

**Universidade Federal Rural de Pernambuco  
Departamento de Zootecnia  
Programa de Pós-Graduação em Zootecnia**

**ESTRUTURA POPULACIONAL E VARIABILIDADE GENÉTICA DO NÚCLEO  
DE CONSERVAÇÃO DA RAÇA MAROTA NO PIAUÍ**

**Eulalia Alves Barros**

**UFRPE- RECIFE  
FEVEREIRO DE 2009**

**Eulalia Alves Barros**

**ESTRUTURA POPULACIONAL E VARIABILIDADE GENÉTICA DO NÚCLEO  
DE CONSERVAÇÃO DA RAÇA MAROTA NO PIAUÍ**

Dissertação apresentada ao programa de pós-graduação em Zootecnia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Zootecnia.

**Área de concentração:** Produção Animal

**Comitê de Orientação:**

Prof. Dra. Maria Norma Ribeiro

Dr. Marcos Jacob de Oliveira Almeida

**UFRPE-RECIFE  
FEVEREIRO DE 2009**

EULALIA ALVES BARROS

**ESTRUTURA POPULACIONAL E VARIABILIDADE GENÉTICA DO NÚCLEO  
DE CONSERVAÇÃO DA RAÇA MAROTA NO PIAUÍ**

Dissertação defendida e **APROVADA** pela banca examinadora em 26 de fevereiro de 2009.

**Orientadora:** \_\_\_\_\_  
**Profa. Maria Norma Ribeiro (DSc. - UFRPE)**

**Banca examinadora:**

\_\_\_\_\_  
**Prof. Arthur dos Santos Mascioli (DSc. - UNIVASF)**

\_\_\_\_\_  
**Prof. Edgard Cavalcanti Pimenta Filho (DSc. - UFPB)**

\_\_\_\_\_  
**Profa. Lúcia Helena de Albuquerque Brasil (DSc. - UFRPE)**

**RECIFE- PE-BRASIL  
FEVEREIRO DE 2009**

## FICHA CATALOGRÁFICA

B277e Barros, Eulalia Alves  
Estrutura populacional e variabilidade genética do núcleo  
de conservação da raça Marota no Piauí / Eulália Alves  
Barros. -- 2009.  
63 f. : il.

Orientadora : Maria Norma Ribeiro  
Dissertação (Mestrado em Zootecnia – Produção Animal) –  
Universidade Federal Rural de Pernambuco. Departamento  
de Zootecnia.  
Inclui bibliografia.

1. Recurso genético
  2. Caprinos
  3. Consanguinidade
  4. Número efetivo
  5. Parentesco médio
- I. Ribeiro, Maria Norma
  - II. Título

## **BIOGRAFIA**

Eulalia Alves Barros, filha de Eflém Alves Barros e Fidélia Barreto Barros, natural de Águas Belas (PE), Médica Veterinária, graduada pela Universidade Federal Rural de Pernambuco, em Fevereiro de 2007. Durante a graduação foi bolsista de iniciação científica pelo CNPq e FACEPE. Em março de 2007 ingressou no curso de Mestrado do Programa de Pós Graduação em Zootecnia da UFRPE, área de concentração em Produção Animal, sob a orientação da professora Dra. Maria Norma Ribeiro. Submetendo-se à defesa de dissertação em fevereiro de 2009.

***“Qualquer que seja o ramo da investigação a que procedamos com sincero propósito de chegar à verdade, somos postos em contato com a inteligência invisível e poderosa que opera em tudo e através de tudo”.***

**Ellen G. White**

A Deus  
A meus pais  
A minha irmã  
A minha amada tia Ivete  
Aos amigos verdadeiros

Dedico

## AGRADECIMENTOS

Mesmo após um trabalho tão turbulento, agradeço a Deus porque é em meio às tormentas e as tristezas que o caráter se aperfeiçoa, e é na dor que aprendemos a valorizar a alegria. Tenho certeza que o Deus misericordioso me acompanhou ao longo deste trabalho estando ao meu lado, sustentando-me nos momentos mais difíceis que tive que enfrentar.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, da Universidade Federal Rural Pernambuco, pela oportunidade de realização deste Curso e por todo o aprendizado adquirido durante o mestrado, ao CNPq pelo apoio financeiro.

A minha orientadora Dra. Maria Norma Ribeiro, por sua ajuda e ensinamentos, seus conselhos me auxiliaram a reconhecer minhas limitações e o mais importante as minhas qualidades, esses ensinamentos certamente me seguirão por toda vida.

Ao meu co-orientador Dr. Marcos Jacob, por ter sempre se mostrado prestativo em todos os momentos em que recorri a ele com minhas dúvidas sem fim.

Ao amigo e conselheiro Dr. Arthur Mascioli, agradeço pelas palavras de incentivo, sei que em todos os momentos posso contar com sua ajuda.

Aos professores da Pós-Graduação em Zootecnia pelos ensinamentos.

Na realidade, durante essa jornada tive ao meu lado pessoas especiais, elas foram de fundamental importância, me dando forças para enfrentar os problemas e me auxiliando sempre com uma palavra amiga.

Ao amigo Jânio, agradeço por toda ajuda, saiba que você é um dos responsáveis por esse trabalho, seus gestos de generosidade e amor ao próximo me ensinaram muito, diante de toda sua ajuda eu só posso dizer obrigada.

Ao amigo Florisval, obrigado por sua paciência nos meus momentos de crise, por estar sempre disposto a me escutar e a me dar bons conselhos, sinto-me honrada por neste mestrado ter conhecido pessoa tão especial quanto você, saiba que és muito importante para mim.

A Minha amiga Lígia, acho que por sermos tão parecidas em certos aspectos acabamos nos dando tão bem, você me ensinou que mesmo diante dos obstáculos devemos manter a nossa cabeça erguida e seguir em frente,



sendo dignas das nossas vitórias e reconhecendo nossas derrotas e limitações. Você é um exemplo de superação.

As minhas irmãs de consideração, Gerlúcia, Síntique e Adriana, a presença de vocês em minha vida é marcante, sei que conviver comigo não é das tarefas mais fáceis, mas nesse quesito vocês tiraram de letra, obrigado por fazerem parte da minha vida.

A minha mãe, a pessoa mais admirável do mundo, nunca ouvi da sua boca uma palavra desanimadora, sempre me incentivou, sei que várias noites da senhora foram de oração para que tudo na minha vida saísse conforme a vontade e os propósitos de Deus, me orgulho de ser sua filha.

A minha tia Ivete, que trouxe pra si a responsabilidade de me dar uma boa educação, hoje sei que não teria chegado até aqui se não fosse a sua ajuda sem limites, esse trabalho é mais um dos frutos da sua dedicação a minha pessoa.

A minha irmã, que mesmo com seus problemas e mesmo a distância, sempre tinha uma palavra de amável a me oferecer.

Ao meu pai, que mesmo com seu jeito de ser, sempre esteve torcendo pelo meu sucesso acadêmico.

Por fim, agradeço a todos que de maneira direta ou indireta me ajudaram, não só para a conclusão deste trabalho, mas também aqueles que me fizeram ser a pessoa que sou hoje, pessoas que ou me decepcionando ou me fazendo feliz, moldaram minha personalidade e meu jeito de encarar a vida, a todos vocês o meu sincero agradecimento.

## SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS

LISTA DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| Resumo.....   | 14 |
| Abstract.....                                       | 15 |
| 1. INTRODUÇÃO.....                                  | 16 |
| 2. REVISÃO DE LITERATURA.....                       | 18 |
| 2.1. Origem dos caprinos no Brasil.....             | 18 |
| 2.2. Descrição do grupo Marota.....                 | 19 |
| 2.3. Estrutura populacional.....                    | 20 |
| 2.3.1. Probabilidade de origem genética.....        | 21 |
| 2.3.1.1 Número efetivo de fundadores ( $f_e$ )..... | 22 |
| 2.3.1.2 Número efetivo de ancestrais ( $f_a$ )..... | 23 |
| 2.3.2. Grau de profundidade do pedigree.....        | 24 |
| 2.3.3. Tipos de acasalmentos.....                   | 24 |
| 2.3.3.1 Pelo fenótipo.....                          | 24 |
| 2.3.3.2 Pelo pedigree.....                          | 25 |
| 2.3.4. Endogamia ou consanguinidade .....           | 25 |
| 2.3.5. Coeficiente de consanguinidade.....          | 26 |
| 2.3.6. Índice de conservação genética (ICG).....    | 28 |
| 2.3.7. Coeficiente de parentesco médio (AR).....    | 29 |
| 2.3.8. Número efetivo ( $N_e$ ).....                | 30 |
| 2.3.9 Índice de fixação ou estatística F.....       | 32 |
| 2.3.10 Intervalo de gerações (IEG) .....            | 34 |

|   |    |
|---|----|
| 3. MATERIAL E MÉTODOS.....  | 37 |
| 3.1. Número efetivo de fundadores e número efetivo de ancestrais... | 37 |
| 3.2. Estrutura dos pedigrees.....                                   | 38 |
| 3.3. Consanguinidade.....   | 38 |
| 3.4. Índice de conservação genética .....                           | 38 |
| 3.5. Coeficiente de parentesco médio.....                           | 39 |
| 3.6. Tamanho efetivo.....   | 40 |
| 3.7. Índice de fixação ou estatística F.....                        | 40 |
| 3.8. Intervalo de gerações.....                                     | 40 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....                                      | 42 |
| 5. CONCLUSÕES.....  | 53 |
| 6. RECOMENDAÇÕES.....   | 54 |
| 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....                                  | 55 |

## LISTA DE TABELAS

---

|   |    |
|---|----|
| Tabela 1. Dados demográficos e parâmetros populacionais do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.....  | 44 |
| Tabela 2. Descrição dos quatro ancestrais e fundadores que mais contribuíram para a variabilidade genética do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.....                     | 46 |
| Tabela 3. Valores de consanguinidade ( $F$ ) e coeficiente de parentesco médio (AR) do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte por número de gerações conhecida.....           | 49 |
| Tabela 4. Número médio de gerações traçadas, incremento da consanguinidade ( $\Delta F$ ) e número efetivo ( $N_e$ ), para cada tipo de geração considerada.....            | 50 |
| Tabela 5. Intervalo de geração (em anos) e seus respectivos erros-padrão para as quatro passagens gaméticas no <i>pedigree</i> do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte..... | 52 |

## LISTA DE FIGURAS

---

|           |   |    |
|-----------|---|----|
| Figura 1. | Número de registros por ano de nascimento do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte .....   | 42 |
| Figura 2. | Registros de nascimentos de machos e fêmeas do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.....  | 43 |
| Figura 3. | Estrutura do <i>Pedigree</i> dos animais e nível de identificação dos ancestrais até a terceira geração do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte | 43 |
| Figura 4. | Contribuição acumulada de genes ancestrais da população referência do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.....                                 | 45 |
| Figura 5. | Índice de Conservação Genética do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.....   | 47 |
| Figura 7. | Consanguinidade (F) e Coeficiente de Parentesco Médio (AR) do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte, por ano de nascimento.....                  | 48 |

## Resumo

A raça caprina Marota é parte do patrimônio genético do Brasil, formada por animais altamente adaptados ao semi-árido nordestino. Neste estudo avaliou-se a estrutura genética do núcleo de conservação da raça Marota, mantida pela Embrapa Meio Norte. Foram estimados os parâmetros populacionais com dados genealógicos de 663 animais nascidos entre os anos de 1995 a 2003. O coeficiente de parentesco médio ( $AR$ ) e de consanguinidade ( $F$ ) para a população foram de 0,11% e de 0,84%, respectivamente. O intervalo de gerações (IEG) foi de 5,28 anos e o tamanho efetivo médio ( $N_e$ ) por geração foi de 222 animais, sendo que o número efetivo de animais fundadores ( $f_e$ ) e de ancestrais ( $f_a$ ) foi igual (48). Dentre os 214 ancestrais, apenas 22 foram responsáveis por 50% da variabilidade genética da população, o que indica perda de genes de origem. Observa-se baixa contribuição dos animais fundadores ao longo das gerações. Os valores do coeficiente de endogamia de Wright indicam subdivisão da população em linhagens. Em geral, a consangüinidade e os valores médios do coeficiente de parentesco foram baixos.

## Abstract

Marota breed goats is part of the Brazilian genetic patrimony, consisting by animals highly adapted to semi-arid region. This study evaluated genetic structure of Marota breed from Embrapa Meio Norte nucleus for conservation. Pedigree records of 663 animals, which were born from 1995 to 2003, were used for population parameters estimation. Inbreeding coefficient ( $F$ ) and average relationship coefficient (AR) of the population was 0.11% and 0.84% respectively. Generation interval (IEG) was 5.28 years and average effective size ( $N_e$ ) per generation was 222 animals; the effective number of founder animals ( $f_e$ ) and ancestral ( $f_a$ ) was the same (48). Among 214 ancestors evaluated, just 22 of them were responsible for 50% of the population genetic variability, which indicate loss of original genes. This study shows low contribution of the founder animals among the generations. Wright inbreeding coefficient indicates population subdivision in lineages. Inbreeding and average relationship coefficients (AR) were low.

## 1. INTRODUÇÃO

Todos os dias um número incerto de raças e variedades animal e vegetal desaparece ao ser substituído ou absorvido por outras com maiores níveis de produção. No intuito de amenizar esta tendência, se faz necessário a implantação de programas de divulgação para esclarecimento da população quanto ao potencial e importância econômica e histórico-cultural que esses recursos representam para seus países de origem.

