

TAMANHO EFETIVO POPULACIONAL¹

Orlando Peixoto Morais²

1. INTRODUÇÃO

A seleção recorrente é um processo dinâmico e contínuo de aumento das freqüências dos genes favoráveis da população. O limite teórico é representado pela fixação dos alelos favoráveis, que na prática, dificilmente é conseguida (Paterniani & Miranda Filho, 1987).

Ao se praticar a seleção, uma amostra da população, identificada como de maior valor genético que a média da população, em relação aos objetivos em mente, é utilizada para reprodução e formação da população melhorada, base para o novo ciclo. É justamente a escolha dos reprodutores da nova população (melhorada) a fase crítica de todo processo. Aqui o melhorista deve não apenas selecionar os melhores indivíduos, tendo em vista os seus objetivos, mas também precaver-se no sentido de evitar a perda de genes que contribuem positivamente para o melhor desempenho geral da população. Mesmo quando a seleção se relaciona com característica monogênicas ou oligogênicas, deve-se utilizar uma amostra suficientemente grande da população para garantir, não apenas a caminhada no sentido pretendido, mas também a presença de alelos favoráveis da população para todas as outras características de interesse nas suas freqüências originais, ou próximo delas.

O processo de amostragem sempre provoca uma certa oscilação da freqüência gênica, podendo o melhorista até perder alelos favoráveis, na sua ânsia de aumentar as suas freqüências ou até mesmo de fixá-los. Diz-se que um alelo é fixado, quando as suas outras formas alelomórficas são eliminadas da população, ou seja quando sua freqüência torna igual a unidade ($p = 1,0$).

A probabilidade de fixação, $u(p)$, de um alelo favorável sem dominância pode ser estimada, recorrendo-se a fórmula original de Crow & Kimura (1970), desde que se conheça seu coeficiente seletivo(s) e sua freqüência inicial (p_0) na população:

$U(p) = (1 - e^{-N_e s p_0}) / (1 - e^{-N_e s})$, em que e é a base dos logaritmos neperianos ($e = 2,7183$) e N_e é o tamanho efetivo populacional. Para um alelo com estas características e com $s = 0,3$, a Tabela 1 mostra a probabilidade de sua fixação em quatro populações de diferentes tamanhos efetivos (10, 30, 50 e 70) e com três freqüências gênicas iniciais (0,50, 0,10 e 0,01). Vê-se, pois que a probabilidade de fixação do alelo é altamente dependente do tamanho da população selecionada e de sua freqüência inicial. Para $p_0 = 0,5$, por exemplo, e tamanho efetivo igual a 50, normalmente utilizado em programas de melhoramento, a probabilidade de perda do alelo é inferior a 0,1%. Se p_0 for de 1%, todavia, a utilização de $N_e = 50$, assegura apenas, 13,93% de chance de fixação do alelo, ou seja, a probabilidade de perdê-lo é muito maior, 86,07%.

¹ Trabalho apresentado no I Taller Internacional sobre Seleção Recorrente em Arroz. Goiânia, GO, 13 a 17 de março de 1995.

² EMBRAPA/CNPAF, Caixa Postal 179, 74001-970, Goiânia, GO.

Para $p_0=0,01$, necessita-se utilizar $N_e=1000$, para garantir cerca de 95% de probabilidade de fixação. Se $p_0=0,10$, contudo, um $N_e=100$ já asseguraria igual chance de retenção do alelo na população sob melhoramento.

VENCOYSKY (1987) comenta que o tamanho da amostra selecionada depende da estratégia do melhorista, devendo-se manter N_e elevados, se sua seleção recorrente for planejada a longo prazo. Desta forma, além de selecionar, procura-se evitar a perda aleatória de alelos favoráveis.

Tamanho efetivo (N_e) nem sempre corresponde ao número físico de progênies selecionadas para reproduzir a geração seguinte. Conforme salientam Hallaver & Miranda Filho (1981); e Fehr (1987), N_e é uma medida relativa, dependente do nível de endogamia dos parentais que são inter cruzados e do número de gametas que cada sexo contribui para próxima geração. Habilidade em estimar o tamanho efetivo de cada subpopulação sob seleção deve ser uma das mais importantes características de qualquer melhorista envolvido com seleção recorrente. Procurar-se-á, aqui apresentar procedimentos simples e direto de estimação de tamanho efetivo populacional, para quaisquer categorias de unidade de recombinação. Antes disso, porém, serão discutidas alguns aspectos relacionados com: (1) efeitos da amostragem sobre a variação da frequência gênica e sua relação com o tamanho da amostra; (2) nível de endogamia como função do tamanho da população; e, finalmente, (3) a estimação do tamanho efetivo por meio do conhecimento do incremento na endogamia da população, resultante do número de unidades de avaliação selecionadas e utilizadas para reproduzir a próxima geração.

