

Unidade 8 – Herança Poligênica

1. Introdução

Um poligene é definido como um gene que, individualmente, exerce ligeiro efeito sobre um fenótipo, mas em conjugação com alguns ou muitos outros genes, controla um traço quantitativo, tal como o peso de um animal. Na herança mendeliana as gerações F_2 e seguintes sempre se dividirão em classes descontinuas, devido às interações existentes entre os alelos, ao passo que na poligenia as interações passam a se comportar como **ações**, devido à contribuição de vários genes para o fenótipo, mostrando continuidade nos fenótipos dos indivíduos.

Na herança poligênica só são consideradas médias e variações das populações e não valores determinados pelos indivíduos. Fatores tais como a epistasia, influências citoplasmáticas, interações entre genes e produtos de genes e interações com o meio ambiente refletem-se nas médias e variações. A herança poligênica é um conceito estatístico.

Como a maioria das características das plantas e animais domésticos que têm importância prática dependem da herança poligênica, muita atenção foi concentrada neste princípio. Se todos os projetos práticos de experiências genéticas que agora se realizam em várias estações experimentais, em todo mundo, pudessem ser arroladas e classificadas, os resultados indicariam que cerca de 80 a 90% envolvem herança poligênica ou quantitativa. A tabela 8.1 fornece alguns exemplos de caracteres poligênicos em animais e vegetais.

Tabela 8.1 – Exemplos de caracteres poligênicos em animais e vegetais.

Animais	Vegetais
Produtividade	Produtividade
Postura em aves	Número de grãos/vagem
Crescimento diário	Número de frutos/planta
Peso de velo	Comprimento da espiga
Grossura e comprimento da lã	Produção de massa verde
Tamanho corporal dos animais	Peso de massa verde
Velocidade de crescimento	Altura das plantas
Fertilidade dos animais	Diâmetro do colmo
Capacidade de adaptação	Capacidade de adaptação

Os caracteres poligênicos podem ser medidos, sendo as medidas submetidas a tratamento estatístico. Os fatores ambientais também influenciam os produtos finais, tais como a altura, peso e intensidade de cor de tegumentos. Portanto, esse tipo de característica possui dois componentes, que são o **ambiental** e o **genético**.

Um exemplo característico da ação poligênica foi descoberto por R.A. Emerson e E.M. East (GARDNER e SNUSTAD, 1986) e se tornou o trabalho clássico em Genética Poligênica. Uma variedade de milho com espigas médias de 6,6 cm de comprimento foi cruzada com uma variedade tendo as espigas médias de 16,8 cm. A descendência F_1 foi intermediária no comprimento da espiga, com média de 12,1 cm, variando de 9 a 15 cm. A F_2 apresentou uma disseminação mais ampla na variação do que a F_1 , tendo algumas espigas de tamanhos tão extremos como as dos pais originais.

Esse é o padrão característico dos resultados dos cruzamentos que envolvem traços poligênicos, dependentes de apenas **alguns** genes. Quando **muitos** genes estão envolvidos, os **extremos da curva** representados pelos parentais ocorrem poucas vezes na F_2 . A figura 8.1 mostra o comportamento da F_2 quando os caracteres são poligênicos. Percebe-se, nessa figura, que a maioria dos indivíduos estão em torno da média da população e que o fenótipo dos pais estão representados nas extremidades da curva.

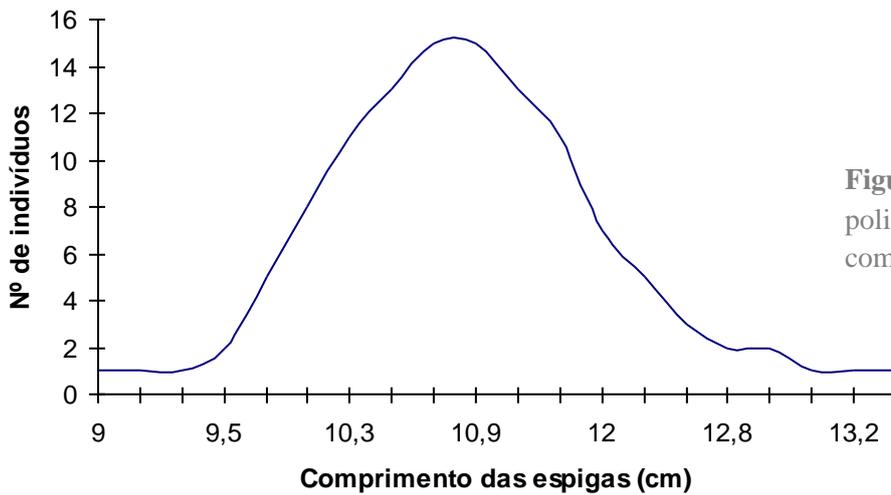


Figura 8.1 – Comportamento poligênico da geração F₂ do comprimento de espigas de milho.

A herança poligênica prevê que suas variações possam ser medidas em função dos tipos de ação que ocorre entre os genes. Essas mediações são: (a) a **heterose**, que mede o vigor do híbrido; (b) as **variâncias** de caráter ambiental e genético e (c) as **herdabilidades** que mostram, quanto de genético possui a característica estudada. Para iniciar-se esse assunto é necessário se conhecer os tipos de interações e ações gênicas que a herança poligênica possui.

2. Tipos de ações gênicas

Da mesma forma que ocorre com os caracteres qualitativos ou mendelianos, nos quais os genes possuem interações de dominância e recessividade, ou mesmo codominância, os **poligenes** possuem **ações**, visto serem vários genes que contribuem para um **mesmo fenótipo**.

Essas ações gênicas são denominadas de **aditiva**, **dominante**, **sobredominante** e **epistática**. Os exemplos dados para definir essas interações serão baseados em apenas dois genes, para facilitar a compreensão.

2.1. Ação Aditiva

Nesse tipo de ação, cada alelo contribui com um pequeno efeito fenotípico, o qual é somado aos efeitos dos demais alelos (RAMALHO et al., 1994), sendo que cada um é independente dos demais.

Como exemplo somente, se for considerada a ação de dois genes de efeito poligênico para a expressão do fenótipo, o alelo A contribuirá com duas unidades e o alelo B com seis unidades, enquanto que o alelo A' contribuirá com uma unidade e o alelo B' com três unidades. Aos alelos que dão maiores contribuições, denominam-se **alelos contribuintes**, enquanto que os que contribuem com menos são denominados de **alelos não contribuintes**.

Para se entender a ação aditiva, o esquema a seguir demonstra a expressão dos fenótipos:

Geração	Genótipo	Fenótipo
P ₁	AABB	16
P ₂	A'A'B'B'	8
F ₁	AA'BB'	12

Nota-se que a F₁ possui fenótipo correspondente à média aritmética dos pais, que é a primeira característica da ação aditiva. Se indivíduos da F₁ forem cruzados entre si para obter a geração F₂, a média que esta geração apresentará será a mesma da F₁, o que caracteriza mais, ainda, a herança poligênica de ação aditiva. Como resumo desse tipo de ação tem-se:

- a média de F₁ é intermediária entre os pais;

- a média de F₂ é igual à média de F₁.