Nos países subdesenvolvidos e em desenvolvimento, a situação dos recursos genéticos é mais preocupante do que nos países desenvolvidos. Portanto, a adoção de medidas com objetivo de conservar esses recursos se faz necessário, já que os programas existentes ainda são incipientes. Assim como ocorreu nos países desenvolvidos, identificar os valores diferenciais e promover o crescimento das raças nacionais através da seleção intra-rebanho é um dos maiores desafios para o Brasil.

No Nordeste do Brasil, a criação de caprinos tem sido uma importante fonte de renda e de proteína para os pequenos produtores. Além disso, a caprinocultura é a que apresenta menor risco de perdas causadas pela oscilação climática da região. Nesse contexto, destaca-se a importância da contribuição genética dos caprinos nativos (ALMEIDA, 2007).

As raças locais têm capacidade de sobreviver e reproduzir em condições difíceis e possuem grande aptidão para aumentar a produção, sem perder adaptações locais, mediante a realização de apropriados programas de seleção (HALL E BRADLEY, 1995). Ao contrário, raças altamente selecionadas só atingem elevado desempenho em condições ótimas de nutrição e adequada assistência técnica.

Atualmente, não se sabe o tamanho efetivo das populações de caprinos das raças nativas do Nordeste, havendo zonas onde não existem mais populações desses animais em seu estado de pureza. Existem atualmente no semi-árido nordestino apenas alguns rebanhos de raças nativas, frutos da iniciativa de alguns criadores e empresas estaduais de pesquisa (RIBEIRO e PIMENTA FILHO, 2003).

A raça Marota, assim como as demais raças nativas de caprinos encontra-se em número bastante reduzido e o núcleo de conservação da



Embrapa Meio-norte é um dos únicos rebanhos organizados ainda existentes de forma que sua base genética está bastante reduzida.

Nas pequenas populações fechadas, como é o caso das raças nativas, a consanguinidade, necessariamente, aumenta a cada geração uma vez que os reprodutores possuem ascendentes comuns. Taxas de consanguinidade superiores a 12% são consideradas perigosas, levando a população à situação de risco (CARDELINO e ROVIRA, 1987).

A variabilidade entre raças pode ser mantida por isolamento geográfico o qual, em populações razoavelmente numerosas não afeta a variação individual dentro da população (CARVALHO, 2000). Por outro lado, a redução do tamanho da população conduz, por efeito de deriva genética e aumento da endogamia, a uma redução dessa variação.

Vários estudos referentes à estrutura populacional e de variabilidade genética com base na genealogia estão sendo realizados (CAÑÓN et al., 1997; ADÁN et al., 2007; REIS FILHO, 2006; CERVANTES, 2008; POGIAN 2008), porém a escassez desse tipo de informação, principalmente das raças nativas, representa forte entrave para a realização de tais trabalhos.

Segundo FALCONER (1987), o grau de parentesco entre indivíduos depende do tamanho da população e será mais preciso quando considerado o número de ancestrais de cada indivíduo. Qualquer par de indivíduos deve, portanto, estar relacionado com um ou mais ancestrais comuns num passado mais ou menos remoto e quanto menor for o tamanho da população, em gerações anteriores, menos remotos serão os ancestrais em comum, ou seja, a distância entre esses animais e seus parentes será menor.

Este trabalho teve por objetivo avaliar o nível de ameaça e de conservação da variabilidade genética do núcleo de conservação da raça Marota da Embrapa Meio Norte, através da caracterização da estrutura populacional (indivíduo e rebanho) obtidos a partir da obtenção de um conjunto de parâmetros, visando com isso, fornecer informações para futuras melhorias nas práticas de gestão dessa população.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1 Origem dos caprinos no Brasil**

Os primeiros caprinos que chegaram ao Brasil foram trazidos pelos colonizadores portugueses e, segundo DOMINGUES (1955), provavelmente as raças ou tipos étnicos introduzidos foram a Serrana e a Charnequeira.

Criados à margem de práticas zootécnicas, sem seleção direcionada para a produção, os caprinos de origem ibérica, se multiplicaram desordenadamente, passaram por um processo de seleção natural secular e deram origem aos vários tipos étnicos com caracteres raciais definidos. No passado, esses grupos constituíam quase a totalidade do rebanho caprino do Nordeste (DOMINGUES, 1968).

CAPISTRANO (1982) cita que três séculos após o descobrimento do Brasil havia poucas cabras e ovelhas e só houve o aumento de seus efetivos quando se observou a superioridade de sua pele e o aumento do consumo de carne, devido às grandes secas observadas no século XVII.

Segundo DOMINGUES (1955), no início dos anos 50, eram encontrados mestiços de raças exóticas e nativas; entretanto, a predominância remanescente era dos ecotipos nativos encontrados no sertão nordestino sendo possível se deparar com formas étnicas distintas, passíveis de um trabalho de seleção. Nessa época, foi feita a primeira tentativa de conservar as raças nativas de animais domésticos nordestinos. Dentre os caprinos, estavam os da raça Moxotó, Marota e Repartida, que eram os mais comuns no Nordeste (DOMINGUES et al., 1954). Esta tentativa não teve êxito e a diluição desse patrimônio genético continuou.

No Brasil, a maior parte dos rebanhos de caprinos são criados em regime extensivo e mais de 90% do rebanho nacional encontram-se na região Nordeste (ANUALPEC, 2008). Ao longo dos anos, essas raças foram desenvolvendo características de adaptação a ambientes como o semi-árido nordestino. São animais que produzem pele de excelente qualidade, com boa produção de carne considerando as condições de criação a que são submetidos (MENEZES, 2005).

## 2.2 Descrição da raça Marota

Também denominada Curaçá, a raça Marota é descendente dos tipos raciais trazidos pelos colonizadores, como todas as demais raças nativas de caprinos aqui existentes, apesar de não se ter ainda estudos que comprovem essa origem. Trata-se, portanto, de uma raça formada sob forte pressão de seleção promovida pelo ambiente semi-árido e pelo homem ao longo dos anos sendo encontrada, principalmente, nos sertões da Bahia, Pernambuco e Piauí (ALMEIDA, 2007). SANTOS (2003) aponta a raça Marota como originária dos grupamentos de cabras pirenaicas brancas, de orelhas eretas, sem qualquer mancha escura no corpo.

Apesar de apresentar pequeno porte em relação às raças exóticas, os animais da raça Marota apresentam características raciais bem definidas e, pela sua própria origem, é bem adaptada a ambientes de baixa oferta de alimentos, além de serem dotados de grande rusticidade.

De acordo com SANTOS (2003) e RIBEIRO et al. (2004) esses animais apresentam como principais características, tamanho médio (fêmeas: 60-70 cm, machos: 65-80 cm), com boa cobertura muscular; cabeça ligeiramente alongada, triangular, chifres de coloração clara e bem desenvolvidos, orelhas reduzidas e com pontas arredondadas e pequenas; pescoço delgado com boa inserção superior, com ou sem brincos; corpo alongado, tórax e abdômen amplo; pele e mucosas claras com pigmentação na cauda e pavilhão interno das orelhas; pelagem de cor branca uniforme e pêlos curtos; peso médio (fêmeas: de 39-55 kg, machos: 55-75 kg).

Devido à grande ação da seleção natural ao longo do processo de formação da raça Marota, como em qualquer outra raça Marota, essa adquiriu grande capacidade adaptativa com conseqüente diminuição do porte e das características produtivas, sendo tal fato interpretado, de maneira errônea, como desvantagem para a criação destes animais (DOMINGUES, 1968).

Por falta de um conhecimento mais profundo sobre sua importância zootécnica e até mesmo histórico-cultural, esse grupamento está desde muitos anos seriamente ameaçado de extinção (DOMINGUES, 1955; ARAÚJO, 1979).

Segundo ALMEIDA (2007) o único e último rebanho de caprinos da raça Marota existente no mundo está localizado na fazenda experimental da Embrapa Meio-Norte, na cidade de Castelo do Piauí-PI. Esse rebanho foi

formado no ano de 1982 através da iniciativa dos conservacionistas Luís Pinto Medeiros e José Herculano de Carvalho, pesquisadores da Embrapa Meio-Norte, que se esforçaram em manter a integridade do rebanho. É possível encontrar poucos animais juntamente com outros agrupamentos nativos no Estado do Piauí e em outros estados da região, mas todos foram derivados do rebanho da Embrapa.

### **2.3 Estrutura populacional**

Uma população do ponto de vista genético é a reunião de indivíduos com diferentes genótipos com sistema de acasalamento definido, possibilitando a formação de descendentes em frequência proporcional à contribuição gamética de seus genitores. A estrutura de uma população pode ser definida pela frequência dos alelos que compõem os diferentes genótipos dos diferentes indivíduos que a integram (CRUZ, 2005). O conhecimento dessa estrutura é indispensável, pois fornece as bases para a compreensão de como se processa a evolução dessa população.

A estrutura de uma população é determinada pela frequência dos genes que a compõem que por sua vez é afetada por forças sistemáticas (migração, mutação e seleção) e dispersivas (deriva genética e amostragem). A forma e intensidade como essas forças atuam depende basicamente da quantidade de animais fundadores, sua diversidade genética e forma como esses animais são usados para reprodução ao longo das gerações.

Alguns fatores podem promover a fragmentação de uma população, como o isolamento geográfico ou o uso de determinados animais de maneira mais intensa e, tais fatores atuam na fixação ou até mesmo na perda de certos alelos. Em pequenas populações mesmo havendo acasalamentos ao acaso ocorrerá o favorecimento de determinados genótipos (LAAT, 2001).

Nos últimos anos, devido a pouca valorização das raças nativas, vem ocorrendo uma mudança rápida na composição racial da população caprina brasileira, conseqüência da expressiva introdução de raças exóticas utilizadas intensivamente em cruzamentos (FIGUEIREDO, 1988)

Para ALMEIDA (2007), devido ao uso indiscriminado de cruzamentos com raças exóticas, o rebanho caprino do Nordeste, que outrora era bem representado pelos tipos nativos com características raciais definidas, vem

progressivamente sendo substituído por um rebanho de composição genética desconhecida e por várias raças importadas, de qualidades pouco conhecidas diante da realidade a que são submetidas no Nordeste.

O conhecimento da variabilidade genética entre e dentro de populações tem recebido crescente atenção nos últimos anos. Portanto, é imprescindível conhecer os diferentes fatores que interferem potencialmente na estrutura das populações, principalmente quando esta faz parte do patrimônio genético de uma dada região.

Em estudos com a raça Marota, ALMEIDA (2007) ressalta a diferenciação quanto às suas características morfométricas dessa raça em relação às demais raças nativas brasileiras e afirma que seu porte é adequado a ambientes de pouca oferta de alimento. Além disso, alguns animais apresentam resistência genética a endoparasitas, demonstrando, com isso, a sua alta capacidade adaptativa.

### **2.3.1 Probabilidade de origem genética**

Uma amostra aleatória, em qualquer gene autossômico de um determinado animal tem 50% de probabilidade de origem do seu pai, e uma probabilidade de 50% oriundo da sua mãe. Da mesma forma, tem uma probabilidade de 25% originários de qualquer dos quatro possíveis avós.

Esta regra simples, aplicada à genealogia completa do animal, determina a probabilidade de que o gene seja proveniente de qualquer um de seus fundadores (JAMES, 1972).

Todos os genes presentes numa população são herdados de seus ancestrais através das gerações. Assim sendo, quando se dispõe de informações de genealogia é possível identificar os primeiros animais que contribuíram para a formação da população estudada, voltando até a um ancestral sem genealogia conhecida, denominado fundador.

É considerado, de maneira arbitrária, que todos os fundadores de uma população não tenham parentesco entre si, o que sugere que existe grande divergência genética entre eles. Isso permite concluir que a variabilidade genética de uma população está diretamente relacionada com o número de animais fundadores.

A preservação da diversidade genética entre os fundadores de uma população pode ser medida pelo balanço das contribuições desse fundador (LACY, 1989). Assim, uma genealogia bem estruturada (o mais completo possível) é fundamental para análise precisa da população, pois os dados contidos nele afetam diretamente a estimativa dos parâmetros que permitem definir a estrutura dessa população, tais como a taxa de consanguinidade, número efetivo parentesco médio e individual, índice de conservação genética, entre outros.

Quanto maior o número de informações contidas nos registros genealógicos maior será a confiabilidade dos parâmetros obtidos a partir dele. No entanto, BOICHARD et al. (1997), afirmam que as análises realizadas tendo como base a probabilidade de gene de origem, são mais eficientes na predição da variabilidade genética, pois são menos sensíveis às falhas ou perdas de informações dos *pedigrees*.

### **2.3.1.1 Número efetivo de fundadores ( $f_e$ )**

São considerados animais fundadores aqueles que formam a população base, ou seja, é aquele indivíduo com pai e mãe desconhecidos (CERVANTES, 2008).

Já o número efetivo de fundadores ( $f_e$ ) é definido como o número de animais cuja contribuição produziria a mesma variabilidade genética encontrada na população estudada (LACY, 1989). A contribuição genética é maior à medida que se produzem mais descendentes.