2. AMOSTRAGEM E FREQUÊNCIA GÊNICA

Toda vez que se amostra uma população, retirando-lhe uma subpopulação, dificilmente a frequência gênica da amostra coincide com a da população original. E quanto menor o tamanho da amostra, maior será a probabilidade de se observar diferenciais maiores entre as frequências gênicas da amostra e da população original, embora se espere que estas duas frequências coincidam. Para se entender melhor este processo dispersivo, suponha que se retirem várias amostras de tamanho finito N de uma população de tamanho "infinito" (N_0), com frequência gênica p_0 , para um alelo A . Suponha ainda que esta população seja estável, em equilíbrio de Hardy-Weinberg, e que esteja na ausência de seleção, mutação e migração. Quando se considera uma amostra qualquer, a frequência do alelo A pode variar de 1,0 a 0,0 (ambos muito pouco prováveis) passando pelo valor esperado p_0 (mais provável).

Considerando as duas formas alélicas A e a , as frequências gênicas (p_1) das amostras, cada uma com $2N$ alelos, seguem a distribuição binomial, ou seja frequência de A ou de $a \sim [p_0(A)+q_0(a)]^{2N}$, que sabidamente tem média p_0 e variância $p_0q_0(1/2N)$, ou seja:

$$E(p_1) = p_0 \quad \text{e} \quad \sigma_{p_1}^2 = p_0q_0(1/2N)$$

Seja, ainda, $\Delta p = p_1 - p_0$. Tem-se

$$\sigma_{\Delta p}^2 = \sigma_{p_1}^2 + \sigma_{p_0}^2 - 2\sigma_{p_1 p_0}$$

Sendo p_0 uma constante (parâmetro populacional), resulta

$$\sigma_{p_0}^2 = 0 \quad \text{e} \quad \sigma_{p_1 p_0} = 0 \quad \text{consequentemente:}$$

$$\sigma_{\Delta p}^2 = \sigma_{p_1}^2 = p_0 q_0 (1/2N) \quad (1)$$

Por isso, Falconer (1987) afirma que a variância de Δp representa a magnitude da mudança na frequência gênica resultante do processo dispersivo, expressando a variância da frequência gênica que seria encontrada entre as várias amostras. Seu efeito é uma dispersão das frequências gênicas entre as amostras.

A equação (1) mostra que a dispersão esperada entre as frequências gênicas das várias amostras depende da frequência gênica inicial da população e do tamanho da amostra, sendo que, para um determinado tamanho amostral, a dispersão é maior para genes com frequências intermediárias (valor máximo de $p_0 p_0$).

A Figura 1 mostra a dispersão esperada das frequências gênicas para três tamanhos de amostra 5, 10 e 50, considerando $p_0=0,5$. Percebe-se que as probabilidades de se obterem amostras com $p < 0,35$, por exemplo, situam-se em torno 0,5%, 3% e 16%, respectivamente, para os tamanhos amostrais de 50, 10 e 5. Em todos os casos, contudo, a probabilidade de fixação de alelos, num primeiro ciclo de amostragem é praticamente nula para os três casos estudados. Para $N=5$ e $p_0=0,5$, a probabilidade de fixação de qualquer um dos alelos é

$$C_{10}^0 p_0^0 q_0^{10} = C_{10}^{10} p_0^{10} q_0^0 = (0,5)^{10} = 9,76.10^{-4}$$

Para valores extremos de p_0 , a situação se altera completamente, sendo altas as probabilidades de perda e de fixação de alelos (Tabela 2).

Para alelos de frequência muito baixa ($p_0 = 0,01$, por exemplo), a probabilidade de perdê-los é alta, mesmo com os tamanhos efetivos populacionais normalmente recomendados nos programas de seleção. Quando p_0 é da ordem de 0,01, devem-se utilizar tamanhos amostrais superiores a 230 indivíduos, para que a probabilidade de perder o alelo seja inferior a 1%, pois:

$$C_{2N}^0 p^0 q^{2N} = (1-0,01)^{2N} = 0,01$$

Aplicando logarítmo, tem-se

$$N = \log 0,01 / 2 \log 0,99 \therefore N = 229,11$$

3. NÍVEL DE ENDOGAMIA COMO FUNÇÃO DO TAMANHO POPULACIONAL

Viu-se, na seção anterior, que quanto menor o tamanho de uma amostra da população, maior a probabilidade de sua frequência gênica apresentar diferenças maiores em relação a frequência observada na população original. Crescem as diferenças entre as amostras, à medida que estas diminuem de tamanho. Se estas amostras são perpetuadas sempre em tamanhos pequenos, deixando o acasalamento ocorrer apenas dentro das amostras, observa-se que as dissimilaridades entre os indivíduos dentro dos grupos ou amostras se reduzem, enquanto se amplia a variação genética intergrupos.

Numa população de indivíduos bissexuais todo indivíduo tem 2^t ancestrais, considerando t gerações passadas (dois pais, quatro avós, oito bisavós etc). Qualquer par de indivíduos deve, portanto, estar relacionado com um ou mais ancestrais comuns num passado mais ou menos distante e, quanto menor for o tamanho da população, em gerações anteriores, menos distantes estarão esses ancestrais comuns. Portanto, quanto menor for o tamanho da população, maior será o grau de parentesco médio observado dentro da população e maior será o acasalamento entre indivíduos relacionados por ascendência, ou seja, maior será a endogamia (Falconer, 1987).