A tabela 8.2 a seguir demonstra o cálculo dessa ação. Percebe-se que o valor (v) é a soma dos alelos, conforme a contribuição de cada um.

Tabela 8.2 – Segregação genotípica, valor individual e total da população de F₂ conforme ação aditiva dos genes.

Genótipos	Frequência (f)	Valor (v)	f x v
AABB	1	16	16
AABB'	2	13	26
AAB'B'	1	10	10
AA'BB	2	15	30
AA'BB'	4	12	48
AA'B'B'	2	9	18
A'A'BB	1	14	14
A'A'BB'	2	11	22
A'A'B'B'	1	8	8
TOTAL	16		192

O gráfico a seguir demonstra a curva do valor populacional da geração F₂ demonstrando o efeito da ação aditiva na característica.

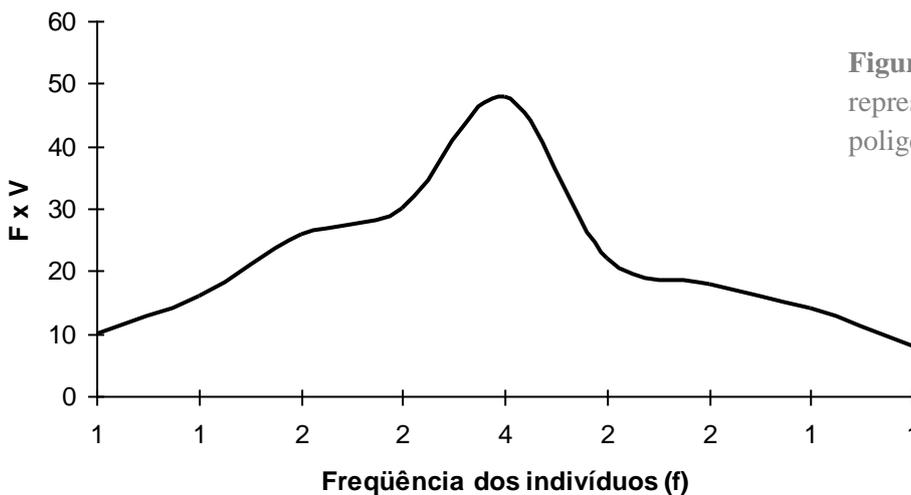


Figura 8.2 – Curva populacional de F₂ representando o efeito aditivo de genes poligênicos.

A média da população F₂ é calculada dividindo-se o valor fenotípico total (f x v) pela quantidade de indivíduos que constituíram a população, como se segue:

$$XF_2 = \frac{192}{16} = 12 (= F_1)$$

Na ação aditiva a curva de distribuição das frequências observadas em F₂ é simétrica em relação à média e demonstra que todas as combinações gênicas possíveis. Essas combinações são efetivamente passadas de uma geração para outra, facilitando o processo de seleção (SILVA, 1982).

2.2. Ação de Dominância

Nesse tipo de ação poligênica ocorre também à **interação entre os alelos**, por isso o valor fenotípico de um genótipo **homozigoto** com alelos contribuintes é igual ao **heterozigoto**, para o mesmo gene.

Sendo o alelo A responsável por duas unidades, o alelo A' por uma, o alelo B por seis unidades e o B' por três; os genótipos AA e AA' possuem valor de quatro unidades, enquanto que os BB e BB' possuem doze unidades, portanto as gerações ficam assim constituídas:

Geração	Genótipo	Fenótipo
P ₁	AABB	16
P ₂	A'A'B'B'	8
F ₁	AA'BB'	16

Percebe-se que o valor fenotípico da F₁ é igual ao do pai dominante. A segregação da geração F₂ e a curva de distribuição de frequência será assimétrica, tendendo para o pai portador dos alelos dominantes.

Tabela 8.3 – Segregação genotípica, valor individual e total da população de F₂ conforme ação aditiva dos genes.

Genótipos	Frequência (f)	Valor (v)	f x v
AABB	1	16	16
AABB'	2	16	32
AAB'B'	1	10	10
AA'BB	2	16	32
AA'BB'	4	16	64
AA'B'B'	2	10	20
A'A'BB	1	14	14
A'A'BB'	2	14	28
A'A'B'B'	1	8	8
TOTAL	16		224

A média de F₂ é calculada dividindo-se o valor fenotípico total pelo número de indivíduos que deram origem.

$$XF_2 = \frac{224}{16} = 14 (< F_1)$$

O gráfico a seguir demonstra o comportamento da população F₂ quando ocorre, como ação principal, a dominância entre os alelos poligênicos.

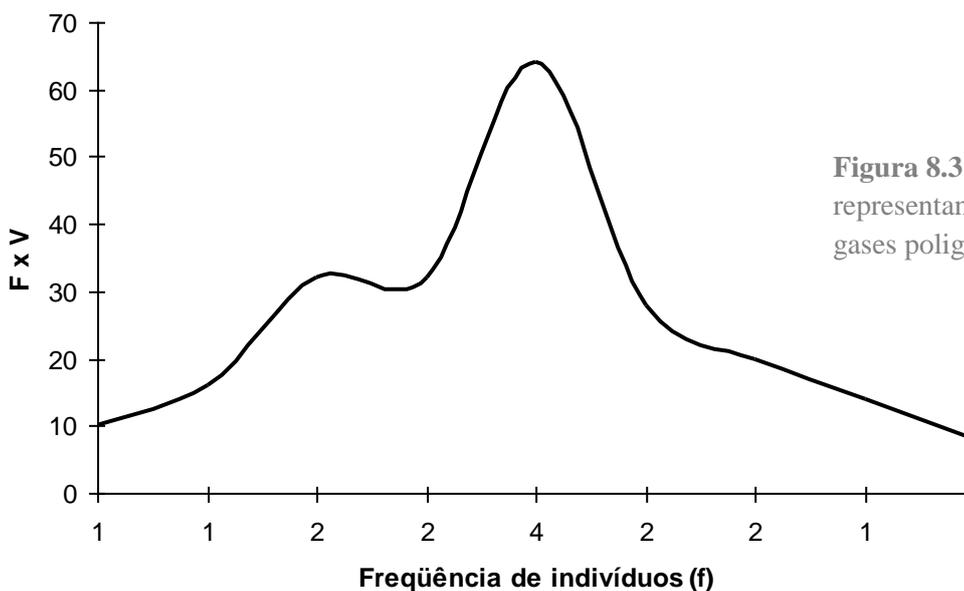


Figura 8.3 – Curva populacional de F₂ representando o efeito de dominância de genes poligênicos.

Quando o fenômeno de dominância está presente, as combinações gênicas quebram-se devido à segregação, aparecendo indivíduos com valor fenotípico abaixo da média (SILVA, 1982). Os efeitos de dominância podem ser chamados de **efeitos genéticos não aditivos**. Como conclusão é possível dizer-se que:

- a média da F_1 é igual a do melhor pai;
- a média da F_2 é inferior a da F_1 ;
- a descendência de qualquer indivíduo é, no máximo, igual a do indivíduo, em geral menor.