Quando cada um dos fundadores apresenta a mesma contribuição esperada, o  $f_e$  passa a ser igual ao número real de fundadores. Em qualquer outra situação, o  $f_e$  é menor que número real de fundadores. O equilíbrio esperado das contribuições dos fundadores é atingido quanto maior for o número efetivo de fundadores. Teoricamente quanto maior o  $f_e$ , maior será a variabilidade genética da população.

O  $f_e$  é calculado como o inverso da soma dos quadrados dos coeficientes de parentesco médio dos animais fundadores, o parâmetro  $f_e$ , equivale ao

calculado por JAMES (1977) e LACY (1989) se a população referência utilizada apresenta genealogia completa.

Como o estudo de fundadores ignora a presença de gargalo genético na população, animais muito importantes, porém que não são fundadores, acabam sendo desvalorizados por este método.

### **2.3.1.2 Número efetivo de ancestrais ( $f_a$ )**

São considerados ancestrais aqueles animais (fundadores ou não) cuja contribuição para constituição genética da população tenha sido marcante através do número de seus descendentes.

O número efetivo de ancestrais  $f_a$  representa o número mínimo de animais necessários para explicar a diversidade genética da população estudada (BOICHARD et al., 1997).

Por exemplo, uma população é formada por um conjunto de irmãos nascidos a partir de dois pais não aparentados. Obviamente o número de ancestrais é dois (os dois pais), porém, de acordo com o conceito para o número de fundadores os quatro avós passam a também ser considerados e, portanto, é feita a multiplicação por dois a cada geração adicional traçada. Essa superestimação ocorre muito em programas de seleção intensa, quando determinados reprodutores são utilizados intensamente pela inseminação artificial.

Diante desta problemática, BOICHARD et al.(1997) propuseram um cálculo para estimar o número mínimo de antepassados (fundadores ou não) necessários para explicar a diversidade genética completa da população. Dessa forma, calcula-se o número efetivo de ancestrais a partir das contribuições genéticas esperadas para os mesmos.

Os parâmetros  $f_e$  e  $f_a$  são calculados inicialmente tendo como referência a população daqueles animais com ambos os pais conhecidos.

Quanto maior a distância entre  $f_e$  e  $f_a$  menor é a participação de todos os animais fundadores na população ao longo das gerações. O ideal é que o número efetivo de animais fundadores seja igual ao número efetivo de animais ancestrais, ou que a diferença entre eles seja sempre a menor possível.

### **2.3.2 Grau de profundidade do *pedigree***

Numa dada população fechada, as perdas da variabilidade genética se acumulam por geração. A existência de sucessivas gerações e o conhecimento genealógico desigual pelas vias paterna e materna dificulta a designação de indivíduos às suas respectivas gerações. Isso afeta os parâmetros genealógicos medidos já que os mesmos estão intimamente ligados à qualidade das informações contidas nos *pedigrees* (BOICHARD et al., 1997).

Para cada indivíduo de uma população é possível traçar o número de gerações completas, que é definido como aqueles que separam a prole da geração mais distante onde os ancestrais  $2^9$  do indivíduo são conhecidos; o número máximo de gerações, que é o número de gerações que separam o indivíduo de seu ascendente mais distante; e as gerações equivalentes para cada animal, que é a soma de todos os ancestrais conhecidos calculados como a soma de  $(1/2)^n$  onde  $n$  é o número de gerações que separam o indivíduo de cada ancestral conhecido (MAIGNEL et al., 1996). Os ancestrais sem pais conhecidos são, portanto, considerados animais fundadores (geração 0).

O índice de profundidade do *pedigree* de MAcCLUER et al.(1983) é outro parâmetro utilizado na avaliação do grau de integridade do *pedigree*, uma vez que fornece as porcentagens de pais, avós, etc, pela representação gráfica dos antepassados conhecidos ao longo das gerações por meio das vias paternas e maternas (GUTIERRÉZ et al., 2003). Até recentemente, os estudos sobre estrutura de populações não consideravam essa informação. A partir de 2005, com o desenvolvimento do *software* ENDOG pelos pesquisadores GUTIERRÉZ E GOYACHE (2005) foi possível avaliar a qualidade dos *pedigrees*, dentre outros parâmetros.

### **2.3.3 Tipos de Acasalamentos**

#### **2.3.3.1 Pelo fenótipo**

Ocorre quando animais reprodutores tendem a acasalar com indivíduos que são semelhantes a si próprios em algum aspecto. Podem ser de dois tipos:

1. Acasalamento preferencial positivo- quando animais com fenótipos ou genótipos similares cruzam mais frequentemente entre si que com fenótipos distintos, e



2. Acasalamento preferencial negativo- quando animais com fenótipos ou genótipos distintos acasalam em uma frequência maior que o esperado ao acaso.

Estes dois tipos de acasalamento preferencial tem o efeito de reduzir e aumentar a gama de variação, respectivamente, quando as características preferenciais são hereditárias (PEREIRA, 2004).

#### **2.3.3.2 Pelo *pedigree***

Os acasalamentos ocorrem levando-se em consideração a existência ou ausência de relação de parentesco entre os indivíduos envolvidos. Podem ser de dois tipos:

1. Exogamia ou cruzamento- acasalamento de indivíduos menos aparentados entre si do que a média da população considerada. Quando os indivíduos são de raças ou linhagens diferentes, o sistema é denominado cruzamento.
2. Endogamia ou consaguinidade- ocorre quando são acasalados indivíduos mais aparentados entre si do que a média de parentesco da população como um todo (LUSH, 1945).

#### **2.3.4 Endogamia ou consaguinidade**

Para entender o conceito de consanguinidade, devemos nos reportar ao conceito de grau de parentesco, que consiste na relação que existente entre dois indivíduos que possuem pelo menos um ascendente em comum, por isso são ditos parentes (PEREIRA, 2004).

O parentesco médio entre os indivíduos de uma população depende do tamanho da população e pode ser estimado com maior acurácia quando se considera o maior número possível de ancestrais do indivíduo em análise.

A consequência principal do fato de dois indivíduos terem um ancestral em comum é que os dois podem carregar cópias de um dos alelos presentes no ancestral. Se dois alelos são originados da cópia de um mesmo alelo, numa geração anterior, podem ser chamados de “idênticos por descendência”, ou “idênticos” (FALCONER, 1987).

As principais consequências da consaguinidade são: redução da variabilidade dentro de linhagens consanguíneas e aumento da frequência de homozigose.

A variância em uma população consanguínea decresce a medida que os animais se tornarem mais aparentados. Portanto, cada vez mais semelhantes. A perda de variação causada pela consanguinidade impede que se alcance o máximo esperado. Portanto, para se obter progresso genético a longo prazo, torna-se importante manter a consanguinidade em níveis mínimos (VAN DER WERF e KINGHORN, 2001).

O aumento da homozigose é desejável para alelos de efeito favorável. Entretanto, cada animal contém uma fração (geralmente pequena) de alelos deletérios indesejáveis que, normalmente, se manifestam apenas em homozigose recessiva.

Outra consequência do aumento da homozigose é a prepotência, ou capacidade do animal de gerar descendentes mais semelhantes a si, que está relacionada ao número de gametas possíveis de um animal produzir. Quanto maior a homozigose, menor é a diversidade de gametas produzidos por um animal.

Uma terceira consequência do aumento da homozigose é a depressão endogâmica, que consiste na queda gradativa do desempenho de características poligênicas. A depressão endogâmica é a manifestação de combinações gênicas desfavoráveis e, portanto, ocorre em características influenciadas por efeitos genéticos não aditivos (CAVELHEIRO e PIMENTEL, 2004).

### **2.3.5 Coeficiente de Consanguinidade ( $F$ )**

O coeficiente de consanguinidade, denominado por  $F$ , mede a correlação entre os gametas que se unem para formar um zigoto (WRIGHT, 1923) e equivale à metade do coeficiente de parentesco dos pais, quando o ancestral comum é não-endogâmico. Uma população considerada base (“panmítica”), cujos ascendentes são desconhecidos (fundadores), é utilizada como referência para posteriores comparações com a população sob estudo e tem coeficiente de consanguinidade igual a zero (REIS FILHO, 2006).

O valor de  $F$ , por si só, não é suficiente para compreensão do comportamento da consanguinidade da população. O “incremento da consanguinidade” ( $\Delta F$ ), que mede quanto o coeficiente de consanguinidade varia proporcionalmente de uma geração para a subsequente, torna possível

comparar os efeitos da consanguinidade sob diferentes sistemas de acasalamento (FALCONER, 1987).

Em pequenas populações fechadas, mesmo com acasalamento aleatório, a consanguinidade aumenta a cada geração uma vez que os reprodutores possuem ascendentes comuns (GAMA, 2002).

Como forma de minimizar as perdas de variabilidade, cada reprodutor e cada matriz deverá ser substituída por seu filho e sua filha, respectivamente, o que garante que o número de descendentes seja ao menos igual ao número de fundadores (BODÓ, 1990).

A associação entre consanguinidade e número efetivo de fundadores foi relatado por SILVA et al.(2007) ao estudarem a variabilidade genética da raça bovina Mantiqueira. Constataram que os cruzamentos desordenados ao longo de gerações foram responsáveis pelo aumento da endogamia na população, uma vez que, a raça apresenta na sua formação estreita base genética devido ao reduzido número efetivo de fundadores e de ancestrais associada à falta de estratégias adequadas de acasalamento.

Portanto, o cálculo do coeficiente de consanguinidade é importante em estudos de estrutura populacional, porque sua estimativa permite avaliar o grau de variabilidade genética na população considerada. Este parâmetro, associado ao número efetivo ( $N_e$ ) e intervalo de gerações permitem avaliar a situação de risco ou grau de ameaça de uma raça (FALCONER, 1987). Essa associação se faz necessária já que, segundo GOYACHE et al., (2003), nenhuma ferramenta é útil, por si só, para caracterizar o *status* de uma população.

Em estudo com bubalinos da raça Mediterrâneo do Brasil, MALHADO et al.(2003) constataram que no decorrer dos anos a consanguinidade da população aumentou, passando de 0,6% na primeira geração para 1,9% na segunda. A explicação para este aumento se deve a redução do  $N_e$  da primeira para segunda geração de 83,4 para 38,1, respectivamente, valor abaixo do recomendado pela Organização Mundial para Agricultura e Alimentação- FAO (FAO, 1998).

Incrementos na consanguinidade também foram relatados por GUTIERREZ et al.(2005), em estudo com Jumentos da Catalunha, onde a

primeira geração apresentou aumento nas percentagens de  $F$  de 0,9 na primeira geração para 11,51 na segunda, indicativo de planos de acasalamentos inadequados com acasalamento excessivo entre animais parentes, medida que deve ser evitada ao máximo em rebanhos alvos de programas de conservação.

### **2.3.6 Índice de conservação genética (ICG)**

O índice de conservação genética (ICG) é um índice que estima o número efetivo médio de fundadores presente no *pedigree* de um determinado animal. Para uso do ICG, são considerados fundadores os animais existentes a partir do ponto em que se tem conhecimento da genealogia do rebanho ou população em estudo. Portanto, o ICG leva em conta a contribuição dos animais fundadores ao longo de gerações.

Segundo ALDERSON (1992) como o objetivo de um programa de conservação é reter todos os alelos oriundos da população base, o ideal seria que o indivíduo recebesse igualmente as contribuições de todos os ancestrais fundadores da população. Nesse caso, na seleção dos reprodutores, o índice indicará que animal melhor manterá a variabilidade genética da raça.

Conseqüentemente, o ICG depende da amplitude da genealogia disponível, sendo assim, se não houver informações suficientes sobre os progenitores até chegar aos fundadores, o ICG será idêntico para todos os descendentes e se iguala a metade do número efetivo da população.

Quando não se tem o conhecimento da maioria dos progenitores ocorrerá uma equivalência de conceitos entre ICG e  $\Delta F$ , o que, segundo ALMEIDA (2007), nos leva a considerar somente  $\Delta F$  como único parâmetro para descrever populações de tamanho pequeno, principalmente as não-genealógicas.

O ICG quando usado isoladamente, é um parâmetro pouco informativo, uma vez que seu valor representa apenas o número de animais fundadores presentes no *pedigree* do animal. No cálculo do ICG o grau de parentesco entre esses animais não é abordado, portanto os níveis de consanguinidade existente entre os indivíduos não são considerados.

Este tipo de informação é de grande importância nos trabalhos que envolvem gestão de populações, uma vez que o objetivo principal é evitar ao

máximo a elevação dos níveis de consanguinidade, garantindo com isso a manutenção da variabilidade genética dentro da população.

### 2.3.7 Coeficiente de parentesco médio (AR)

O coeficiente médio de parentesco de um indivíduo (AR) é definido como a probabilidade de um alelo escolhido aleatoriamente entre uma população inteira pertencer a um dado animal no *pedigree*.

Numericamente, AR é a dupla probabilidade de dois alelos tomados ao acaso, um para o animal e outro para a população no *pedigree* (incluindo o do animal), serem idênticos por descendência. O AR de cada indivíduo no *pedigree* é calculado como a média dos coeficientes na linha correspondente ao indivíduo em relação a matriz de parentesco **A**. Ambos os alelos (para o animal e para a população) são incluídos no cálculo (VALERA et al., 2005; GUTIERRÉZ et al., 2005).

O AR dos animais fundadores da população pode ser calculado fixando o valor de 1 para cada indivíduo,  $\frac{1}{2}$  para cada filho desse animal na população,  $\frac{1}{4}$  para cada neto, e assim por diante, de acordo com o tamanho da população (VALERA et al., 2005; CERVANTES et al., 2008; GUTIÉRREZ et al., 2005; GOYACHE et al., 2003).