Coefficiente de endogamia de um indivíduo é a probabilidade de dois alelos tomados ao acaso de qualquer um de seus loci gênicos serem idênticos por ascendência. Se se considera uma população de acasalamento ao acaso (incluindo autofecundação), o coeficiente de endogamia de um indivíduo corresponde ao grau de parentesco médio da população de onde se originou, ou seja, corresponde à probabilidade de dois gametas tomados ao acaso da população paterna portarem alelos idênticos por ascendência. Esse coeficiente de parentesco médio, como se vê acima, é função do tamanho da população.

Para se relacionar o coeficiente de endogamia com o tamanho da população e, por consequência, com o processo de dispersão da frequência gênica, necessita-se definir uma população ideal, considerada como base ou de referência. Seja esta uma grande população diplóide, de acasalamento ao acaso, não endogâmica e na ausência dos processos que alteram a frequência gênica (mutação, migração, seleção e oscilação genética). Considere, agora, que gametas oriundos de uma amostra aleatória de N indivíduos da população base se unam para formar uma nova população de tamanho finito. Essa amostra de gametas paternos, logicamente, carrega, para cada loco, $2N$ diferentes categorias de alelos, que não são idênticos por ascendência, pois por definição a população ideal tem coeficiente de parentesco médio nulo. Observe que o número de gametas em consideração é um múltiplo de $2N$, pois cada indivíduo pode produzir inúmeros gametas.

A partir destas suposições, pode-se estimar o coeficiente de endogamia da população resultante. Cada gameta tem a probabilidade de $\frac{1}{2N}$ de unir-se com outros do mesmo tipo e de $1 - \frac{1}{2N}$ de unir-se com outros de origem distinta. No primeiro caso, o coeficiente de endogamia seria igual a unidade e, no segundo, não ocorreria endogamia. Logo, o coeficiente médio de endogamia da população resultante será:

$$F_1 = (1/2N) \cdot 1 + [1 - (1/2N)] \cdot 0$$

$$F_1 = 1/2N. \quad (2)$$

Comparando as equações (1) e (2), percebe-se que a variância da frequência alélica entre as amostras de uma população é proporcional ao coeficiente de endogamia que se observa dentro de cada subpopulações resultantes das amostragens, ou seja

$$\sigma_p^2 = p_0 q_0 F \quad (3)$$

Assim, quanto menor a amostra, maior a chance de acasalamento entre parentes dentro da subpopulação derivada, maior o coeficiente de endogamia gerado e, por consequência, maior a dispersão gênica entre as subpopulações, aumentando a probabilidade de perda de alelos favoráveis por deriva ou oscilação genética. Essa probabilidade de perda de alelos favoráveis aumenta-se progressivamente com as sucessivas re-amostragens da população. Suponha que sempre se utilize o mesmo número de paternos para gerar a população seguinte. Para se estimar o coeficiente de endogamia F_2 da segunda geração, considere que com probabilidade F_1 os gametas da população P_1 (primeira geração) são idênticos por ascendência, gerando descendentes com $F_2=1$, e com probabilidade $1-F_1$, são independentes, resultando em $F_2 = \frac{1}{2N}$, como se viu anteriormente.

Logo,

$$F_2 = F_1 \cdot 1 + (1-F_1) \frac{1}{2N}$$

ou, re-arranjando esta expressão

$$F_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) F_1 \quad (4)$$

$$F_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \frac{1}{2N} \quad (5)$$

Por analogia à expressão (5), tem-se para a geração 3:

$$F_3 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) F_2$$

ou, recorrendo a equação (4)

$$F_3 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \left[\frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \frac{1}{2N} \right], \text{ ou}$$

$$F_3 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^2 \frac{1}{2N},$$

Para uma geração t, qualquer, chegar-se-ia a seguinte expressão:

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^2 \frac{1}{2N} + \dots + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^{t-1} \frac{1}{2N}, \text{ ou}$$

$$F_t = \frac{1}{2N} \left[1 + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^2 + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^3 + \dots + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^{t-1} \right] \quad (6)$$

Na equação (6), o que se encontra entre parênteses corresponde a soma dos termos de uma progressão geométrica, com

$$A_1 = 1 \quad (\text{primeiro termo});$$

$$q = 1 - \frac{1}{2N} \quad (\text{razão}); \text{ e}$$

$$n = 1 \quad (\text{número de termos})$$

Recorrendo à expressão de soma dos termos de uma progressão geométrica (limitada),

$$S = a_1(q^n - 1)/(q - 1), \text{ tem-se}$$

$$F_t = \frac{1}{2N} \left\{ 1 \left[\left(1 - \frac{1}{2N}\right)^t - 1 \right] / \left[\left(1 - \frac{1}{2N}\right) - 1 \right] \right\}, \text{ ou}$$

$$F_t = 1 - \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^t \quad (7)$$

Com a equação (7), pode-se estimar diretamente, o coeficiente de endogamia em qualquer geração, quando se mantém N constante. Para N=50, tem-se na décima geração:

$$F_t = 1 - \left(1 - \frac{1}{2 \cdot 50}\right)^{10} = 0,0956$$

Para um alelo p com frequência de 10% na população original, tem-se:

$$\sigma_{p_{10}}^2 = p_0 q_0 F_{10} = (0,10) \cdot (0,90) \cdot (0,0956)$$

$$\sigma_{p_{10}}^2 = 8,604 \cdot 10^{-3}$$

$$DP(p_{10}) = 0,0927$$

Como se vê, o desvio padrão de p_0 tem magnitude semelhante ao de p_0 . Como o intervalo de média ± 1 desvio padrão encerra cerca de 68,2% das observações, conclui-se que a probabilidade de perder o alelo em questão até a 10ª geração é de cerca de 16%, pois

$$\frac{1}{2} (100 - 68,2) = 15,9.$$

A equação (3), $\sigma_p^2 = p_0 q_0 F$ deve ser sempre considerada nas atividades de melhoramento populacional. O melhorista precisa sempre procurar os indivíduos de melhor valor genético, mas que sejam pouco relacionados geneticamente entre si, para não restringir sua base genética. A diversidade entre as unidades de recombinação deve constituir uma preocupação constante do melhorista nos sucessivos ciclos de seleção. Se se selecionam indivíduos aparentados, aumenta-se a endogamia da população melhorada, ampliando as chances de perda de alelos favoráveis e restringindo a variabilidade genética da população em uso. Loci ocupados por alelos idênticos por ascendência são inefetivos como fonte de nova variabilidade durante o processo de recombinação gênica ('crossing-over') e, com menos variabilidade, reduzem-se os ganhos devido à seleção. O desafio de quem desenvolve a seleção recorrente é aumentar, no decorrer do processo seletivo, a frequência de loci ocupados por alelos favoráveis, mas, se possível, sempre independentes, ou seja, que não tenham se originado da duplicação de um mesmo alelo em gerações anteriores.

4. ESTIMAÇÃO DO TAMANHO EFETIVO

Para se proceder a seleção em uma população, precisa-se, naturalmente, avaliar os seus indivíduos, em relação às características objeto de melhoramento. Essa avaliação pode se basear no desempenho de seus indivíduos ou de suas progênes, que podem se originar de diversas formas. De qualquer maneira, o que se procura, em todos os casos, é estimar o valor genético dos indivíduos selecionados, tendo em vista as características de interesse. Feita a avaliação, uma das mais importantes questões com que se depara o melhorista é a decisão sobre quais indivíduos devem ser escolhidos para fornecer o maior ganho possível sem, contudo, reduzir o potencial da população melhorada para continuidade do programa de melhoramento. Para uma mesma quantidade de indivíduos avaliados, quanto menor o grupo selecionado, maior será o diferencial de seleção e, conseqüentemente, maior será a resposta à seleção obtida no ciclo de seleção em consideração. Viu-se, contudo, nos itens anteriores, que, reduzindo-se o tamanho do grupo selecionado, aumenta-se de forma progressiva as chances de perda de alelos favoráveis, por oscilação genética, e a endogamia média da população melhorada. Esta se apresentará com menos variabilidade genética no próximo ciclo e, conseqüentemente, com menor potencialidade para a continuação do programa de seleção.

Para uma determinada quantidade de unidades de avaliação utilizadas, a intensidade de seleção depende basicamente da constituição genética das correspondentes unidades de recombinação. Exemplo. Se as unidades de recombinação são famílias de irmãos completo, percebe, facilmente, que apresentam um conjunto gênico, proveniente dos dois paternos, maior que cada um desses paternos ou de qualquer progênes deles derivadas por autofecundação. Pode-se, nesse caso, utilizar uma intensidade de seleção mais forte quando se utilizam famílias de

irmãos completos, do que quando se usam famílias S_1 ou $S_{0:m}$, para qualquer valor de m . É compreensível, portanto, que o potencial de uma população em melhoramento para prosseguir-se como base para os sucessivos ciclos de seleção depende do número de unidades de recombinação utilizadas para reproduzi-la como também do conteúdo gênico das mesmas. Para compreender o significado de tamanho efetivo que, como já se disse, é uma medida relativa, considere a seguinte situação: sejam duas ou mais amostras populacionais de tamanhos físicos distintos, ou seja, com diferentes números de indivíduos. Elas terão o mesmo tamanho efetivo se produzirem o mesmo incremento de endogamia, quando submetidas, individualmente, ao acasalamento ao acaso, à semelhança da população ideal.

E como na população ideal, os indivíduos das amostras devem ser consideradas de origem independentes, ou seja, sem nenhum grau de coanscentralidade entre os mesmos. Indivíduos, aqui, corresponde à unidade de recombinação que pode ser indivíduos propriamente dito, no caso da seleção massal, ou os diferentes tipos de família, se a seleção for baseada nesse tipo de unidade de avaliação. Assim, o ponto de referência na definição de tamanho efetivo (medida relativa) é a população ideal (hipotética), apesar de que nessa população jamais se observariam indivíduos endogâmicos.