2.3. Ação de sobredominância

A característica dessa ação é a de que os heterozigotos apresentam valores fenotípicos superiores ao melhor dos pais, portanto a média da geração F_1 é superior a do pai de maior média, enquanto que a média da geração F_2 é inferior a da F_1 .

Considerando os seguintes valores para os alelos: $A = 2$; $A' = 1$, então os genótipos $AA = 4$; $AA' = 6$ e $A'A' = 2$. Para o outro gene os valores serão de $B = 6$; $B' = 3$, então os genótipos $BB = 12$; $BB' = 15$ e $B'B' = 6$. Percebe-se sempre que o heterozigoto tem **valor fenotípico maior que o maior pai**.

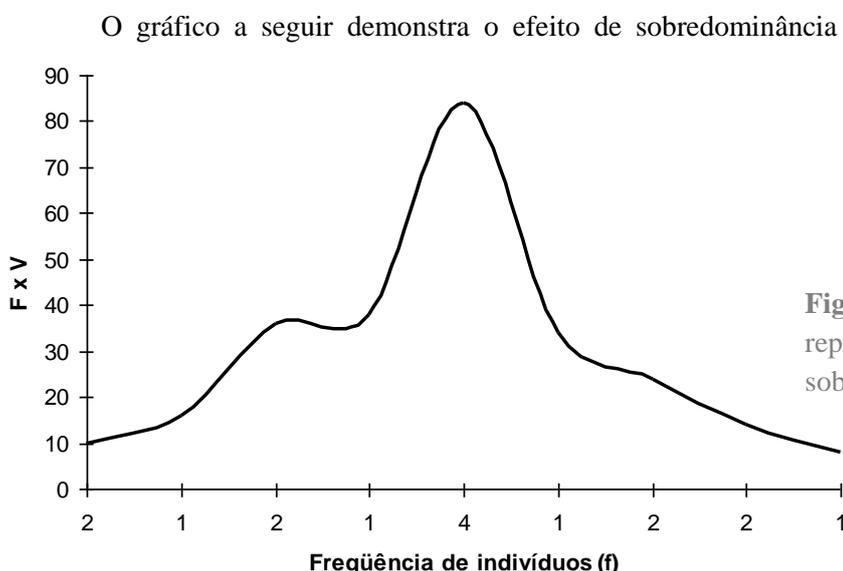
Os genótipos e fenótipos das gerações paternas e da F_1 poderão, então, serem escritos:

Geração	Genótipo	Fenótipo
P_1	AABB ou AAB'B'	16 ou 10
P_2	A'A'BB ou A'A'B'B'	14 ou 8
F_1	AA'BB'	21

O cruzamento dos indivíduos da F_1 dará origem à geração segregante F_2 , cujos genótipos e fenótipos estão na tabela 8.4.

Tabela 8.4 – Segregação genotípica, valor individual e valor total da população F_2 .

Genótipos	Frequência (f)	Valor (v)	f x v
AABB	1	16	16
AABB'	2	19	38
AAB'B'	1	10	10
AA'BB	2	18	36
AA'BB'	4	21	84
AA'B'B'	2	12	24
A'A'BB	1	14	14
A'A'BB'	2	17	34
A'A'B'B'	1	8	8
TOTAL	16		264



O gráfico a seguir demonstra o efeito de sobredominância ocorrido entre alelos heterozigotos numa população em F_2 . Essa curva assemelha-se a curva da ação de dominância entre os alelos. Entretanto, a diferença caracteriza-se pelo valor (f x v) populacional acima da média da dominância.

Figura 8.4 – Curva populacional de F_2 representando o efeito de sobredominância de genes poligênicos.

O valor médio da população F_2 se obtém dividindo-se o valor fenotípico total pela quantidade de indivíduos que a originaram, como se segue:

$$XF_2 = \frac{264}{16} = 16,5 (< F_1)$$

Segundo Ramalho et al. (1984) esta característica de ação de sobredominância só é válida enquanto os progenitores são contrastantes. Caso isso não ocorra à média de F_1 será superior a dos progenitores, mesmo que só a ação de dominância esteja presente, conforme o exemplo a seguir:

Geração	Genótipo	Fenótipo
P_1	AAB'B'	70
P_2	A'A'BB	70
F_1	AA'BB'	120

Acrescenta-se que a ação de sobredominância atua igualmente quando o valor fenotípico do heterozigoto é inferior ao pai de menor expressão. Por exemplo, se a pesquisa estudar suscetibilidade das doenças, o heterozigoto será menor suscetível que o pai de menor suscetibilidade.

Algumas hipóteses para explicar o efeito de sobredominância foram elucidadas, segundo Giannoni e Gionnoni (1983), onde os autores relatam que: (a) cada alelo controla a produção de um efeito ou substância. Se as substâncias ou efeitos forem do tipo complementar ou suplementar, darão origem a algo melhor, e (b) o heterozigoto tem maior capacidade adaptativa ao meio ambiente.

Nesse tipo de ação é importante se determinar o fenômeno da **Heterose**. A heterose é o parâmetro que mede a superioridade do híbrido. O melhorista não deverá selecionar apenas os melhores indivíduos na segregação de F_2 , quando se comprovar a ação de sobredominância entre os genes.

Uma das teorias para explicar a heterose tem por base os chamados alelos dominantes que determinam o aumento do vigor. Esses alelos estariam acumulados nas linhagens endogâmicas, que são homozigotas, principalmente no milho, através da seleção e mutação casuais. O cruzamento entre essas linhagens produziriam uma F_1 constituída de plantas heterozigotas que, por interação alélica de dominância, apresentariam as características de ambas as linhagens parentais endogâmicas (GARDNER, 1975).

A heterose pode ser medida pela seguinte fórmula:

$$h = F_1 - \frac{P_1 + P_2}{2}$$

Quando o valor da heterose for positivo significa que está ocorrendo à ação de sobredominância ou de dominância, entretanto se for negativo a ação aditiva é a mais provável de estar ocorrendo.

É importante se expressar o valor da heterose em **percentagem**, porque se refere ao acréscimo da F_1 acima dos pais homozigóticos. Para tanto se toma a média dos pais como 100%, o valor do cálculo da heterose, se positivo, será somado aos 100% dos pais. Portanto se o F_1 híbrido produzir 10%, pelo cálculo, significa que vale 110%. De outra maneira soma-se o pai superior e então, nesse caso, sendo a F_1 superior ao melhor pai, o que produziu a mais será somado aos 100% considerados.

No caso das alógamas, por exemplo, o milho, o valor do F_1 deve ser superior não só aos seus progenitores diretos, derivados de várias gerações endogâmicas, como dos parentais que as originaram. Nesse caso tem-se o efeito prático da heterose em F_1 .