Para o cálculo desse parâmetro são levados em consideração os valores de consanguinidade e as relações de parentesco existente entre os animais.

Portanto, o AR pode ser interpretado como a representação do indivíduo no *pedigree* da população independentemente da geração em que se encontra.

Por conta da abrangência desse parâmetro e das limitações apresentadas pelo índice de conservação genética e pela consanguinidade, GUTIERRÉZ e GOYACHE (2005) propuseram o seu uso na gestão de populações ameaçadas quando se dispõe de dados de *pedigree*, além dos parâmetros comumente utilizados. Pode ser útil em programas de conservação para prevenir aumentos da consanguinidade dentro da população (GOYACHE et al., 2003). A partir do conhecimento dos valores de AR dos reprodutores dentro e entre rebanhos, é possível determinar a proximidade genética entre esses animais, o que é essencial na hora de determinar o intercâmbio de reprodutores dentro dos rebanhos. Portanto, o AR pode ser usado como

medida da distância genética entre rebanhos, pela comparação entre os coeficientes de parentesco médio de seus reprodutores.

Para avaliar a eficiência dos programas de conservação empregados no grupo de raças bovinas Morenas Galegas da Espanha, FERNANDÉZ et al. (2007) utilizaram dados obtidos a partir do livro genealógico dos animais e observaram níveis de consanguinidade e de AR baixos, chegando à conclusão de que esses valores são conseqüências dos programas de conservação utilizados, que durante quinze anos de execução, promoveu um adequado gerenciamento dos acasalamentos.

Os coeficientes de parentesco médio (AR) estão intimamente ligados aos coeficientes de consanguinidade fato que é bem ilustrado no trabalho de CERVANTES et al.(2008) em estudo do cavalo Árabe Espanhol, onde constataram que durante os anos de 1975-1984 as porcentagens de AR e  $F$  na população foram de 9,2 e 6,4, respectivamente, já para o período de 1985-1995 houve incremento significativo nos valores que foram de 11,2 e 9,3, ficando claro a relação entre os dois parâmetros além da falta de estratégias adequadas de acasalamentos da raça. Em estudo com Jumentos da Catalunha GUTIERREZ et al.(2005) constatou um aumento significativo do AR ao longo das gerações com valores variando de 2,47 até 9,63 da primeira até a terceira geração.

### **2.3.8 Número efetivo ou tamanho efetivo ( $N_e$ )**

O número efetivo é definido por WRIGHT (1931) como sendo o número de indivíduos de ambos os sexos que estão contribuindo geneticamente numa dada população, isto é, o número efetivo representa a relação entre o número de machos e fêmeas que estão sendo usados na reprodução numa dada população. Essa consideração é importante porque o número de animais em idade reprodutiva em uma população geralmente é maior que o número de animais que realmente contribuem geneticamente para a próxima geração. Isto ocorre porque nem todos os animais são usados na reprodução e portanto, não têm a mesma chance de passar seus genes para seus descendentes..

O  $N_e$  de uma população é um parâmetro chave na conservação genética de populações devido a sua relação inversa com o aumento da

consanguinidade, as perdas de variabilidade genética devido à deriva genética e suas possibilidades de adaptação a mudanças ambientais.

Além disso, LAAT (2002) afirma que a variação no número da progênie de fêmeas, o número desigual de machos e fêmeas; a presença de gerações sobrepostas e flutuação no tamanho da população entre gerações são fatores podem influenciar o  $N_e$ .

De acordo com WRIGHT (1931), quando se dispõe de informações genealógicas, o parâmetro  $N_e$  pode ser estimado com base no aumento da consanguinidade entre as gerações consecutivas:

$$N_e = \frac{1}{2\Delta F}$$

onde,  $\Delta F$  é o aumento relativo da consanguinidade por geração. Numa população com tamanho e características reprodutivas estáveis, o  $N_e$  é constante, desde que essas condições sejam mantidas. Este cálculo, não é adequado quando as genealogias são escassas, pois fornece uma super estimativa do número efetivo da população atual, particularmente quando um longo período de tempo é considerado (GOYACHE et al., 2003).

Como o  $N_e$  é fortemente influenciado pelo equilíbrio entre o número de machos e fêmeas utilizados na reprodução na população, WRIGHT (1931) descreve outra maneira para o seu cálculo, cuja fórmula leva em consideração a relação entre os sexos dentro da população:

$$N_e = \frac{4Nm \times Nf}{Nm + Nf}$$

onde,  $Nm$  = número de machos e  $Nf$  = número de fêmeas, utilizados na reprodução.

Para populações onde não se dispõem de informações genealógicas essa metodologia é facilmente aplicada, porém ela é menos precisa, pois não considera as relações de parentescos existentes entre os indivíduos que formam essa população.

Por conta disso, deve-se procurar outras formas de se estimar  $N_e$  considerando não só o número de reprodutores existentes mas também as variâncias familiares (GUTIERRÉZ e GOYACHE, 2005; ROCHAMBEAU et

al.,2000). A estimativa do  $N_e$  baseado nas variâncias familiares pode ser feita se usado a fórmula proposta por HILL (1972):

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{16ML} \left[ 2 + \sigma_{mm}^2 + 2 \left( \frac{M}{F} \right) \text{cov}(mm,mf) + \left( \frac{M}{F} \right)^2 \sigma_{mf}^2 \right] + \frac{1}{16FL} \left[ 2 + \left( \frac{F}{M} \right)^2 \sigma_{fm}^2 + 2 \left( \frac{F}{M} \right) \text{cov}(fm,ff) + \sigma_{ff}^2 \right]$$

Onde: M=número de pais; F= número de mães;  $\sigma_{mm}^2$  = variância do número de filhos por pai;  $\sigma_{mf}^2$  = variância do número de filhas por pai;  $\sigma_{fm}^2$  =variância do número de filhos por mãe;  $\sigma_{ff}^2$  = variância do número de filhas por mãe; cov(mm,mf)= covariância do número de filhos de ambos os sexos por pai; cov(fm,ff)= covariância do número de filhos de ambos os sexos por mãe; e  $L$  = intervalo entre gerações.

O cálculo do  $N_e$  por esta metodologia deve levar em conta o número total de animais reprodutores numa geração (FALCONER e MACKAY, 1996). Quando se trabalha com apenas uma população esse cálculo é feito como se toda a população pertencesse a apenas uma geração.

Populações de menor  $N_e$  apresentam maiores coeficientes de consanguinidade, em razão da maior probabilidade de acasalamentos entre indivíduos aparentados nessas populações, em comparação as de maior  $N_e$  (POGGIAN, 2008).

Valores de  $N_e$  encontrados para ovelha Xalda por GUTIERRÉZ et al.(2009), considerando as variâncias familiares, foram de 7,3 animais, num *pedigree* contendo 229 animais. Já DIAS et al.(2000), ao avaliar a população de equinos brasileiro de hipismo, encontrou um  $N_e$  baseado na relação macho e fêmea de 253 animais.

Para a raça bovina Sindi, FARIA et al.(2001a) encontraram valores de  $N_e$  diminuindo de 501 animais no período de 1979-1983 para 19 animais entre os anos de 1994-1998.

### 2.3.9 Índice de Fixação ou estatística F

Com objetivo de medir a variação existente entre e dentro de populações Sewall Wright nas décadas de 40 e 50 descreveu a teoria dos índices de fixação ou estatística F, posteriormente desenvolvida por outros autores



(CHARKRABORTY E DANKER, 1991) onde por meio de três parâmetros ( $F_{ST}$ ,  $F_{IT}$  e  $F_{IS}$ ) era possível sumarizar a estrutura da população.

Essa teoria parte do princípio da existência de uma metapopulação, definida como conjunto total de animais pertencentes a uma raça ou rebanho, constituída de várias subpopulações que podem ser classificadas em função dos diferentes sexos, áreas geográficas, fazendas, linhagens, famílias, etc.

O  $F_{ST}$  é o índice de fixação ou coeficiente de consanguinidade entre subpopulações (redução da heterozigosidade das subpopulações com relação a metapopulação). O valor do  $F_{ST}$  é usado para medir a distância entre as subpopulações, seu valor estar entre 0 e 1 e quanto mais alto é, maior é a diferenciação entre as subpopulações.

O  $F_{IS}$  é o índice de fixação ou coeficiente de consanguinidade intrapopulacional (redução da heterozigosidade de um indivíduo com relação a sua subpopulação) A estatística  $F_{IS}$  expressa a presença de acasalamentos aleatórios dentro da subpopulação. Quando  $F_{IS} > 0$ , significa que está ocorrendo acasalamento entre indivíduos aparentados. Quando  $F_{IS} < 0$ , a frequência de acasalamentos entre indivíduos não aparentados é maior, o que contribui para o aumento no número de indivíduos heterozigotos.

O  $F_{IT}$  é o índice de fixação ou coeficiente de consanguinidade nos indivíduos do conjunto populacional, o que indica redução da heterozigosidade de um indivíduo com relação a metapopulação.

Os valores de  $F_{IT}$  e  $F_{IS}$  negativos ou próximos de zero indicam que há variabilidade genética na população devido ao maior número de heterozigotos, enquanto que valores distantes de zero indicam maiores níveis de homozigose (OLIVEIRA, 2007)

CABALLERO e TORO (2000) e CABALLERO e TORO (2002), formalizaram o cálculo das estatísticas F de Wright para serem usadas na análise da diferenciação genética em populações subdivididas a partir dos coeficientes de parentesco médio entre dois indivíduos ( $f_{ij}$ ) de duas subpopulações,  $i$  e  $j$ , de uma dada meta população incluindo todos os pares possíveis  $N_i \times N_j$ . Para uma dada população  $i$ , o parentesco médio, o auto-

parentesco médio dos indivíduos  $N_i$  e a consanguinidade média passam a ser, respectivamente,  $f_{ij}$ ,  $s_i$ ,  $F_i = 2s_i - 1$ . A distância média entre indivíduos das subpopulações  $i$  e  $j$  seria  $D_{ij} = [(s_i + s_j)/2] - f_{ij}$ . Esta distância foi chamada por EDING e MEUWISSEN (2001) de *distância de parentesco* ( $D_k$ ) quando trabalhava com dados moleculares.

A partir destes parâmetros e médias correspondentes para toda a metapopulação CABALLERO E TORO (2000) e CABALLERO e TORO (2002), obtiveram a distância genética entre as subpopulações  $i$  e  $j$  (distância mínima de Nei) NEI (1987) conforme  $D_{ij} = D_{ij} - [(D_{ii} + D_{jj})/2] = [(f_{ii} + f_{jj})/2] - f_{ij}$ , e sua

média para toda metapopulação  $\bar{D} = \frac{\sum_{i,j=1}^n D_{ij} N_i N_j}{N_T^2}$ , que são as equações (3) e

(4) de CABALLERO E TORO (2002).

Finalmente, as estatísticas F de WRIGHT (1978) são obtidas como:

$$F_{IS} = \frac{\bar{F} - \bar{f}}{1 - \bar{f}}, \quad F_{ST} = \frac{\bar{f} - \bar{f}}{1 - \bar{f}} = \frac{\bar{D}}{1 - \bar{f}} \quad \text{e} \quad F_{IT} = \frac{\bar{F} - \bar{f}}{1 - \bar{f}} \quad \text{onde: } \bar{f} \quad \text{e} \quad \bar{F} \quad \text{são,}$$

respectivamente, parentesco e o coeficiente de consanguinidade das

subpopulações, e  $\bar{f}$ , a parentesco média para a metapopulação, de maneira que  $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$ .

Estudos que abordam esses parâmetros estimados a partir de dados de *pedigree* são escassos, principalmente em caprinos. Em outras espécies merecem destaque os trabalhos de VALERA et al.(2005), GUTIERRÉZ et al. (2005) e ROYO et al (2006). Porém a literatura é vasta em estudos com dados genético-moleculares, com a espécie caprina, destaca-se os realizados por MENEZES (2005), OLIVEIRA (2007), já com a espécie ovinas têm-se os estudos de ÁLVAREZ et al.(2008) e PAIVA et al.(2008).

### 2.3.10 Intervalo de Gerações (IEG)

O intervalo de gerações (IEG) pode ser definido como a média de idade de um animal reprodutor quando nascem seus descendentes que logo serão reprodutores (JAMES, 1977). Ou seja, é idade média dos pais ao nascimento

dos filhos. O IEG pode ser obtido considerando as quatro vias possíveis (pai-filho, pai-filha, mãe-filho e mãe-filha).

O uso do IEG na análise da estrutura genética de populações é importante, uma vez que as perdas da variabilidade acontecem de geração em geração. Assim, se o IEG é curto as perdas de variabilidade genética se processam numa velocidade maior por unidade de tempo.

Em programas de conservação genética, como o número de animais disponíveis é baixo, procura-se estender pelo maior tempo possível a permanência e uso de animais na reprodução, visando com isso à máxima exploração do seu potencial genético. Nesse tipo de situação, intervalos de gerações mais longos são esperados já que quanto maior tempo de permanência de um determinado reprodutor no rebanho, maior será a sua contribuição genética para a população, sendo essa, portanto, uma das principais metas em programas de conservação.