Para se definir o tamanho efetivo de uma população real (ou de uma amostra selecionada), portanto, basta conhecer o número físico de indivíduos (ou de unidades selecionadas), seu coeficiente de endogamia e sua constituição genética, ou seja, se se trata de indivíduos propriamente ditos ou de famílias. Quando se pratica a seleção massal de plantas férteis de arroz, por exemplo, normalmente, se utilizam, na recombinação, as famílias S_1 derivadas. Isto, contudo, não tem nenhum efeito sobre o tamanho efetivo da população melhorada, pois as famílias S_1 possuem os mesmos alelos da planta S_0 original. O grau de parentesco de uma família S_1 com ela mesma é idêntico ao da planta S_0 com ela (planta) mesma. Para efeito de geração de variabilidade na população melhorada a utilização da família S_1 como parental, no lugar da planta S_0 , é até vantajosa, pois dá-se mais oportunidade de recombinação "interna", com o processo de autofecundação da planta original.

Conhecidas as características acima mencionadas da população real, deve-se, para estimar o seu tamanho efetivo:

- a) Calcular o coeficiente de endogamia da sua descendência, se se acasalasse inteiramente, ao acaso. Em melhoramento, cada unidade de recombinação deve ser considerado como um parental, individualmente. Supõe-se que os parentais são não aparentados entre si.
- b) Calcular o tamanho N_e da amostra da população ideal, cuja descendência teria uma endogamia semelhante ao estimado para a população real. Esse N_e é o tamanho efetivo da população real (ou amostra selecionada) de tamanho N conhecido.

Na Figura 2 está esquematizado um processo possível de recombinação. Seja a amostra selecionada de tamanho N , onde cada indivíduo em recombinação pode inclusive estar representando uma família. considere um indivíduo j da população melhorada (recombinada) que tem como parental materno a unidade i . Com uma probabilidade $1/N$, o gameta masculino veio do próprio i e com probabilidade $1 - (1/N)$ veio de outro parental, considerado não relacionado geneticamente como i . No primeiro caso, o coeficiente de endogamia resultante corresponde ao parentesco

de i com ele mesmo (r_{ii}), e, no segundo caso, não ocorre endogamia, pois os parentais seriam não aparentados entre si. Nesse caso, coeficiente de endogamia médio da população melhorada seria:

$$F_1 = F = (1/N)r_{ii}$$

Na população real, o mesmo F seria, como já foi mostrado na equação (2),

$$F = 1/2N_e$$

Tem-se, por conseguinte:

$$1/2N_e = (1/N)r_{ii} \quad \text{ou}$$

$$N_e = N/2r_{ii}$$

(8)

Esta é uma fórmula básica, que pode ser utilizada em qualquer caso de organismos bissexuais, em que a autofecundação é também possível de ser considerada.

No caso de populações de arroz, em que se usa a macho esterilidade, pode-se, à primeira vista, imaginar que não há autofecundação, na fase de recombinação. Precisa-se contudo lembrar que a planta macho estéril pode também ser polinizada pelas suas co-irmãs, oriundas por autofecundação. Sabe-se que a endogamia resultante do cruzamento entre duas plantas $S_{n:m}$ e $S_{n:m}$ é idêntica à que se observa na autofecundação do parental comum $S_{n:n}$.

Na Tabela 3 observam-se os valores de coeficientes de parentesco entre os indivíduos dentro de cada uma das três categorias de famílias mais utilizadas em melhoramento de planta. Vê-se que, considerando os parentais de origem na mesma geração de endogamia, os irmãos de autofecundação são sempre duas vezes mais relacionadas entre si que os meios irmãos, e quatro vezes mais que os meio-irmãos.

Utilizando a equação 8 e a Tabela 3, torna-se direto o cálculo do tamanho efetivo para cada categoria de família. Exemplos:

- (a) Se se tem N plantas S_0 ($S_{0:0}$), famílias S_1 (ou $S_{0:1}$) ou, generalizando, $S_{0:m}$ como unidades de recombinação, o tamanho efetivo da população melhorada será:

$$N_e = N/2(1/2) = N$$

Vê-se que, utilizando os coeficientes de parentesco correspondentes (Tab. 3), os tamanhos efetivos para famílias de irmãos completos e de meio irmãos, com parentais comuns em S_0 , seriam $2N$ e $4N$ respectivamente.

- (b) Se a população base encontra-se na segunda geração de autofecundação, por exemplo, ter-se-ia para plantas $S_{2:2}$ ou famílias $S_{2:m}$, $m > 2$, o seguinte tamanho efetivo:

$$N_e = N/2(7/8) = (4/7)N$$

Para famílias de irmãos completos e de meio irmãos, cujos parentais comuns são $S_{2:2}$, os tamanhos efetivos correspondentes seriam $(8/7)N$ e $(16/7)N$, respectivamente.

- (c) Para progênies ou famílias oriundas de parentais totalmente homozigóticos ($F = 1$), os tamanhos efetivos seriam $(1/2)N$, N e $2N$, respectivamente para famílias de autofecundação (a própria linha pura), famílias de irmãos completos e famílias de meio irmãos.