O vigor heterótico do híbrido F_1 possui vantagens acima de seus progenitores. Entre essas vantagens está: (a) reunir num só indivíduo bons caracteres que estão separados nos progenitores e parentais; (b) combinações alélicas de caráter superior; (c) obtenção de plantas uniformes expressando o mesmo fenótipo e (d) demonstra

homeostase que é maior adaptabilidade do heterozigoto ao ambiente com produções menos oscilantes quando analisados em locais e anos diferentes.

Algumas desvantagens poderão ser relacionadas como se segue: (a) é necessário método de seleção para se aumentar o número de genes favoráveis nas gerações progenitoras, senão não haverá aumento do valor heterótico; (b) o limite do valor heterótico é de difícil ultrapassagem, devido a cruzamentos aleatórios. É necessário não dar caráter aleatório aos cruzamentos e (c) relativo às regiões de plantio, é necessário valorização do produto comercial com boa rede de beneficiamento e distribuição.

2.4. Ação epistática

Esse tipo de ação ocorre quando o efeito de um gene é influenciado pelo estado alélico de outro gene, em outro locus. Supondo os seguintes alelos, genótipos e valores individuais:

Alelos/Genótipos	Valores
A	2
A'	1
B	6
B'	3
AA	4
AA'	3
A'A'	2
BB	12
BB'	9
B'B'	6

As gerações P₁, P₂ e F₁ possuem os seguintes fenótipos:

Geração	Genótipo	Fenótipo
P ₁	AABB	16
P ₂	A'A'B'B'	8
F ₁	AA'BB'	12

Percebe-se que a F₁ possui fenótipo igual à média dos paternais, dando ideia de que a ação é aditiva.

Tabela 8.5 – Segregação genotípica, valor individual e valor total da população F₂.

Genótipos	Frequência (f)	Valor (v)	f x v
AABB	1	16	16
AABB'	2	18	13* (36)
AAB'B'	1	14	10* (14)
AA'BB	2	12	15** (24)
AA'BB'	4	12	48
AA'B'B'	2	6	9** (12)
A'A'BB	1	14	14
A'A'BB'	2	11	22
A'A'B'B'	1	8	8
TOTAL	16		194

* Ocorre interação epistática de B' sobre AA

** Ocorre interação epistática de A' sobre BB e B'B'

A média da F₂ é calculada dividindo-se o valor fenotípico total pelo número de indivíduos que a originaram, como se segue:

$$XF_2 = \frac{194}{16} = 12,125 (> F_1)$$

O gráfico a seguir demonstra os efeitos poligênicos na população F₂. Nesse há duas curvas onde são evidenciados ambos os efeitos epistáticos e aditivos de genes. Percebe-se que o efeito de epistasia altera a curva, de forma que o processo de seleção torna-se dificultado, pois ao se selecionar indivíduos produtivos no primeiro pico da curva, na realidade estão se selecionando indivíduos de baixo efeito poligênico, demonstrando pela curva de ação aditiva de genes. O efeito de epistasia altera significativamente o processo de seleção, devendo, o melhorista, estudar com profundidade as interações não alélicas que aparecem nesse caso. Embora o valor fenotípico médio seja superior ao da F₁, a curva de distribuição das médias de F₂ é imprevisível.

A importância do estudo dessas ações gênicas reside no fato do melhorista determinar qual(is) a(s) melhor(es) metodologia(s) a ser(em) empregada(s) no processo de seleção de genótipos desejáveis e/ou superiores. A ação aditiva possibilita selecionar os indivíduos superiores apenas; a dominância pelo comportamento de suas progênes, devido às interações alélicas; a sobredominância possibilita obter indivíduos homozigotos puros para manutenção dos heterozigotos superiores.

As características poligênicas não são determinadas apenas por um dos tipos de ação gênica, mas por, pelo menos, duas delas ao mesmo tempo, tornando, por esse fato, o melhoramento genético trabalhoso (GIANNONI e GIANNONI, 1983).

A herança poligênica por ser controlada por muitos genes tendo ainda ação ambiental para a expressão fenotípica nas gerações segregantes. Sua quantificação é feita na base de dados estatísticos como média, desvio padrão, variância, herdabilidades das características. São medidos também coeficientes de regressão e correlação, quando se tratar com duas ou mais características, ao mesmo tempo. Aqui serão analisados somente os três primeiros componentes estatísticos.

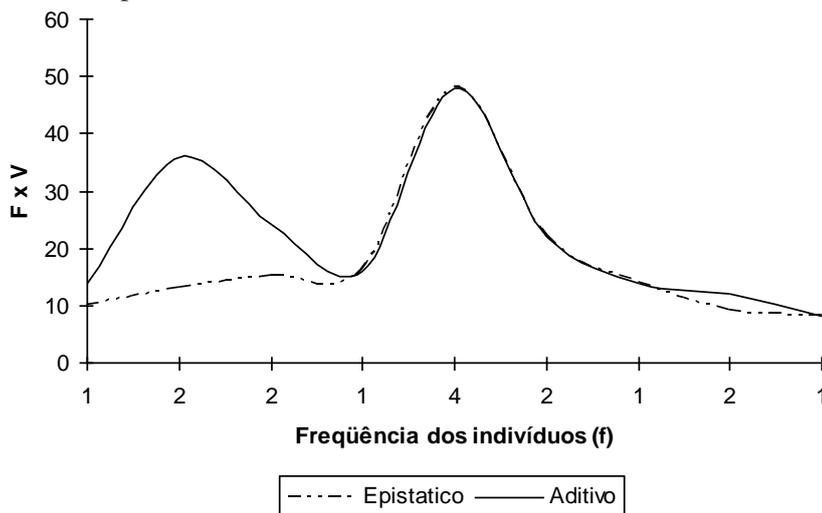


Figura 8.5 – Curva de epistasia e aditividade dos poligenes na geração F₂.

3. Estudo dos dados estatísticos na poligenia

3.1. A média e o desvio padrão

A genética Quantitativa ou Poligênica trabalha com populações de indivíduos e não com indivíduos isolados. Como as populações são grandes, para que haja expressão de todos os genótipos, a média é um dado estatístico que melhor reproduz o comportamento da população. Normalmente é determinado após a obtenção da amostra representativa da(s) população(ões) em estudo.

A média é um dado de localização com tendência central, que é obtida somando-se os dados individuais da amostra e dividindo-se pelo número de indivíduos que a originaram.

$$\bar{X} = \frac{\sum X_i}{n}$$

Como a seleção de indivíduos com a maior média não é uma estratégia boa para o melhoramento, deve-se calcular também o desvio padrão. Como esse parâmetro é de dispersão, o intervalo onde o melhorista poderá trabalhar ficará maior. O desvio padrão é calculado por:

$$S = \sqrt{S^2}$$

Esse dado indica quão fidedigno é a média da amostra como estimativa da média da população. Na figura 8.6 está representada a curva básica do comportamento dos genes poligênicos para uma característica. Percebe-se nessa curva, que representa a população F₂, a possibilidade do melhorista realizar seleção de indivíduos em qualquer parte da curva. Entretanto, é normal que haja determinada amplitude que é representada pela média e pelo desvio padrão, que será somado e diminuído da média.