Estudando três núcleos de criação da raça caprina Murciana-Granadina LEÓN et al. (2005) observaram que animais pertencentes ao núcleo Almería apresentavam IEG de 4,04 anos, valor bem elevado quando comparado os núcleos de Granada e Córdoba, que foram de 2,55 e 2,50, respectivamente. Tal valor foi atribuído a permanência ativa de alguns animais por mais de 10 anos no núcleo.

Já em programas de melhoramento genético, a diminuição dos intervalos entre gerações são preferíveis, pois intervalos muito grandes promovem menores ganhos genéticos anuais para características selecionadas, resultando em perdas econômicas (VERCESI FILHO, 2002). Os rebanhos selecionados têm seus intervalos entre geração reduzidos devido à rápida taxa de reposição de seus reprodutores e matrizes.

Estudando rebanhos de caprinos da raça Khari no Nepal, NEOPANE e POKHAREL (2009) encontraram intervalos entre geração de 2,75 anos para rebanhos onde programas de melhoramento haviam sido instalados, no entanto, para o resto da população foram registrados IEG's de 4,5 anos. Nesse exemplo fica clara a necessidade dos programas de melhoramento de reduzir o IEG para obter maior ganho genético em menor tempo possível. Segundo FARIA et al., (2001b), a utilização de reprodutores por tempo limitado além de proporcionar a redução do intervalo de gerações, também promove a

redução na variância do tamanho da família (menor número de filhos por reprodutor). Em rebanhos nos quais são adotadas esse tipo de medida, ocorre redução das oscilações do número efetivo da população ao longo do tempo.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

Os dados utilizados no presente trabalho referem-se a genealogia de animais do campo experimental da Embrapa Meio Norte no período de 1995 a 2003, totalizando 663 registros de nascimentos. A Fazenda possui área de 300ha, no município de Castelo do Piauí-PI, localizada na latitude 05°19'20" Sul, longitude 41°33'09" Oeste, área de 2.246,85 km<sup>2</sup>, altitude 239m, inserido na região do semi-árido, situada a 190 km de Teresina-PI.

Os dados genealógicos foram analisados utilizando-se o programa ENDOG v 4.5 (GUTIÉRREZ y GOYACHE, 2005). Os parâmetros calculados, são apresentados a seguir.

#### 3.1 Número efetivo de fundadores ( $f_e$ ) e Número efetivo de ancestrais ( $f_a$ )

A estimação do número efetivo de fundadores ( $f_e$ ) foi feita de acordo com BOICHARD et al. (1997), adotando:

$$f_e = \frac{1}{\sum_{k=1}^f q_k^2}$$

em que  $f_e$  = número de fundadores e  $\sum_{k=1}^f q_k^2$  =somatório da contribuição esperada do número de progênes ( $q$ ) do fundador ( $k$ ) na população. O  $q_k$  é o coeficiente de parentesco médio do fundador  $k$ .

O número efetivo de ancestrais ( $f_a$ ) foi é obtido computando-se a contribuição marginal de cada ancestral por:

$$f_a = \frac{1}{\sum_{j=1}^a q_j^2}$$

onde,  $q_j$  é a contribuição marginal do ancestral  $j$ , que é a contribuição genética dada por um ancestral que não é explicada por outros ancestrais escolhidos anteriormente.

### 3.2 Estrutura do *pedigree*

A estrutura do *pedigree* foi avaliada levando-se em consideração as informações contidas no mesmo. O índice de profundidade do *pedigree* foi identificado de acordo com MACCLUER et al. (1983).

Foram identificados também, o número de gerações completas traçadas (geração mais distante em que todos os pais são conhecidos), o número máximo de gerações traçadas (número de gerações que separa o indivíduo do seu ancestral mais remoto) e o número equivalente de gerações (soma de  $(1/2)^n$  onde n é o número de gerações que separam o indivíduo de cada ancestral conhecido) (MAIGNEL et al., 1996).

### 3.3 Consanguinidade ( $\Delta F$ )

Para o cálculo do coeficiente de endogamia ( $F$ ) utilizou-se o algoritmo proposto por MEUWISSEN E LUO (1992). Já o aumento da endogamia ( $\Delta F$ ) foi calculado para cada geração através da clássica fórmula:

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$$

Onde  $F_t$  é o coeficiente médio de endogamia estimado na geração e  $F_{t-1}$  é o coeficiente médio de endogamia estimado para a geração anterior.

### 3.4 Índice de conservação genética (ICG)

O ICG foi calculado a partir das contribuições genéticas de todos os fundadores identificados, de acordo com a fórmula proposta por ALDERSON (1992):

$$ICG = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

onde,  $p_i = \left[\frac{1}{2}\right]^n$ , sendo n= o número de gerações entre o fundador e o animal que está sendo analisado.

Se não houver informações suficientes sobre os progenitores até chegar aos fundadores, o ICG ocorre idêntico para todos os descendentes e se iguala à metade do número efetivo da população.

### 3.5 Coeficiente de parentesco médio (AR)

O coeficiente AR calcula simultaneamente a consanguinidade e co-ancestralidade individual (GOYACHE et al., 2003; GUTIÉRREZ et al., 2003). Esse parâmetro foi calculado utilizando-se um algoritmo para obter um vetor  $c'$  definido como:

$$c' = (1/n) 1'A \quad [1]$$

onde:  $A$  é o numerador da matriz de parentesco de tamanho  $n \times n$ . Por outro lado, o numerador da matriz de parentesco pode ser obtido da matriz  $P$  onde  $P_{ij}$  é igual a 1 se  $j$  é pai de  $i$  e 0 caso não seja, o que define os pais dos animais (QUAAS, 1976), por meio de:

$$A = (I - \frac{1}{2} P)^{-1} D (I - \frac{1}{2} P')^{-1} \quad [2]$$

onde  $I$  é a matriz identidade e  $D$  é uma matriz diagonal com elementos não zero obtidos por:

$$d_{ii} = 1 - \frac{1}{4} a_{jj} - \frac{1}{4} a_{kk}$$

$d_{ii} = 1$ , se nenhum dos pais é conhecido;

$d_{ii} = \frac{3}{4}$ , se um dos pais é conhecido;

$d_{ii} = \frac{1}{2}$ , se ambos os pais são conhecidos.

$j$  e  $k$  são os pais do indivíduo  $i$

A partir de [2],  $A (I - \frac{1}{2} P') = (I - \frac{1}{2} P)^{-1} D \quad [3]$

Pré-multiplicando ambos os lados de [3] por  $(1/n) 1'$  obtém-se:

$$(1/n) 1' A (I - \frac{1}{2} P') = (1/n) 1' (I - \frac{1}{2} P)^{-1} D$$

e usando [1]:

$$c' (I - \frac{1}{2} P') = (1/n) 1' (I - \frac{1}{2} P)^{-1} D$$

Multiplicando  $c'$  entre parênteses e isolando  $c'$ :

$$c' = (1/n) 1' (I - \frac{1}{2} P)^{-1} D + \frac{1}{2} c' P' \quad [4]$$

O coeficiente de parentesco médio também pode ser usado como medida de endogamia da população, uma vez que leva em conta ambos os coeficientes, a endogamia e o parentesco.

### 3.6 Número efetivo ( $N_e$ )

O  $N_e$  foi obtido por diferentes formas, a saber:

1. Utilizando-se o incremento da consanguinidade ( $\Delta F$ ) para as gerações em que  $F_t > F_{t-1}$ , o  $N_e$  da população foi calculado de acordo com WRIGHT (1931):

$$N_e = \frac{1}{2\Delta F}$$

2. A partir do coeficiente de regressão ( $b$ ) do coeficiente de endogamia individual sobre: o número de gerações completas traçadas, o número máximo de gerações traçadas e o número equivalente de gerações completas. Uma vez que o coeficiente de regressão corresponde ao aumento da consanguinidade entre duas gerações ( $F_t - F_{t-1} = b$ ). Portanto, tem-se:

$$N_e = \frac{1}{2b}$$

### 3.7 Índice de Fixação ou Estatística F

Os índices de fixação de WRIGHT (1978) foram calculados de acordo com o proposto por CABALLERO e TORO (2000) e CABALERO e TORO (2002):

$$F_{IS} = \frac{\tilde{F} - \tilde{f}}{1 - \tilde{f}}, F_{ST} = \frac{\tilde{f} - \bar{f}}{1 - \bar{f}} \text{ e } F_{IT} = \frac{\tilde{F} - \bar{f}}{1 - \bar{f}}$$

onde:  $\tilde{f}$  e  $\tilde{F}$  são, respectivamente, o parentesco e o coeficiente de consanguinidade das subpopulações, e  $\bar{f}$ , o parentesco média para a metapopulação, de maneira que  $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$ .

Para este cálculo o rebanho foi dividido em subpopulações, usando-se como critério de classificação a linhagem paterna. Foram utilizadas 30 linhagens no total.

### 3.8 Intervalo entre gerações

Esse parâmetro foi calculado pelas 4 linhas (pai-filho, pai-filha, mãe-filho e mãe-filha), de acordo com HILL (1979), através da fórmula:



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

em que:

$L_{PM}$  = intervalo médio entre pai-filho;

$L_{PF}$  = intervalo médio entre pai-filha;

$L_{MM}$  = intervalo médio entre mãe-filho;

$L_{MF}$  = intervalo médio entre mãe-filha.

#### 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na Figura 1, encontra-se a distribuição do número de nascimentos ao longo dos anos. O maior número de nascimentos no ano de 1995 é justificado porque a formação do banco de dados foi feita a partir deste ano.

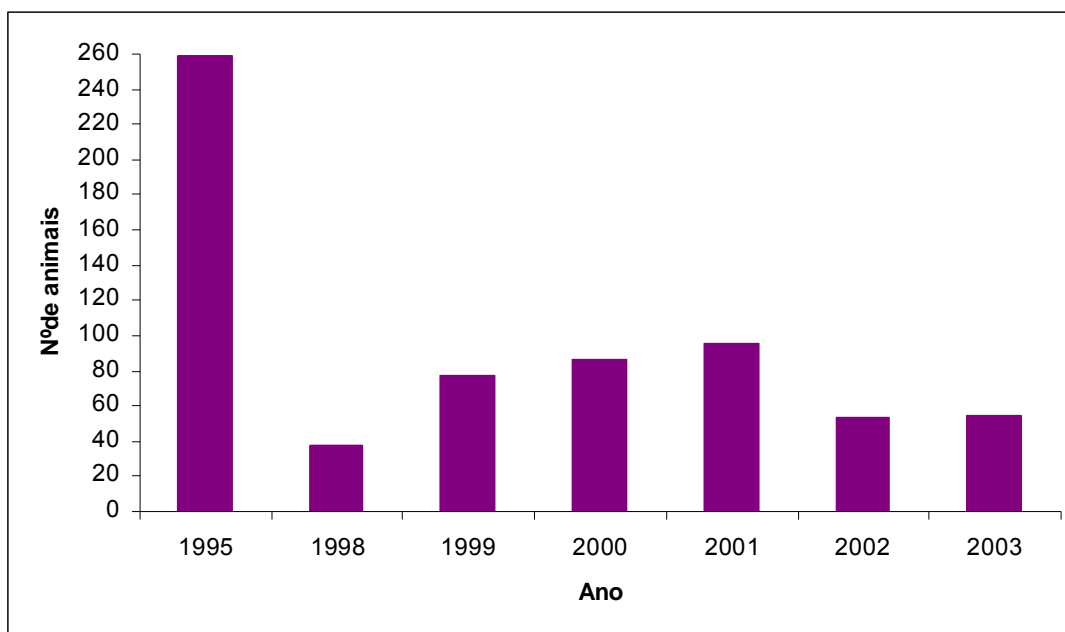


Figura 1. Número de registros por ano de nascimento do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.

Nos anos de 1996 e 1997 não foram catalogados nenhum nascimento, devido a erros de anotações, que impossibilitaram a inclusão dos animais nascidos nesses anos no banco de dados. Segundo ALMEIDA (2007) nesses anos o rebanho continha 147 e 164 animais, respectivamente, porém os nascimentos não foram informados e anotados devidamente.

Ao avaliar a relação entre o número de nascimentos de machos e fêmeas (Figura 2), percebe-se que no ano de 1995, a relação macho:fêmea foi bastante desequilibrada porém, para todos os outros anos analisados, essa relação é próxima de 1:1. Entretanto nos anos de 1999 e 2000 o número de machos foi superior ao de fêmeas, o que é desejável para rebanhos de conservação, uma vez que o risco de acasalamentos preferenciais é menor, garantindo assim a manutenção da variabilidade genética dentro de rebanho.