Re-arranjando a equação (8), obtém-se a equação (9) que fornece diretamente o número de unidade de avaliação que devem ser selecionadas para atender determinado tamanho efetivo

$$N = 2N_e r_{1i} \quad (9)$$

Considerando os casos especiais das três categorias de famílias acima mencionadas e utilizando as fórmulas gerais de r_{1i} da Tabela 3, tem-se,

$$\begin{aligned} N &= N_e(1+F_n), \text{ para famílias } S_{n:m}; \\ N &= N_e(1+F_n)/2, \text{ para famílias de irmãos completos;} \\ N &= N_e(1+F_n)/4, \text{ para famílias de meio-irmãos} \end{aligned}$$

A relação de $N_e = N/2$, $N_e = N$ e $N_e = 2N$ para linhas puras, plantas S_0 ou famílias $S_{0:m}$, e famílias de irmãos completos, oriundas de população não endogâmica ($F_{n=0}$) é facilmente compreendido, comparando as constituições gênicas das mesmas. Uma linha pura possui apenas a metade dos alelos presentes na planta S_0 que a originou, enquanto a família de irmãos completos contem todos os alelos presentes nas duas plantas S_0 paternais.

Na Tabela 4 estão relacionadas o número de unidades de avaliação que devem ser selecionadas nos casos de famílias oriundas por autofecundação, famílias de irmãos completos e de meio-irmãos, para atender um tamanho efetivo de 50 ou para um valor qualquer de N_e , previamente estabelecido. Verifica-se que as quantidades de famílias de irmãos completos e de famílias de autofecundação que devem ser selecionadas correspondem, respectivamente, ao dobro e ao quádruplo de famílias de meio-irmãos, considerando os paternais originais no mesmo nível de endogamia.

5. TAMANHOS EFETIVOS ADEQUADOS

Ao iniciar qualquer programa de seleção recorrente, considera-se fundamental uma reflexão sobre os tamanhos efetivos a serem adotados. Tem-se verificado, principalmente em melhoramento de milho, uma tendência generalizada de adoção de tamanhos efetivos pequenos, talvez em função da ânsia de aumentar a pressão de seleção, para se conseguir maiores ganhos no ciclo de seleção em desenvolvimento. De uma maneira geral, adota-se o critério de que programas de seleção a longo prazo devem utilizar tamanhos efetivos (N_e) grandes. Entretanto, se o objetivo (não muito distante da situação atual) deve ser alcançado a curto prazo, pode-se adotar N_e 's menores. Robertson (1960), citado por Hallauer & Miranda Filho (1982), mostra que o ganho total esperado e a "meia-vida" do programa de seleção recorrente são proporcionais ao tamanho efetivo populacional.

Adotando-se tamanhos efetivos pequenos, obtém-se, em função da maior pressão de seleção, respostas mais elevadas, mas, devido a maior frequência de perda de alelos favoráveis (com menos variabilidade genética nas populações melhoradas), mais rapidamente passa-se a obter respostas cada vez menores nos sucessivos ciclos de seleção. Chega-se, muito mais rápido a situação em que os ganhos obtidos com a seleção passam a ser não compensatórios. Quando se adota, por outro lado, N_e 's de valores elevados, os ganhos iniciais (e os posteriores também) são realmente menores, mas a população se mantém responsiva à seleção por um período muito maior, obtendo ganhos totais mais elevados. A Figura 3 exemplifica os dois casos.

Não há uma recomendação definitiva dos tamanhos efetivos que devem ser usados. Baseando-se em informações então disponíveis, Hallauer & Miranda Filho (1982) sugerem que um mínimo de 20 a 30 progênies devem ser utilizadas nas recombinações, embora prefiram o emprego de um número maior. Como cada categoria de progênie tem um determinado N_e é preferível referir-se ao N_e do grupo selecionado. O N_e de 20 progenies, por exemplo, pode variar de 20, se se trata de progênies $S_{0:n}$ a 80, se forem meio-irmãs, que tem uma planta S_0 (considerada não endogâmica) como paternal comum! Pereira (1980), considerando um modelo genético aditivo, concluiu que o tamanho efetivo necessário para se garantir sucesso no processo seletivo depende da estrutura da população, mas seu valor mínimo deve ser, aproximadamente, de 40 para populações de base genética ampla e com frequência alélica intermediária; 25, para populações melhoradas; e de 50 para populações pouco melhoradas.

Esses valores de N_e devem realmente serem considerados como limites mínimos. O valor de N_e é calculado em função apenas do novo incremento de endogamia (ΔF) que surgiria, se o grupo se acasalasse inteiramente ao acaso. Não leva em consideração o grau de parentesco existente entre as unidades básica de avaliação como plantas S_0 (seleção massal) e famílias, etc. Somente quando se pratica seleção dentro de família, é que a coancestralidade entre os indivíduos/família é considerada (Morais, 1992). Assim mesmo mantendo N_e mais elevados, gera-se considerável endogamia com os sucessivos ciclos de seleção. A Tabela 5 evidencia que, para os três valores de N_e utilizados, a endogamia na décima geração é cerca de 10 vezes superior a original. Se se levasse em consideração a endogamia gerada por todas recombinações, ou seja o incremento total da endogamia em relação à população original, o valor do tamanho efetivo se reduziria na razão inversa do incremento da endogamia. Com isso, à medida que desenvolve o processo seletivo, mesmo mantendo N_e 's considerados suficientes, aumenta-se a frequência de loci ocupados por alelos idênticos, em oposição ao objetivo da seleção recorrente que é aumentar a frequência de loci ocupados por alelos favoráveis, porém independentes quanto à origem.