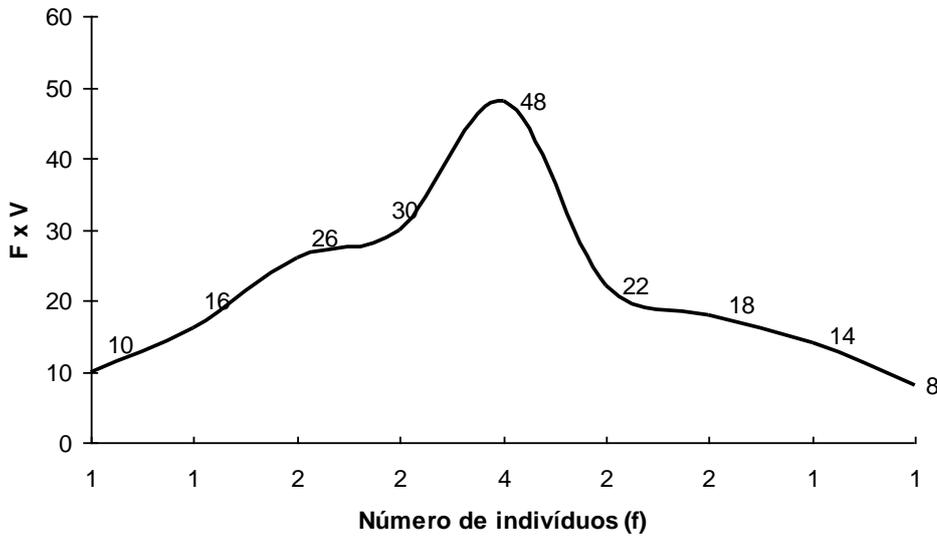


Figura 8.6 – Curva de ação de genes poligênicos (Média 21,33 e Desvio Padrão 12,28).

A seleção de indivíduos nessa curva representativa da geração F₂ irá constituir a população F₃. Nessa geração a curva será simétrica igualmente, porém com menos amplitude, pois haverá tendência de diminuição dos heterozigotos e aumento proporcional dos homozigotos.

3.2. A variância

A variância é um dado estatístico que mede a variação entre os indivíduos de uma população ou da amostra dessa população. Conceitualmente é simbolizada por **S²** e calculada pelo somatório do quadrado da diferença entre a observação individual e a média da amostra, dividido por **n - 1**, onde **n** é o número de indivíduos que constitui a amostra ou todos os componentes da população estudada.

$$S^2 = \frac{\sum (X_i - \bar{X})^2}{n - 1}$$

A variância é relativamente grande quanto mais afastados forem os valores e pequena, quanto mais próximo estiverem. Na Genética Poligênica é necessário se estudar as variâncias que compõem a característica. Essas variâncias, de forma geral, são a ambiental e a genotípica, haja vista que a expressão do fenótipo é o resultado da soma de ambas as variâncias, mais a interação entre os fatores genético e ambiental. Matematicamente pode ser assim escrita:

$$VF_2 = V_E + V_G + V_{GE}$$

a) Variância ambiental (V_E)

A variância ambiental é a variação que ocorre entre os indivíduos das gerações não segregantes e geneticamente uniformes. Essas são as parentais e a F₁.

As gerações parentais são homozigóticas para seus genes (AABBCC...) ou (A'A'B'B'C'C'...), o P₁ (paternal 1) poderá ser constituído pela população de plantas que possuam todos os alelos contribuintes e o P₂ (paternal 2) por aqueles cujo genótipo é formado pelos alelos não contribuintes. Portanto, são duas populações fenotipicamente contrastantes.

A geração F₁ é a resultante do cruzamento entre as populações P₁ e P₂, de natureza heterozigota e constituída de indivíduos que possuem alelos contribuintes e não contribuintes para todos os loci. Todas as três gerações são homogêneas em termos fenotípicos, apesar de haver variação entre elas. Nesse caso essa

variação é denominada de norma de reação e não afeta o genótipo. O valor relativo à variância ambiental é encontrado no quadrado médio do erro (VENCOVSKY e BARRIGA, 1992).

Na experimentação agrícola busca-se a homogeneização do ambiente para que sua variação seja mínima e que a expressão fenotípica dependa mais dos genes do que o ambiente. Para se calcular a variância ambiental utiliza-se a seguinte fórmula:

$$V_E = \frac{VP_1 + VP_2 + VF_1}{3}$$

b) Variância genética (V_G)

A variância genética é aquela resultante das ações gênicas que aparecem nas gerações segregantes. É representada por:

$$V_G = V_A + V_D + V_{ES}$$

Onde:

V_G - variância genética

V_A - variância devido ao componente aditivo

V_D - variância devido à ação dominante

V_{ES} - variância devido ao efeito epistático dos genes

Dependendo da disponibilidade dos dados a variância genética pode ser calculada pela seguinte fórmula:

$$V_G = VF_2 - V_E$$

Entretanto, para se medir a variância genética é melhor fazer sua partição em:

I. Variância aditiva

A variância aditiva é calculada pela seguinte fórmula, segundo Ramalho et al., (1994):

$$V_A = 2VF_2 - (VRC_1 + VRC_2)$$

Onde:

VF_2 - variância total da geração F_2

VRC_1 - variância total do retrocruzamento 1 (cruzamento feito entre os pais que contém todos os alelos contribuintes com o F_1)

VRC_2 - variância total do retrocruzamento 2 (cruzamento feito entre os pais que contém todos os alelos não contribuintes com o F_1)

II. Variância de dominância

A variância de dominância é obtida pela seguinte fórmula:

$$V_D = VF_2 - V_A - V_E$$

A soma das variâncias aditivas e de dominância resulta na variância genética da F_2 .

III. Variância epistática

A variância epistática pode ser calculada pela seguinte fórmula:

$$V_{ES} = V_G - V_A - V_D$$

Essa variância é bem mais complexa de ser estudada, porque está vinculada aos estados alélicos dos genes que interagem, resultando em genótipos **desviados** em relação aos efeitos aditivos e de dominância.

c) Variância da interação Genético ambiental

Para se determinar a variância das interações é necessário realizar-se o experimento com repetições em locais diferentes e durante dois ou mais anos (VERNETTI, 1983). Portanto, a variância devido à interação genético ambiental fica assim constituída:

$$V_{GE} = V_{GL} + V_{GA} + V_{GLA}$$

Onde:

V_{GE} - componente devido à interação dos genótipos com os locais;

V_{GA} - componente devido à interação dos genótipos com os anos;

V_{GLA} - componente devido à interação dos genótipos com os locais e com os anos;

Após a estimativa de todos esses parâmetros que medem a expressão fenotípica, chega-se a conclusão de que todas as características quantitativas são resultados da união dos componentes genético e ambiental. Para o melhorista, isto é importante, porém como seu trabalho é o de procurar que as características superiores apareçam nas gerações seguintes, é necessário o estudo de quanto do fenótipo está relacionado com os genes que as populações possuem. Esse estudo recebe o nome de Herdabilidade (h^2).