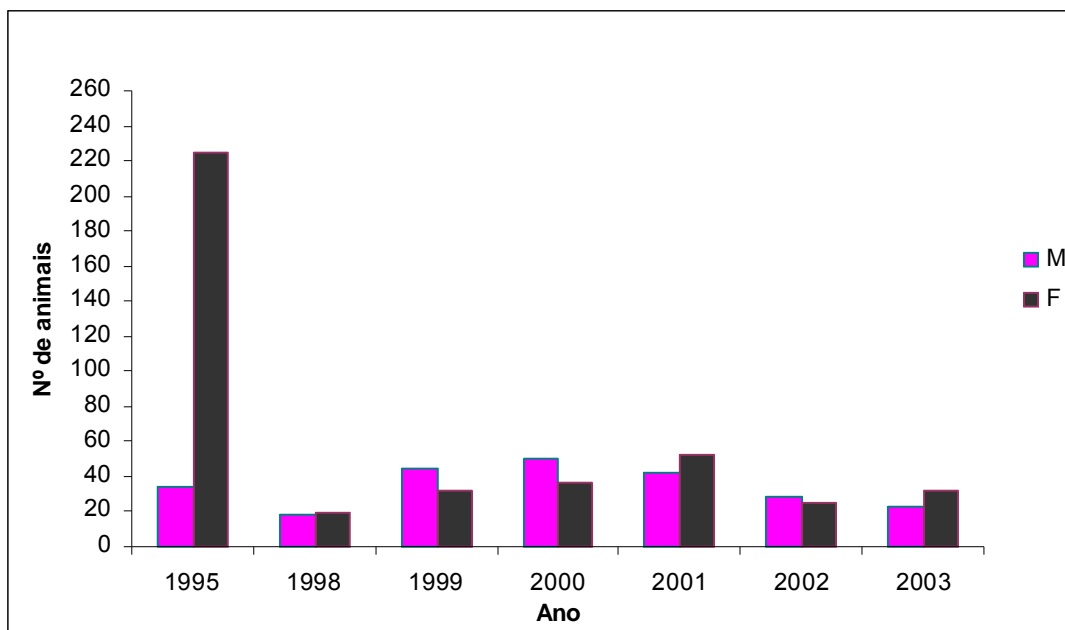


Figura 2. Registros de nascimentos de machos e fêmeas do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.

Na Figura 3 encontra-se o *pedigree* do rebanho estudado. Observa-se a que muitas informações de paternidade foram perdidas nas gerações passadas. Dessa forma, foi possível identificar ancestrais apenas até a terceira geração, com percentual baixo de pais e mães identificados na população atual. Essa informação se faz importante porque todos os parâmetros estimados são consequência dessa estrutura, sendo que quanto mais completo for o *pedigree*, mais precisas serão as estimativas.

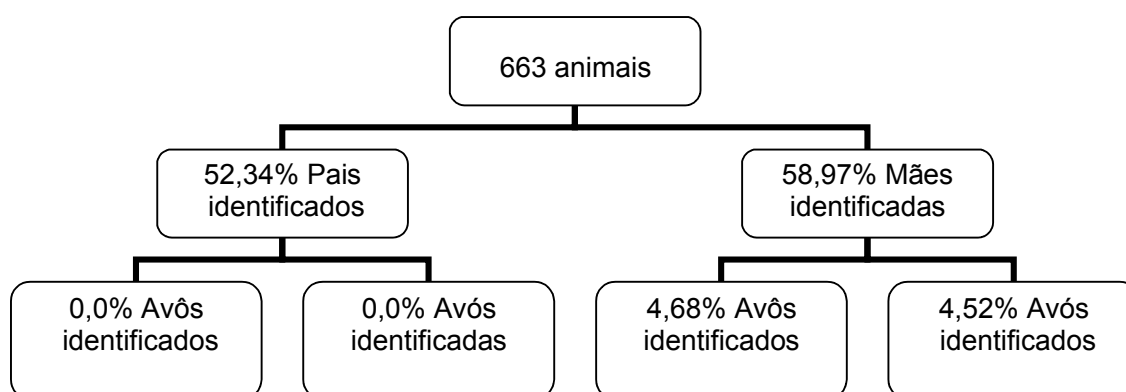


Figura 3. Estrutura do *Pedigree* dos animais e nível de identificação dos ancestrais até a terceira geração do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.

Entre todos os registros, 63,7% são de fêmeas e 36,6% são de machos. Apenas 57,8% do total de fêmeas registradas e 14,1% do total de machos

registrados entre 1995 e 2003 foram utilizados como reprodutores. Dentre as fêmeas que se tornaram mães, o número médio de filhos foi de 1,61 (máximo de 5 e mínimo de 1), e entre os machos que se tornaram pais, o número médio de filhos foi de 10,20 (máximo de 53 e mínimo de 1).

Na Tabela 1, é apresentado o resumo da estrutura populacional do rebanho estudado. Foram determinados a partir da população base, aqueles responsáveis pela variabilidade genética encontrada no rebanho, ou seja, o número de animais fundadores e ancestrais.

O número efetivo de fundadores ( $f_e$ ) apontou um valor bem abaixo do número total de animais pertencentes à população fundadora. Esse resultado já era esperado, uma vez que, de acordo com a análise prévia do *pedigree*, verificou-se que poucos foram os animais usados como reprodutores ao longo dos anos, em relação ao rebanho base.

Tabela 1. Dados demográficos e parâmetros populacionais do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte

| Parâmetro  | N    |
|--|------|
| Número total de animais                                      | 663  |
| População base (com pelo menos um parente desconhecido)      | 329  |
| Número de animais da população referência                    | 334  |
| Número de ancestrais que deram origem à população referência | 214  |
| Número efetivo de animais fundadores ( $f_e$ )               | 48   |
| Número efetivo de ancestrais ( $f_a$ )                       | 48   |
| Número de ancestrais que explicam 50%                        | 22   |
| $F$ (%)  | 0,11 |
| AR (%)   | 0,84 |

O número efetivo de ancestrais ( $f_a$ ) encontrado foi igual ao  $f_e$  (48). Quando esse tipo situação ocorre, significa que os animais que contribuíram para formação da raça continuam atuando de maneira efetiva no rebanho atual,

ou seja, não houve nenhum animal, além dos considerados fundadores, que tenha contribuído de forma efetiva para a composição genética do rebanho. Porém o ideal é que esses números efetivos sejam os mais próximos possíveis da população fundadora, o que não ocorreu neste estudo. Observaram-se baixos valores de  $f_e$  e  $f_a$ , quando comparados com os números das populações base e referência, fazendo com que a o rebanho se desenvolvesse a partir de estreita base genética, levando a um gargalo genético com perdas de genes de origem.

A contribuição dos ancestrais na formação da população referência pode ser vista na Figura 4. Observa-se que um número pequeno de ancestrais explica grande parte da variabilidade genética da população estudada.

Ao estudar a raça bovina Indubrasil VERCESI FILHO et al.(2002) encontraram valores de  $f_e$  de 181 animais e de  $f_a$  de 107 animais, demonstrando que cerca de 50% dos animais fundadores continuam contribuindo para a genética atual da raça. O mesmo foi constatado por SILVA et al. (2007) com a raça bovina Mantiqueira onde os valores de  $f_e$  e  $f_a$  também foram próximos, 26,85 e 22,74 animais, respectivamente.

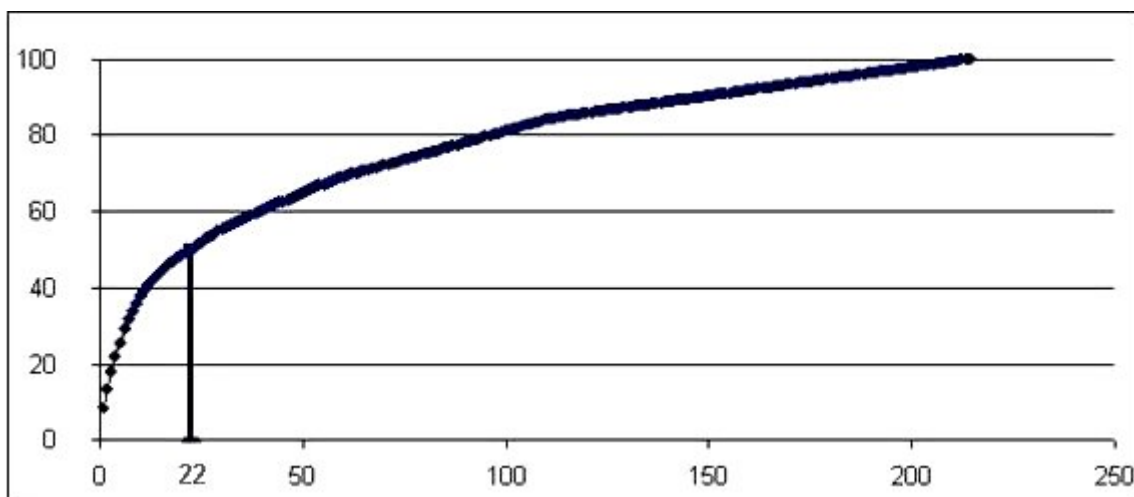


Figura 4. Contribuição acumulada de genes ancestrais da população referência do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.

Do total de animais pertencentes à população base apenas 22 explicam 50% da variabilidade total encontrada no rebanho, indicativo do uso desequilibrado de alguns reprodutores. Essa situação é reflexo dos baixos

valores do  $f_e$  e  $f_a$  encontrados, o ideal seria que todos os animais contribuíssem de igual maneira ao longo das gerações.

VALERA et al. (2005) estudando a raça de cavalo Andaluz, constataram que apenas 6 animais concentraram 50% do total de variabilidade da população. Já GOYACHE et al. (2003) avaliando a raça ovina Xalda atribuíram essa mesma porcentagem de variabilidade a 13 animais. Ficando claro também nesses estudos, as contribuições desequilibradas entre os fundadores que lhes deram origem.

O desequilíbrio entre as contribuições dos ancestrais e fundadores pode ser verificado ao analisar-se o número de descendentes deixados por esses animais.

Na Tabela 2 encontram-se os quatro ancestrais e fundadores que mais contribuíram para variabilidade genética da população. Todos esses animais são nascidos no ano em que se iniciaram os registros e, nesse mesmo ano, a relação macho: fêmea encontrava-se em desequilíbrio. Poucos machos foram usados na reprodução de maneira mais intensa, fato que justifica a presença marcante de machos como os principais contribuintes da população.

Tabela 2. Descrição dos quatro ancestrais e fundadores que mais contribuíram para a variabilidade genética do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte

| Ancestral | Sexo | Ano de nascimento | Contribuição (%) | Nº de descendentes |
|-----------|------|-------------------|------------------|--------------------|
| 8         | M    | 1995              | 8,3              | 53                 |
| 13        | M    | 1995              | 5,4              | 37                 |
| 11        | M    | 1995              | 4,2              | 28                 |
| 113       | M    | 1995              | 3,9              | 26                 |
| Fundador  |      |                   |                  |                    |
| 8         | M    | 1995              | 8,3              | 53                 |
| 13        | M    | 1995              | 5,4              | 37                 |
| 11        | M    | 1995              | 4,2              | 28                 |
| 55        | M    | 1995              | 3,7              | 27                 |

O animal que mais contribuiu para o rebanho deixou 53 descendentes. No entanto, esse foi um caso isolado, já que a maior parte dos ancestrais (94%) contribuiu com menos de 10 descendentes. Dos quatro principais animais listados como ancestrais três também foram classificados como animais fundadores. Assim sendo, todos os animais classificados como fundadores também foram considerados ancestrais já que seus respectivos

números efetivos foram iguais. Situação mais crítica foi encontrada por ROYO et al. (2007) em pôneis da raça Astucón, onde o principal ancestral foi responsável por 22,9% da variabilidade genética total encontrada, indicando o uso intenso de apenas um animal .

A pouca representação dos animais fundadores no *pedigree* do rebanho estudado também pode ser constatada ao se avaliar o índice de conservação genética (ICG) da população. Cerca de 50% dos animais tem ICG menor que 2. Aproximadamente 46% do rebanho apresenta ICG de 2 e o valor de ICG máximo foi de 2,6 (Figura 5). Isso indica que grande parte da genética original do rebanho já foi perdida, corroborando com os baixos números efetivos de fundadores e ancestrais, confirmando o efeito gargalo de garrafa pelo qual passou o rebanho, logo após a sua fundação.

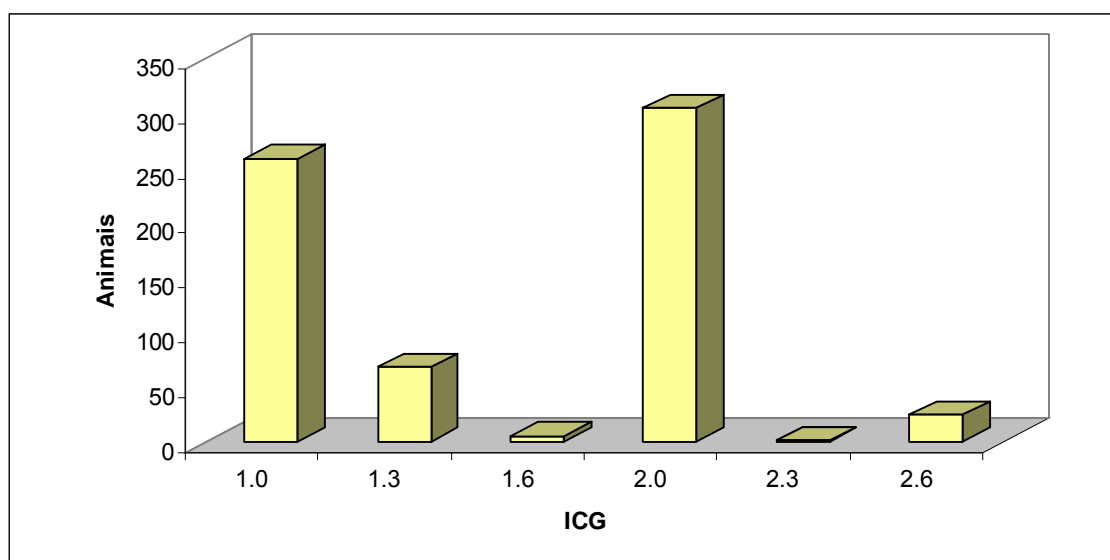


Figura 5. Índice de Conservação Genética do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte.