6. PADRONIZAÇÃO DE TAMANHOS EFETIVOS NA COMPARAÇÃO DE MÉTODOS DE MELHORAMENTO

Quando se realiza a comparação de diferentes métodos de seleção que se distinguem principalmente quanto aos tipos de unidades de avaliação, deve-se assegurar tamanhos efetivos constantes para todos os casos. Poder-se-ia concluir, se esta providência não for tomada, que um determinado métodos poderia oferecer respostas mais elevadas, mas poderia, por outro lado, gerar uma população melhorada de potencial inferior (menor variabilidade genética) para continuação do programa de seleção. Sejam quatro estratégias distintas de melhoramento (Tabela 6), baseadas na avaliação de 300:

- (a) Famílias de meio-irmãs autofecundadas (MIS_1). As sementes de uma única planta (paternal comum) não é suficiente para os ensaios de avaliação. Precisam ser multiplicadas e com isso produz-se a família MIS_1 .
- (b) Famílias de irmãos completos autofecundadas (ICS_1)
- (c) Famílias de irmãos S_1 autofecundadas ($S_{0:2}$)
- (d) Linhas puras não aparentadas, ou seja, oriundas de plantas S_0 distintas.

Todas estas unidades de avaliação podem ser obtidas em um ano, partindo-se da população base (recombinada). Para as linhas puras, necessitar-se-ia utilizar cultura de antera (linhas HD's). O ciclo de seleção duraria dois anos (duas ou mais gerações por ano).

As equações de respostas esperadas à seleção utilizadas estimam o valor de linha da população melhoradas, ou seja estima o desempenho geral da população melhoradas em seu estado de plena homozigose. Em busca de simplificação, supor-se-á que o erro entre parcelas será o mesmo para todos os casos e que o modelo de ação gênica para a característica (produção de grãos) contem apenas os componentes aditivos e de dominância, sem epistasia.

Serão utilizadas as seguintes estimativas: $\sigma_A^2 = 2,6228$ e $\sigma_D^2 = 3,6062$ (Morais, 1992. Pag. 160, Quadro 18, 3º modelo). Os demais componentes de variação genética serão desprezados. A estimativa de variância do erro médio entre parcelas será: $\sigma_e^2 = 1,5900$.

As respostas esperadas estão relacionadas na Tabela 7. Vê-se que, mesmo mantendo o mesmo tamanho efetivo e, com isso, utilizando intensidades de seleção menores, as respostas à seleção estimadas aumentam a medida que se utilizam famílias constituídas de indivíduos mais aparentados entre si. Em relação as respostas possíveis de serem obtidas com as linhas oriundas de cultura de antera (HD), a eficiência relativa dos métodos que utilizam famílias $S_{0;2}$, ICS_1 e MIS_1 foram, respectivamente, de 85, 57 e 43%.

À medida que se utilizam famílias de indivíduos mais fortemente relacionados geneticamente, explora-se mais variabilidade genética da população, pois, em genética quantitativa, é reconhecida a igualdade entre a covariação dentro dos grupos e a variação entre grupos.

As eficiências relativas dos diferentes métodos podem se tornar mais semelhantes, quando se implementa também a seleção dentro de famílias. Nesse caso, linhas HD's não apresentam variação genética dentro, enquanto as famílias de meio-irmãos apresentam mais variação dentro do que entre. Moraes (1992), comparando famílias MIS_1 e $S_{0;2}$ da população de arroz irrigado CNA-IRAT 4/0/3, obteve respostas semelhantes para os dois casos, quando se pratica a seleção entre e dentro de famílias. A eficiência relativa dos métodos de seleção também depende das propriedades genética da população ou seja do tipo de ação gênica envolvida (Tabela 6), além de outros como características de meio, que podem influenciar a magnitude dos erro experimentais, tempo gasto para completar o ciclo de seleção (considerado constante nos casos do exemplo) e dificuldades de obtenção das unidades de avaliação. Assim diferença de 15% a favor das linhas HD's, em relação as linhas $S_{0;2}$ (Tabela 7), provavelmente não compensam todas as atividades adicionais de laboratório, relativas à cultura de anteras.

Uma das questões que surgem, quando se decide praticar a seleção dentro de famílias é a definição do número de indivíduos a serem selecionados por família. Quanto menos indivíduos se selecionam, menos representado, geneticamente, estará a família e, conseqüentemente, menor será o seu tamanho efetivo. Nesse caso, precisa-se, logicamente, selecionar um maior número de famílias, para se conseguir o tamanho efetivo preestabelecido para a subpopulação selecionada.