3.3. Herdabilidade

Segundo Futuyma (1992) a herdabilidade de uma característica é a aferição da variância fenotípica que é atribuída à variação genética; a eficiência da seleção de qualquer caráter depende de sua herdabilidade (VERNETTI, 1983; MATHER e JINKS, 1984).

a) Variação da herdabilidade

A herdabilidade é um número que varia de zero a um ($0 < h^2 < 1$), dependendo das seguintes condições:

- se toda variabilidade fenotípica de uma característica for de natureza genética (características mendelianas) onde os efeitos ambientais praticamente não existem, então:

$$V_E = 0 \gggg V_{F2} = V_G$$

$$h^2 = \frac{V_G}{V_{F2}} = 1$$

- se toda a variabilidade fenotípica for de natureza ambiental (característica dentro de linhagens homozigotas), então:

$$V_G = 0 \gggg V_{F2} = V_E$$

$$h^2 = \text{ZERO}$$

- se a metade da variabilidade fenotípica for devida a efeitos genéticos, então:

$$V_G = \frac{V_{F2}}{2} \gggg 2V_G = V_{F2}$$

$$h^2 = \frac{V_G}{V_{F2}} = 0,5$$

- se o componente ambiental for 3 vezes maior que o componente genético, então:

$$V_E = 3V_G$$

$$h^2 = \frac{V_G}{V_{F2}} = 0,25$$

A herdabilidade pode ser estimada no sentido amplo e restrito. No sentido amplo usa-se a seguinte fórmula, de acordo com Ramalho et al., (1994); Mather e Jinks (1984):

$$h_a^2 = \frac{V_G}{V_{F2}} \times 100$$

Ou

$$h_a^2 = \frac{V_{F2} - V_E}{V_{F2}} \times 100$$

E, no sentido restrito, calcula-se a herdabilidade a partir da fórmula:

$$h_r^2 = \frac{V_A}{V_{F2}} \times 100$$

Ou

$$h_r^2 = \frac{2V_{F2} - (V_{RC1} + V_{RC2})}{V_{F2}} \times 100$$

A estimativa da herdabilidade é rigorosamente para a população no seu ambiente particular, porém a herdabilidade no sentido restrito é menos alterada, porque depende mais da variância genética aditiva, que é fixada por seleção (RAMALHO et al., 1994; FUTUYMA, 1994).

Alguns coeficientes de herdabilidade já foram fixados através dos processos de seleção massal. Gradner (1975) e Verneti (1983) descreveram algumas características que possuem seus índices de herdabilidade fixados, conforme tabela abaixo.

Tabela 8.6 – Algumas características em animais e na soja com seus coeficientes de herdabilidade fixados, adaptado de Garner (1975) e Verneti (1983).

Animais	Herdabilidade (h²)
Produção de ovos em galinhas	0,06 – 0,15
Gordura no dorso em porcos	0,50 – 0,70
Produção de leite bovino	0,20 – 0,40
Ganho diário de peso em gado	0,30 – 0,50
Peso de lã	0,30 – 0,60
Soja	
Rendimento	0,58 – 0,03
Altura das plantas	0,90 – 0,66
Peso de sementes	0,94 – 0,44
Acamamento	0,75 – 0,43
Emergência – floração	0,91 – 0,65
Floração – maturação	0,81 – 0,46
Ciclo biológico	0,94 – 0,75
Proteína (%)	0,90 – 0,57

Óleo (%) 0,89 – 0,51

Usa-se o valor da herdabilidade para se estimar o ganho de seleção ou progresso genético (Δ_g). Para se estabelecer o ganho de seleção precisa-se estimar o diferencial de seleção (ds) que, segundo Ramalho et al. (1984) é a diferença entre os indivíduos selecionados em relação a todos os indivíduos da população. O diferencial de seleção é calculado por:

$$ds = M_s - M_o$$

Onde:

M_s – é a média ponderada dos indivíduos selecionados acima da média da população

M_o – é a média da população.

Portanto, o ganho de seleção para a próxima geração pode ser assim escrito:

$$\Delta_g = h_r^2 \times ds$$

Se for somado o ganho de seleção à média da população, se obterá a média da nova população melhorada, conforme a seguir:

$$M_m = M_o + \Delta_g$$

4. Estimativa da variância pelas causas da variação estatística

A análise das causas da variação num experimento é de extrema importância quando se deseja dar aspecto científico ao trabalho, portanto um exemplo de quadro de análise das causas da variação, segundo o delineamento estatístico de inteiramente casualizado, pode ser assim descrito:

Causas da variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F
Tratamentos	I - 1	$SQ_{tratamento}$	$SQ_{trat} / I - 1$	QM_{trat} / QM_D
Desvios	I (J - 1)	SQ_D	$SQ_D / I (J - 1)$	
TOTAL	IJ	SQ_{total}	QM_{total}	

Desse quadro é possível obter-se a variância fenotípica de F_2 , a variância ambiental e a variância genética, utilizando os seguintes dados:

Variância ambiental: $V_E = QM_D$

Variância fenotípica: $F_2 = QM_{trat} + QM_D$

Variância genética: $V_G = \frac{QM_{trat} + QM_D}{J}$

Além desses parâmetros é possível se obter o índice de herdabilidade, pois a variância genética e a total (F_2) já foi calculada.

5. Estimativa do número de poligenes

O número de poligenes pode ser obtido através da variância genética total em F_2 , utilizando-se a média dos dois progenitores, como mostrado a seguir:

$$n = \frac{(P_1 - P_2)^2}{8V_G}$$

Onde:

n – número de poligenes;

P_1 e P_2 – são as médias dos progenitores;

V_G – variância genética na geração F_2 ;

O cálculo do número de poligenes também pode ser obtido pelas médias dos retrocruzamentos. Se a soma dos retrocruzamento, $RC_1 + RC_2$, for identificado por RC_1 , então o número de poligenes pode ser calculado por:

$$n = \frac{(P_1 - P_2)^2}{8VRC_1}$$

Como $V_{GRC1} = V_{FRC1} - V_E$, então a fórmula anterior pode ser assim escrita:

$$n = \frac{(P_1 - P_2)^2}{8(V_{FRC1} - V_E)}$$

Se for disponível apenas um retrocruzamento, ainda é possível estimar-se “ n ” pela seguinte fórmula:

$$n = \frac{(P_1 - P_2)^2}{16(V_{FRC} - V_E)}$$

Ramalho et al. (1983; 1994) salienta que a estimativa correta de “ n ” está atrelada as seguintes condições: (a) os progenitores devem ser homozigóticos e completamente contrastantes, (b) ausência de dominância e epistasia, (c) todos os genes devem ter efeitos iguais sobre a expressão fenotípica do caráter e (d) ausência de genes ligados. Caso alguma das condições não ocorra, o número de poligenes poderá ser subestimado.

