo}} = S_{\text{ponderado}}$ = média ponderada pelos desvios dos pais selecionados

Diferencial de seleção ponderado

- Ponderação → contribuição proporcional de cada pai (ou par de pais) aos indivíduos que serão medidos na próxima geração
- Ponderação leva em conta parte dos efeitos da seleção natural (fertilidade)
- Comparação entre S efetivo e esperado permite verificar se seleção natural está atuando

Herdabilidade obtida (realizada)

- $h_R^2 = R/S$ → expressa a resposta como uma proporção do diferencial de seleção
- Graficamente → Plotar as médias gerais contra o diferencial de seleção acumulado (DSA)
- $DSA = \sum S_{ponderados}$ são somados ao longo das gerações sucessivas → seleção total aplicada até a geração em questão

Herdabilidade obtida (realizada)

- Valor médio da razão R/S → (b) da reta de regressão
- h_R^2 não é uma estimativa válida da h^2 da população base:
 - Características com h^2 alta tendem a apresentar maior redução no valor de h^2 após a primeira geração de seleção (EFEITO BULMER)
 - Tendência ambiental ou depressão endogâmica ficarão incluídas na resposta
 - Efeitos da deriva estarão confundidos na resposta

Efeitos Maternais

- Fonte de semelhança ambiente entre mãe-progênie ou entre indivíduos da mesma progênie que pode levar a respostas anômalas
 - Exemplo: Tamanho da ninhada em ratos

```
graph LR; N[Ninhadas] -- tamanho --> P[Peso individual]; A[Animais] -- peso --> N; A -- tamanho --> P; A -- peso --> T[tamanho da ninhada]; P --> T
```
 - Efeito materno atua em sentido contrário à seleção praticada

Exercício

- Usando os conceitos de coeficiente de seleção (s), variação na frequência alélica (Δq), intensidade de seleção (i) e herdabilidade h^2 , mostre que:

$$s = i \frac{2a}{\sigma_P}$$

efeito padronizado do loco