Tais valores passam a ser mais uma confirmação do gargalo genético no qual se encontra a população devido ao uso desequilibrado dos animais usados para reprodução ao longo dos anos. Para que esse problema não seja mais agravado, é aconselhável o uso mais intenso dos animais que apresentam maiores valores de ICG. Essa medida é, segundo ALMEIDA (2007), a melhor maneira de manter os genes dos animais fundadores na composição genética da população no futuro.

Mesmo com o uso intenso de determinados reprodutores, os valores médios de consanguinidade ( $F$ ) e de parentesco médio (AR) encontrados no rebanho Marota ao longo dos anos foram baixos. Vale ressaltar que a quase inexistência de consanguinidade individual não se deve apenas ao fato de não haver animais consanguíneos dentro do rebanho, mas também, pela impossibilidade de estimar este parâmetro, uma vez que, durante os primeiros anos o volume de informação das relações de parentesco existentes dentro do rebanho foi escasso.

Como pode ser visto na Figura 6, a elevação de  $F$  no ano de 2001 coincide com o surgimento dos poucos animais endogâmicos na população, porém, não ultrapassa 0,5%, pois a partir desse momento os valores voltam a diminuir.



Figura 6. Consanguinidade ( $F$ ) e Coeficiente de Parentesco Médio (AR) do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte, por ano de nascimento.

Quanto ao valor médio de AR, o mesmo segue a tendência da consanguinidade. A estreita relação existente entre os dois parâmetros fica clara na Figura 6.

Os coeficientes de parentesco médio individuais (AR) não ultrapassaram o valor de 0,043, valor esse, referente ao animal que mais contribuiu para o rebanho. Esses baixos valores podem ser usados como ferramenta para prever e controlar possíveis incrementos da consanguinidade a longo prazo.



Os baixos valores de AR tanto individual quanto populacional demonstram que o rebanho estudado encontra-se em boa situação genética, aumentando as chances de reprodução entre indivíduos não aparentados ou pouco aparentados. Portanto, o conhecimento do AR dos reprodutores é essencial para que se faça a escolha mais adequada dos animais a serem usados na reprodução. A forma mais eficiente para o controle da consanguinidade a longo prazo é dar preferência sempre ao uso de reprodutores com baixos valores de AR.

Todos os trabalhos sobre raças em situação de risco apontam para a necessidade da maior utilização de animais fundadores de baixo AR para reprodução, a exemplo de VALERA et al.(2005) e GUTIERREZ et al.(2005).

Valores de  $F$  e AR mais elevados foram relatados por GOYACHE et al. (2003) com ovinos da raça Xalda, com valores de  $F$  e AR de 1,54 e 1,79%, respectivamente. Já LIMA et al.(2007) em estudo com as raças caprinas nativas, Canindé, Azul e Moxotó, apresentaram valores de  $F$  de 6%, 7% e 5%, respectivamente.

Na Tabela 3, encontram-se os valores médios de consanguinidade ( $F$ ) e do coeficiente médio de parentesco (AR) de acordo com as gerações estudadas.

Observa-se aumento de  $F$  e AR ao longo das gerações. O número de animais por geração é bem irregular. A distribuição dos animais pertencentes do total de 663 animais 39, 56 e 4,7% foram classificados para as gerações 0, 1 e 2, respectivamente.

Tabela 3. Valores de consanguinidade ( $F$ ) e coeficiente de parentesco médio (AR) do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte por número de gerações conhecidas

| Geração | N   | F(%) | AR (%) |
|---------|-----|------|--------|
| 0       | 259 | 0    | 0,36   |
| 1       | 373 | 0    | 1,09   |
| 2       | 31  | 2,4  | 1,84   |

Na a primeira geração, não foi registrado consanguinidade e tal fato ocorre porque essa geração é composta pelos primeiros filhos dos animais fundadores. Porém, nos animais da segunda geração observa-se presença de consanguinidade, mesmo que em níveis baixos. Quanto menor o número de

animais e mais avançada a geração, maior será a probabilidade de haver incrementos de  $F$  e de AR, notadamente em rebanhos pequenos, como é o caso, já que em fases mais avançadas, já se tem controle dos *pedigrees* o que permite a estimativa da consanguinidade, o que não é possível para os animais fundadores, isto é, aqueles animais sem *pedigrees* conhecidos.

O incremento da consanguinidade e o número efetivo calculados para os diferentes tipos de gerações traçadas encontram-se na Tabela 4. Os valores de  $\Delta F$  encontram-se baixos para as diferentes gerações. Isto é consequência do alto número efetivo, já que este parâmetro é inversamente proporcional a consanguinidade.

Tabela 4. Número médio de gerações traçadas, incremento da consanguinidade ( $\Delta F$ ) e número efetivo ( $N_e$ ), para cada tipo de geração considerada

| Tipo de Gerações          | Número médio | $\Delta F$ (%) | $N_e$  |
|---------------------------|--------------|----------------|--------|
| Completas <sup>1</sup>    | 0,50         | 0,22           | 222,63 |
| Máximas <sup>2</sup>      | 0,66         | 0,48           | 104,97 |
| Equivalentes <sup>3</sup> | 0,58         | 0,42           | 120,14 |

<sup>1</sup>Geração mais distante em que todos os ancestrais são conhecidos.

<sup>2</sup>Número de gerações que separa o indivíduo do seu ancestral mais remoto.

<sup>3</sup>Somatório dos termos  $(1/2)^n$  de todos os ancestrais conhecidos, em que n é o número de gerações que separa o indivíduo de cada ancestral conhecido.

Verifica-se que, quanto menor o número de ancestrais conhecidos, menor a probabilidade de ser detectado aumento de consanguinidade, exatamente pela ausência das informações de parentesco. Tal fato justifica o menor valor de  $\Delta F$  encontrado nas gerações completas. Por outro lado, quanto maior for o número de ancestrais conhecidos, maior será a probabilidade de se obter elevadas taxas de consanguinidade. Por conta disso, nas gerações máximas foram encontrados valores mais elevados de  $\Delta F$ . Para as gerações equivalentes, os valores encontrados foram intermediários, uma vez que seu cálculo considera todos os ancestrais conhecidos e não somente os conhecidos ou mais remotos.

Os valores de  $N_e$  oscilaram concomitantemente as oscilações ocorridas nas taxas de consanguinidade, já que este parâmetro é calculado em função de  $\Delta F$  e, ambos são inversamente proporcionais.

Vale ressaltar que em populações onde informações de *pedigree* são escassas, essas diferentes estimativas podem ser úteis para indicar os limites superior, inferior, e “reais” do  $N_e$  na população analisada (GUTIÉRREZ e GOYACHE, 2005).

A situação do rebanho quanto à possível ocorrência de subdivisão foi avaliada e os valores obtidos para os coeficientes de consanguinidade dentro das subpopulações ( $F_{IS}$ ) e da população ( $F_{IT}$ ) foram de -0,22 e de -0,008, respectivamente. Os valores negativos e próximos a zero indicam que os níveis de variabilidade genética do rebanho é alta, já que tais valores indicam um excesso de animais heterozigotos, tanto dentro das linhagens paternas (subpopulações) quanto para a população como um todo (metapopulação). Esse resultado está em desacordo a estreita base genética encontrada no rebanho, que deveria levar a altos níveis de consangüinidade. Uma explicação para isso pode ser dada pela possível introdução de animais de fora no rebanho.

Para o índice  $F_{ST}$  o valor calculado foi de 0,178, demonstrando que há diferenciação entre as linhagens paternas com formação de subpopulações, o que era esperado já que parte 50% da diversidade genética do rebanho foi determinada pela contribuição de poucos animais conforme observa-se na Figura 4. Entretanto, 82,7% da variabilidade genética total do rebanho correspondem as diferenças entre os indivíduos.

As estimativas dos intervalos de gerações (IEG) para as quatro passagens gaméticas são apresentadas na Tabela 5. Observa-se que em todas as passagens os valores foram muito próximos, não havendo diferenciação entre o IEG de machos e fêmeas, isso significa que a reposição de reprodutores e matrizes está sendo feita ao mesmo tempo no rebanho. Em rebanhos alvo de programas de conservação essa medida é adequada, pois permite o uso igualitário entre os dois sexos e quanto maior melhor, contanto que haja controle da consanguinidade.

Tabela 5. Intervalo de geração (em anos) e seus respectivos erros-padrão para as quatro passagens gaméticas no *pedigree* do rebanho Marota da Embrapa Meio Norte

| Tipo      | <i>Pedigree</i> completo |      | Erro-padrão |
|-----------|--------------------------|------|-------------|
|           | <i>N</i>                 | Anos |             |
| Pai-filho | 183                      | 5,17 | 0,0918      |
| Pai-filha | 164                      | 5,26 | 0,0980      |
| Mãe-filho | 201                      | 5,22 | 0,1207      |
| Mãe-filha | 190                      | 5,47 | 0,1296      |
| Média     | 738                      | 5,28 | 0,0565      |

O IEG médio para caprinos é de 2,3 anos (LEÓN et al., 2005), no entanto, em rebanhos alvo de programas de melhoramento, esse valor tende a ser menor, principalmente pela via paterna. Tal fato ocorre devido à breve permanência dos animais dentro do rebanho somado a entrada precoce desses animais na vida reprodutiva. Esses dois fatores promovem o intervalo entre gerações menores.

O IEG médio obtido foi de 5,28 anos, esse resultado já era esperado, pois como os animais estudados pertencem a um núcleo de conservação, os intervalos de gerações tendem a ser mais elevados. Isso ocorre porque os animais são mantidos no rebanho pelo maior tempo possível, principalmente aqueles considerados fundadores, como forma de garantir sua maior participação na constituição genética da população. No entanto, tal medida precisa estar associada a um bom manejo reprodutivo, através do controle dos acasalamentos, evitando assim aumentos da consanguinidade. LIMA et al.(2007) em estudos com caprinos nativos no Brasil, relataram IEG médio de 3,01 anos, valor bem abaixo do encontrado no presente trabalho.

Deve-se ressaltar que os valores dos intervalos entre gerações apresentados podem estar superestimados devido à ausência dos registros de nascimentos entre os anos de 1996 e 1997, já discutidos anteriormente.

## 5. CONCLUSÕES

O uso de alguns animais de forma mais intensa contribuiu pra a baixa representação dos animais fundadores no *pedigree* do rebanho ao longo das gerações.

O efeito de gargalo genético é observado devido ao baixo número de animais ancestrais que contribuíram para fundação do rebanho estudado.

Os valores das estatísticas F de Wright indicam a existência de subdivisão da população promovido pelo uso excessivo de algumas linhagens paternas.

Os baixos valores de consangüinidade e parentesco médio podem ser úteis para o estabelecimento de um plano de gestão genética para o rebanho.

## 6. RECOMENDAÇÕES

Baseado nos resultados obtidos no presente estudo é possível estabelecer um plano de gestão para o rebanho. Esse plano deve partir do princípio de que os valores de  $N_e$  obtido ao longo dos foram equilibrados e adequados, conforme os critérios definidos pela Organização Mundial para Agricultura e Alimentação (FAO). Outro aspecto importante a ser considerado se refere aos baixos níveis de consangüinidade, o que permite planejar bem os acasalamentos levando em consideração principalmente os valores de AR individuais, dando prioridade aos animais que apresentam menores valores.

A subdivisão do rebanho pode ser evitada pelo uso equilibrado de reprodutores das diferentes linhagens. Isto é possível uma vez que, boa parte da variabilidade genética do rebanho se dá pelas diferenças individuais.

Objetivando a exploração máxima da variabilidade individual, os animais deverão permanecer no rebanho o maior tempo possível. Tal atitude possibilitará a máxima contribuição dos animais fundadores, promovendo com isso aumentos no IEG do rebanho. Porém essa medida exige um controle muito mais rigoroso da consanguinidade.

Por se tratar de uma população única cujas características de adaptação ao meio em que vivem são comprovadas, a criação e multiplicação desses animais por outros criadores devem ser incentivadas além da introdução de reprodutores oriundos de outros rebanhos, porém da mesma raça.

De acordo com atual estado de conservação do rebanho a adoção das recomendações feitas permitirá o aumento do número de animais e manutenção da variabilidade genética na população ao longo dos anos, garantido a sua conservação.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALDERSON, L. A system to maximize the maintenance of genetic variability in small population. In: **Genetics conservation of domestic livestock**. Wallingford: C.A.B International, v.2, p.18-29. 1992

ALMEIDA, M; J; O. **Caracterização de caprinos da raça Marota no Brasil**. Areia: UFPB, 2007, 150p. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Centro de Ciências Agrárias/Universidade Federal da Paraíba, Areia, 2007.

ALVAREZ, I.; ROYO, L.J.; GUTIÉRREZ, J.P.; FERNÁNDEZ, I.; ARRANZ, J.J.; GOYACHE, F. Genetic diversity loss due to selection for scrapie resistance in the rare Spanish Xalda sheep breed. **Livestock Science**, 2008.

ANUALPEC. **Anuário da Pecuária Brasileira**. São Paulo: Instituto FNP, 2008. 332p.

ARAÚJO, A, B. de. À margem da caprinocultura cearense. **Pecuária**, v.19, n.89, p.21-22. 1979.