6. Exemplo desenvolvido (segundo Ramalho et al.; 1994).

A tabela 8.7 abaixo demonstra os dados de várias gerações e pode ser usada para desenvolver, como exemplo, as fórmulas que foram apresentadas nesse capítulo.

Fenótipo (mg.10)	Gerações					
	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	RC ₁	RC ₂
14		1				
15						1
16		1		1		
17		5		2		4
18		13		3		5
19		7		3		4
20		1		5		2
21				2		7
22				14		10
23			1	13		8
24				21	1	6
25			2	14		4
26			2	14	1	1
27			5	9	2	
28			10	11		1
29			4	12	3	1
30			4	13	4	
31			2	5		
32				7	5	
33				5	2	
34				2	1	
35				6	3	
36				2	4	
37				2	1	
38				1		
39				2	1	
40	1				1	
41	1				3	
42	1					
43	7					
44	8					
45	2					
46	2					
47	2					
48	5					
n	29	28	30	169	31	54
Médias	445	179	279	266	335	216
Variâncias	482,76	132,80	323,68	2.220,98	2.401	831,76

Depois de todos os cálculos demonstrados, faça uma seleção de indivíduos acima de 35 mg de peso para constituir nova geração, determinando a média da população melhorada e o ganho de seleção.

Heterose
$$h = 279 - \frac{445 + 179}{2} = -33$$

Variância ambiental
$$V_E = \frac{482,6 + 132,8 + 323,68}{3} = 313,02$$

Variância genética	$V_G = 2220,98 - 313,02 = 1907,90$
Variância aditiva	$V_A = 2 \times 2220,98 - (2401 + 831,76) = 1209,20$
Variância de dominância	$V_D = 2220,98 - 1209,20 - 313,02 = 698,76$
Número de poligenes	$n = \frac{(445 - 179)^2}{8 \times 1907,90} = 5$
Herdabilidade ampla	$h_a^2 = \frac{2220,98 - 313,08}{2220,98} \times 100 = 85,9\%$
Herdabilidade restrita	$h_r^2 = \frac{1209,20}{2220,98} \times 100 = 54,44\%$

A partir desses cálculos é possível se realizar seleção. No caso presente deve-se selecionar os indivíduos que possuam peso acima de 35 mg, como parâmetro da nova população a ser constituída.

Média da população selecionada:

$$M_S = \frac{(6 \times 35) + (2 \times 36) + (2 \times 37) + (1 \times 38) + (2 \times 39)}{13} = 36,309 \text{ mg}$$

Diferencial de seleção

$$d_S = 36,309 - 26,6 = 9,708 \text{ mg}$$

Ganho de seleção

$$\Delta_G = 0,5444 \times 9,708 = 5,285 \text{ mg}$$

Média da população melhorada (F_3)

$$M_m = 26,6 + 5,285 = 31,88 \text{ mg}$$

O presente texto teve como objetivo mostrar alguns aspectos práticos de se estudar as variações que ocorrem nos fenótipos, cujo comportamento não é mendeliano, mas que tem grande importância para a prática agrônoma. É apenas uma introdução do assunto, haja vista que outros parâmetros, mais aprofundados, também constituem o estudo das características quantitativas, além da abordagem estatística que o assunto possibilita para uma interpretação mais completa. Àqueles que têm maior interesse deverão consultar as referências bibliográficas que mostram a amplitude de todo assunto.

7. Referências bibliográficas

FUTUYMA, D.J. **Biologia evolutiva**. Sociedade Brasileira de Genética: Ribeirão Preto. 2.ed. p.196-223. 1992.

GARDNER, E.J. **Genética**. Interamericana: Rio de Janeiro. 5.ed. p.327-347. 1977.

GARDNER, E.J.; SNUSTAD, D.P. **Genética**. Interamericana: Rio de Janeiro. 7.ed. p.389-400. 1986.

GIANNONI, M.A.; GIANNONI, M.L. **Genética e melhoramento de rebanho nos trópicos**. Nobe: São Paulo, p.83-91.1984.

MATHER, K.; JINKS, J.L. **Introdução à genética biométrica**. Sociedade Brasileira de Genética: Ribeirão Preto. p.1-61. 1984.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.A.B.P. **Genética na agropecuária**. Editora Globo: São Paulo. 3.ed. p.199-229. 1994.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; ZIMMERMANN, M. **Genética quantitativa de plantas autógamas**. Universidade Federal de Goiana: Goiana. p.79-84. 1993.

SILVA, R.G. **Métodos de genética quantitativa aplicados ao melhoramento animal**. Sociedade Brasileira de Genética: Ribeirão Preto. p.1-10. 1982.

VENCOVCSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética Biométrica no fitomelhoramento**. Sociedade Brasileira de Genética. Ribeirão Preto. p.233-319. 1992.

VERNETTI, F.J. (Coord.). **Soja**. Fundação Gargill: Campinas. p.727-740, 1983.

Exercícios

1. Qual a sua conceituação acerca de se medir fenótipos por dados estatísticos, como propõe a definição de poligenia?
2. Dentre as ações gênicas que ocorrem na determinação fenotípica da característica, qual a que tem maior influência?
3. Como, na sua opinião, a ação aditiva facilita o processo de seleção?
4. Porque aconteceu abaixamento da média da população F_2 na ação de dominância dos genes?
5. Na ação de sobredominância sempre se percebe que a F_1 possui valor fenotípico acima do melhor pai. Poder-se-ia dizer que o valor fenotípico inferior ao menor pai, também constitui uma ação de sobredominância? Exemplifique.
6. Quais os dois requisitos básicos que deverão ser contemplados para se afirmar que ocorreu sobredominância?
7. Explique a teoria dos chamados “alelos dominantes”.
8. Comente a importância do estudo das ações gênicas para o melhorista.
9. Como as características poligênicas são controladas por fatores ambientais e genéticos, qual seria, em sua opinião, a importância do estudo da herdabilidade?
10. Estabeleça uma relação entre o progresso genético e a herdabilidade, com vistas ao processo de seleção.
11. Uma amostra de 20 plantas de determinada população foi medida em centímetros (cm) como se segue: 18, 21, 20, 23, 20, 21, 20, 19, 20, 17, 21, 20, 22, 20, 21, 20, 22, 19, 23, 19. Calcule:
 - a. A média;
 - b. A variância;
 - c. O desvio padrão;
12. Calcule os mesmos dados para a população seguinte: 7, 10, 12, 9, 10, 12, 9, 10, 11, 8, 12, 10, 10, 9, 11, 10, 9, 10 e 11.

13. O gráfico que representa a população F_2 de uma característica poligênica engloba os indivíduos desde o pai “maior” até o pai “melhor” que são representantes das gerações paternas. Isso ocorre por quê? **R:** b.
- Há segregação genética;
 - Há segregação genética e ambiental;
 - Há interações alélicas;
14. Quando a média da população F_1 encontra-se deslocada em relação à média das médias dos paternos é devido a: **R:** b.
- Ação aditiva dos genes;
 - Ação de dominância, além da aditiva;
 - Ação epistática dos genes;
15. A variância ambiental é medida a partir da: **R:** c.
- Média ponderada da população F_1 ;
 - Soma das médias das gerações paternas;
 - Média aritmética das populações homogêneas;
16. A heterose que mede o valor do híbrido só é válida enquanto os progenitores são contrastantes. Isso é devido a que: **R:** Todas estão certas.
- O híbrido se apresenta melhor que o melhor pai;
 - Os efeitos contrastantes estão acumulados nas gerações endogâmicas;
 - O valor de o cálculo ser positivo;
17. A geração F_2 a partir da F_1 heterótica tem média reduzida. Isso deve-se a(ao): **R:** Todas estão certas.
- Fato de que na F_2 a segregação combina novas interações;
 - Fato de aparecer combinações homocigóticas não contribuintes mais a heterocigótica;
 - Fato de aparecer combinações contribuintes mais a heterocigótica;
18. Em um rebanho de gado três caracteres diferentes mostrando distribuição contínua são estudados. Calcule a herdabilidade e diga em qual característica a seleção é mais eficiente. **R:** Comprimento da tibia - $h^2 = 20\%$; Comprimento do pescoço - $h^2 = 55,37\%$ e Teor de gordura - $h^2 = 50\%$. A seleção é mais eficiente na característica comprimento do pescoço.

	Caracteres		
	Comprimento da tibia	Comprimento do pescoço	Teor de gordura
Variâncias			
F_2	310,2	292,2	106
Ambiental	248,1	130,4	53

19. As médias as variâncias do tempo de florescimento de duas variedades paternas de trigo e progênie de seus cruzamentos foram estudadas por ALLARD e mostradas a seguir. Calcule a heterose, os componentes da variância, a herdabilidade ampla e restrita do caráter. **R:** $h = 5,1$; $V_E = 8,86$; $V_G = 31,49$; $V_A = 29,06$; $V_D = 2,43$; $H_a^2 = 78,04\%$ e $H_r^2 = 72,01\%$.

Progenitores*	Médias (dias)	Variâncias
P1 (precoce)	12,99	11,036
P2 (tardia)	27,61	10,320
F_1	25,40	5,237
F_2	21,20	40,35
RC1	15,63	17,352
RC2	23,88	34,288

*Adaptado de Allard (1960), p.86.

20. Uma amostra de 40 plantas foi tomada ao acaso de cada uma das populações. Os dados representados as quatro amostras dos 40 indivíduos são fornecidos. De posse dos dados acima calcule a heterose, as

variâncias relativas às populações e a herdabilidade no sentido amplo. **R:** $h = 53,89$; $V_E = 2,28$; $V_G = 11,98$; $H_a^2 = 84,01\%$.

PA*	75 74 72 72 73 71 72 71 76 73 72 72 72 70 71 72 71 73 74 73 73 72 71 72 72 74 73 72 71 72 73 72 74 71 72 73 75 70 72 76
PB	58 55 56 56 53 55 55 57 54 55 56 55 58 57 55 56 55 57 56 57 55 55 56 57 55 54 59 57 55 55 58 56 57 54 53 56 58 56
F₁	60 65 63 61 65 50 62 63 61 60 63 64 64 61 62 63 65 62 64 62 60 59 61 62 61 60 63 62 60 63 60 65 64 61 62 64 64 61 62 64
F₂	69 66 62 60 63 67 72 64 61 63 62 63 60 59 64 63 56 62 62 65 64 73 60 65 57 64 63 70 68 62 71 63 65 66 64 58 61 65 62 64

*Adaptado de Gardner (1977),p.340.

21. As distribuições das frequências para o comprimento da corola nas gerações paternas F₁ e F₂ num cruzamento entre variedades de *Nicotiana longiflora* são fornecidos na tabela. Com esses dados calcule a heterose de F₁. As variâncias ambientais e genéticas e a herdabilidade no sentido amplo. **R:** $h = -3,1$; $V_E = 5,606$; $V_G = 34,71$ e $H_a^2 = 86,09\%$.

Geração*	Número de plantas	Média	Desvio Padrão
P1	125	40,5	1,75
P1	49	40,6	2,00
P1	37	39,8	1,01
Médias da geração			
P2	88	93,2	2,29
P2	47	93,4	2,23
P2	24	92,1	2,70
Médias da geração			
F1	173	63,5	2,92
F2	211	47,5	5,91
F2	233	69,8	6,79

*Adaptado de Allard (1960), p.62

22. As médias e as variâncias do comprimento (cm) da raiz seminal relativas à herança da tolerância à toxidez de alumínio em arroz foram estudadas por FERREIRA et al.(1997) e estão sumarizadas abaixo:

Gerações	Médias	Variância
P1 (IAC 899) – suscetível	0,960	0,193
P2 (Guaporé) – resistente	7,622	3,476
F1	5,608	0,806
F2	5,373	7,191
RC1	4,051	5,041
RC2	5,161	6,651

Baseado nesses dados:

- Determine os tipos de ações que envolvem essa característica; **R:** Ação aditiva e de dominância.
 - Calcule as variâncias devido ao caráter comprimento da raiz seminal; **R:** $V_E = 1,49$; $V_G = 5,7$; $V_A = 2,69$; $V_D = 3,011$.
 - Calcule as herdabilidades; **R:** $H_a^2 = 79,26\%$; $H_i^2 = 37,40\%$.
23. Uma seleção de 72 indivíduos foi realizada na geração F₂ da população da questão 22 e o cálculo de sua média foi de 7,87.
- Calcule o ganho de seleção; **R:** 0,2539 cm.
 - Prediga a média da população melhorada após esse ciclo de seleção; **R:** 7,44 cm.

24. O comprimento de raízes é uma característica cujo fenótipo possui ação ambiental, juntamente com a genética. Numa população F_2 foi encontrada a média de 5,37 cm de comprimento de raiz. Sobre essa população foi realizada uma seleção de indivíduos cuja média ficou em 7,25 cm. Sendo a herdabilidade de 52,20%, calcule a média da população melhorada. R: $M_m = 6,35$ cm.
25. Explique quando e por que é necessário ocorrer introdução de germoplasma num programa de melhoramento de plantas e de onde provém o germoplasma?
26. Uma característica poligênica é determinada por mais de um gene. Usando o delineamento mendeliano para este tipo de característica diga o que é norma de reação e que tipo de ação gênica ocorre nas gerações paternas e em F_1 .
27. Qual a reação entre herdabilidade e a manifestação do caráter nas gerações seguintes?
28. O que mede a heterose?
29. Em quais condições é possível aparecer à heterose na geração F_1 ?
30. Qual a ação gênica de maior expressão que ocorre quando são considerados genes poligênicos e como se pode calcular a média das populações homogêneas.
31. Diga por que, no estudo populacional de genes, o fenótipo é medido pela soma de carga genética e ambiental? E em que geração há expressão maior desse valor?