BODÓ, I. Methods and experiences with in situ preservation of farm animals. In: **Animal Genetics Resources**, Roma: FAO, 1990, p. 85-102.

BOICHARD D, MAIGNEL L, AND VERRIER, E. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. **Genetic Selection Evolution**, n.29, p. 5-23, 1997.

CABALLERO A, TORO M.A. Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the management of conserved populations. **Genetics Research Cambridge**, n.75, p. 331-343. 2000.

CABALLERO A, TORO M. A. Analysis of genetic diversity for the management of conserved subdivided populations. **Conservation Genetics**, n.3, p. 289-299. 2002.

CAPRISTANO, A.J. **Capítulos da história colonial: 1500-1800 e os caminhos antigos e povoamento do Brasil**. Editora Universidade de Brasília, Brasília. 1982, 410 p.

CARDELINO, R; ROVIRA. **Mejoramiento Genético Animal**. Montevideo, p.253, 1987.

CARVALHO, J. H. de. Conservação de recursos genéticos de animais domésticos do Nordeste. In: CONGRESSO NORDESTINO DE PRODUÇÃO ANIMAL, 2. Teresina. **Anais...** Teresina: Sociedade Nordestina de Produção Animal; Embrapa Meio Norte, 2000, v. 1, p.65-70.

CAVALHEIRO, R.; PIMENTEL, E. C. G. Endogamia: possíveis consequências e formas de controle em programas de melhoramento de bovinos de corte. In: GEMPEC - WORKSHOP EM GENÉTICA E MELHORAMENTO NA PECUÁRIA DE CORTE, II. **Anais...** Jaboticabal: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias/UNESP. 2004. (CD-ROM).

CHARKRABORTY, R.; DANKER-HOPFE, H. Analysis of population structure: a comparative study of different estimators of Wright's fixation indices. **Handbook of statistics**, 1991.

CERVANTES, I.; MOLINA A.; GOYACHE F.; GUTIÉRREZ J.P.; VALERA, M. Population history and genetic variability in the Spanish Arab Horse assessed via pedigree analysis. **Livestock Science**, v.113, p. 24-33. 2008.

CERVANTES, I. **Estructura genética del caballo de pura raza árabe español y su influencia en razas derivadas**: aplicación de nuevas metodologías en el cálculo del tamaño efectivo. Madrid: Facultad de Veterinaria, 2008, 180p. Tesis (Doctoral Producción Animal)- Facultad de Veterinaria/ Universidad Complutense de Madrid, 2008.

CRUZ, C. D. **Princípios da genética quantitativa**. Viçosa: UFV, 2005. 394 p.



DIAS, I.M.G.; BERGMANN, J.A.G.; REZENDO, A.C.; CASTRO, G.H.F. Formação e estrutura populacional do equino brasileiro de hipismo. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 52,n.6,p.647-654, 2000.

DOMINGUES, O. ; SANFORD, P.; MELO, J.M.; et al. Preservação e seleção de raças nativas de gado do Nordeste. Fortaleza. Seção de fomentos da Agricultura (Boletim técnico), 1954, 28p.

DOMINGUES, O. **A cabra na paisagem do Nordeste**. Fortaleza: Secção de Fomento Agrícola do Ceará, 1955, 55p.

DOMINGUES, O. **Introdução a Zootecnia**, 3ª ed. Rio de Janeiro: Serviço de informação agrícola, 1968, 369p.

EDING, H. ; MEUWISSEN, T.H.E. Marker-based estimates of between and within population kinships for the conservation of genetic diversity. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, n.118, p.141-59, 2001.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T. F.C. **Introduction to Quantitative Genetics**. Longman, Harlow. 1996.

FAO. 1998. **Secondary Guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans: Management of small populations at site**. Rome FAO, 1998. 215 p.

FARIA, F.J.C.; VERCESI FILHO, A.E.; MADALENA, F.E.; JOSAHKIAN, L.A. Parâmetros populacionais de rebanho Sindi registrados no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, p. 1989-1994, 2001a.

FARIA, F.J.C.; VERCESI FILHO, A.E.; MADALENA, F.E.; JOSAHKIAN, L.A. Parâmetros populacionais do rebanho Gir Mocho registrado no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, p.1984-1988, 2001b. (Suplemento).

FERNÁNDEZ, M.; JUSTO, J.R.; RIVERO, C.J.; ADÁN, S.; ROIS, D.; LAMA, J. Análisis de la información genealógica en las razas bovinas morenas gallegas. **Archivos de Zootecnia**, n. 56, p. 607-615, 2007.

FIGUEIREDO, E. H. P. de. Recursos genéticos e programas de melhoramento na espécie caprina no Brasil. In: Congresso Brasileiro de reprodução Animal, 7. 1987, Belo Horizonte, **Anais...**São Paulo: Fundação Cargill, 1988.

GAMA, L. T. **Melhoramento Genético Animal**. Lisboa, Editora Escolar, 2002, 306p.

GOYACHE, F; GUTIÉRREZ, J.P; FERNÁNDEZ, I; GÓMEZ, E; ALVAREZ, I; DÍEZ, J; ROYO, L. J. Using pedigree information to monitor genetic variability of endangered populations: the Xalda sheep breed of Asturias as an example. **Journal Animal Breeding Genetics**, n.120, p. 95-103, 2003.

GUTIÉRREZ, J.P.; ALTARRIBA, J.; DÍAZ, C.; QUINTANILLA, R.; CAÑÓN, J.; PIEDRAFITA, J. Genetic analysis of eight Spanish beef cattle breeds. **Genetic Selection Evolution**, n.35, p. 43–64, 2003.

GUTIÉRREZ J.P.; MARMI, J.; GOYACHE, F.; JORDANA, J. Pedigree information reveals moderate to high levels of inbreeding and a weak population structure in the endangered Catalanian donkey breed. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, n.122, p. 378-386, 2005.

GUTIÉRREZ, J.G.; GOYACHE, F. ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, n.122, p. 172-176, 2005.

GUTIERREZ, J. P.; FERNANDEZ, I.; ÁLVAREZ, I.; ROYO, L. J.; PÉREZ-PARDAL, L.; GOYACHE, F. Cálculo del tamaño efectivo a partir de varianzas familiares: ejemplos en la oveja Xalda y poni Asturcón. Disponível em: <http://acteon.webs.upv.es/CONGRESOS/AIDA%202007/GUTIERREZ.pdf>

Acessado em: 12/01/2009.

HALL, S. J. G.; BRADLEY, D. G. Conserving livestock breed biodiversity. **Trends Ecology Evolution**, v. 10, n. 7, p. 267-270, 1995.

HILL, W.G. Effective size of populations with overlapping generations. *Theoretical population biology*. v. 3,n.3, p.278-288.

HILL, W.G. A note on effective population size with overlapping generations. **Genetics**, n.92, p. 317-322, 1979.

JAMES J. W. Computation of genetic contributions from pedigrees. **Theoretical and Applied Genetics**, n. 42, p. 272-273, 1972.

JAMES, J. W. A note on selection differentials and generation length when generations overlap. **Animal Production**, n.24, p.109-112, 1977.

LAAT, D. M. **Contribuição genética dos fundadores e ancestrais na raça Campolina**. Belo Horizonte: UFMG, 2001. Dissertação (Mestrado)-Universidade Federal de Minas Gerais, 2001.

LACY, R. C. Analysis of founder representation in pedigrees: founder equivalents and founder genome equivalents. **Zoo Biology**, n. 8, p. 111–123, 1989.

LEÓN, J.M.; LOZANO, J. M.; MARTÍNEZ, E.; MARTÍNEZ, A.; CABELLO, A.; et al. Análisis demográfico de la cabra granadina como base para el desarrollo de su esquema de selección. **Archivos de Zootecnia**, n.54, p. 311-315. 2005.

LIMA, P. J.S.; SOUZA, D. L.; PEREIRA,G.F.; TORREÃO, J.N.C; et al. Gestão genética de raças caprinas no estado da Paraíba. **Archivos de Zootecnia**,n.56 (sup.1), p.623-626. 2007.

LUSH, J. L. **Animal breeding plans**. Ames: Iowa State College, 1945, 443p.

MAcCLUER, J., BOYCE, B., DYKE, L., WEITZKAMP, D., PFENNING, A., PARSONS, C. Inbreeding and pedigree structure in Standardbred horses. **Journal Heredity**, n.74, p. 394-399, 1983.

MAIGNEL L, BOICHARD D, VERRIER E. Genetic variability of French dairy breeds estimated from pedigree information. **Interbull Bull**, n.14, p. 49-54, 1996.

MALHADO, C. H. M.; RAMOS, A. A.; CARNEIRO, P. L. S.; AZEVEDO, D. M. M. R.; et al. Melhoramento e estrutura populacional em bubalinos da raça Mediterrâneo no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.43, n. 2, p. 215-220, 2008.

MENEZES, M.P. **Caracterização Genética de Cabras Brasileiras Utilizando Microssatélites**. Areia:UFPB, 2005, 133p. Tese (Doutorado em Produção Animal) – Departamento de Zootecnia/Universidade Federal da Paraíba, Areia, 2005.

MEUWISSEN, T. H. E.; LUO, Z. Computing inbreeding coefficients in large populations. **Genetic Selection Evolution**, v.24, p. 305-313. 1992.

NEOPANE, S. P.; POKHAREL, P. K. Genetic gain in selected herds of Khari goats over generations in Nepal. Disponível em: <http://agtr.ilri.cgiar.org/Casestudy/khari/pdf/Khari1.pdf>

Acessado em: 10/02/2009.

NEI, M. **Molecular Evolutionary Genetics**. Columbia University Press, New York, 1987, 512 p.

OLIVEIRA, J. C. V. **Diversidade genética em caprinos**. Recife: UFRPE, 2007, 104p. Tese (Doutorado em Produção Animal). Departamento de Zootecnia/Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife, 2007.

PAIVA, S.R.; BARRETO, G.B.; SOUZA, C.J.H. Uso de marcadores moleculares como ferramenta no manejo reprodutivo de um rebanho de conservação. In: Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal, VII, 2008. **Anais...** São Carlos:Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal. p. 1-4, 2008.

PEREIRA, J.C.C. Melhoramento genético aplicado a produção animal. FEPMVZ. Editora, Belo Horizonte, 2004. 609p.

POGGIAN, C. F. **Variabilidade genética e endogamia na população Guzerá sob seleção para a produção de leite**. Juiz de Fora: ICB/UFJF, 2008, 58p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas)- Instituto de Ciências Biológicas/Universidade Federal de Juiz de Fora, 2008.

QUAAS R. L, Computing the diagonal elements of a large numerator relationship matrix. **Biometrics**, v.32, p.949-953, 1976.

REIS FILHO, J. C. **Endogamia na raça Gir**. Viçosa: UFV, 2006, 49p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento)- Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2006.

RIBEIRO, M. N.; PIMENTA FILHO, E. C. Impacto de la Introducción de razas europeas a Brasil sobre la producción caprina. In: REUNIÓN NACIONAL SOBRE CAPRINOCULTURA, XVIII, 2003, Puebla: Benemerida Universidade Autonoma de Puebla, p. 215- 223, 2003.

RIBEIRO, M. N.; BERMEJO, J. V. D. ; et al. **Conservação de raças caprinas nativas do Brasil: histórico, situação atual e perspectivas**. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 2004. 62p.

ROCHAMBEAU, H.F, FOURNET-HANOCQ and KHANG, J. V. T. Measuring and managing genetic variability in small populations. **Animal Zotech.**, n. 49, p.77-93. 2000.

ROYO, L. J.; ÁLVAREZ, I.; GUTIÉRREZ, J. P.; FERNÁNDEZ, I.; GOYACHE, F. Genetic variability in the endangered Asturcón pony assessed using genealogical and molecular information. **Livestock Science**, n.107, p. 162-169. 2007.

SANTOS, R. **A cabra e a ovelha no Brasil**. Editora Agropecuária Tropical Ltda. Uberaba – MG. Minas Gerais, 2003. 479p

SILVA, M.V.G.B. DA, ABREU, U.G. DE; COBUCI J.A. ; SERENO, J.R.B.; FERREIRA, W.J.; OLIVEIRA, P.R.P. Estimación de la variabilidad genética a través de la genealogía en el ganado vacuno Mantiqueira. **Archivos de Zootecnia**, n.56 (214), p.265-268. 2007.

VALERA, M.; MOLINA, A.; GUTIÉRREZ, J.P.; GÓMEZ, J.; GOYACHE F. Pedigree analysis in the Andalusian horse: population structure, genetic variability and influence of the Carthusian strain. **Livestock Production Science**, n. 95, p. 57–66, 2005.

VAN DER WERF, J.; KINGHORN, B. Quantitative genetics in animal breeding. Course notes. FCAV-UNESP: Jaboticabal. 2001.

VERCESI FILHO, A. E.; FARIA F. J. C.; MADALENA, F. E.; JOSANKIAN, L. A. Estrutura populacional do rebanho Indubrasil registrado no Brasil. **Archivos Latinoamericano de Producción Animal**, v.10, n.2, p.86-92. 2002.

WRIGHT, S. Mendelian analysis of the pure breeds of livestock. The measurement of inbreeding and relationship. **Journal of Heredity**, v.14, p.339-348, 1923.

WRIGTH, S. Evolution in Mendelian populations. **Genetics**, v.16, p.97-159. 1931.

WRIGHT S. **Evolution and the genetics of populations**: Vol. 4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press: Chicago. USA, 1978.