Para se definir o N_e de uma família de tamanho s basta supor seus componentes se acasalando ao acaso e calcular o coeficiente de endogamia resultante. Nesse caso, com probabilidade $1/s$, um indivíduos qualquer é autofecundado, gerando uma endogamia igual ao coeficiente de parentesco (r) dele

com ele mesmo, e com probabilidade $1-(1/s)$ se cruzará com um de seus irmãos, fornecendo um coeficiente de endogamia igual ao coeficiente de parentesco (r) entre irmãos. Portanto, a endogamia final resultante será

$$F = (1/s)r^* + [1-(1/s)]r \quad (10)$$

Se a família é de tamanho "infinito", ou seja, se s é muito grande, $1/s$ tende para zero e tem-se: $F=r$.

Substituindo F por $1/2N_{ef}$, obtem-se:

$$N_{ef} = 1/2r, \text{ onde } N_{ef} = N_e \text{ da família (ver equação 9).}$$

Se os parentais originais são não endogâmicos, os tamanhos efetivos de famílias S_1 , irmãos completos e meio irmão são, respectivamente:

- . Família S_1 : $N_{ef} = 1/2 (1/2) = 1$
- . Família de irmãos completos: $N_{ef} = 1/2 (1/4) = 2$
- . Família de meio irmãos: $N_{ef} = 1/2 (1/8) = 4$

Se s , por outro lado, é pequeno, o resultado da equação 10 passa a ser fortemente influenciado pela magnitude de s . E os tamanhos efetivos das famílias acima são, nesse caso, calculados pelas expressões 11, 12 e 13 seguintes:

$$(a) \text{ Famílias } S_1 \dots\dots\dots: N_{ef} = 1/2 [(2/4s) + (s-1)/2s], \text{ ou } (11) \\ (r^* = 3/4 \text{ e } r = 1/2) \quad N_{ef} = 1/[1+(1/2s)]$$

$$(b) \text{ Famílias de irmãos completos: } N_{ef} = 1/2 [(1/2s)+(s-1)/4s] \quad (12) \\ (r^* = 1/2 \text{ e } r = 1/4) \quad N_{ef} = 2/[1+(1/s)]$$

$$(c) \text{ Famílias de meio irmãos.....: } N_{ef}=1/2[(1/2s)+(s-1)/8s] \quad (13) \\ (r^* = 1/2 \text{ e } r = 1/8) \quad N_{ef} = 4/[1+(3/s)]$$

Utilizando estas expressões foram calculados os tamanhos efetivos das famílias mencionadas, em função do número de seus componentes que estão alistados na Tabela 8. Com essa tabela, pode-se definir o número de famílias que devem ser selecionadas para atender um determinado N_e , quando se pratica a seleção também dentro de famílias. Exemplo: Se apenas quatro plantas são selecionadas por família, deve-se selecionar em torno de 56 famílias S_1 , 31 famílias de irmãos completos e 22 famílias de meio-irmãos para atender um tamanho efetivo de 50, para a subpopulação selecionada, pois:

- . Famílias S_1 : $N = 50/0,889 = 56,2 \approx 56$.
Total de plantas selecionadas: $56 \times 4 = 224$
- . Famílias de irmãos completos: $N = 50/1,600 \approx 31,25 \approx 31$
Total de plantas selecionadas: $31 \times 4 = 124$
- . Famílias de meio irmãos: $N = 50/2,286 = 21,87 \approx 22$
Total de plantas selecionadas: $22 \times 4 = 88$

Na Tabela 8 são também fornecidos o percentual do N_{ef} em relação ao N_e da família de tamanho infinito que, como já foi visto, corresponde a 1, 2 e 4, respectivamente, para famílias S_1 , famílias de irmãos completos e de meio-irmãos (oriundas de população não endogâmica). Esses N_{ef} em percentual também podem ser utilizados para se definir o número de famílias de tamanho finito que devem ser

selecionadas para atender determinado N_e . Exemplo: 25 famílias de irmãos completos não endogâmicas corresponde a um $N_e = 50$. Se se selecionam quatro plantas por família, o tamanho efetivo de cada família corresponde a 80,0% do N_e da família de tamanho infinito (Tabela 8). Logo, deve-se selecionar $25/0,8 = 31,25 \approx 31$ famílias de quatro plantas para totalizar o tamanho efetivo desejado de 50.

A Figura 4 ilustra a relação entre o N_e da família de tamanho finito, quando expresso em percentual do N_e da mesma família de tamanho infinito, e o número de plantas selecionadas por família. Observa-se que, em todos os casos, a recuperação do tamanho efetivo da família é acentuada quando se passa de uma para algumas poucas plantas selecionadas por família, sendo a intensidade de recuperação maior no caso de famílias de indivíduos mais aparentados. Para se recuperar 90% do N_e da família de tamanho infinito, precisa-se selecionar cinco plantas nas famílias S_1 , nove plantas nas famílias de irmãos completos e cerca de 27 plantas nas famílias de meio-irmãos.

7. TAMANHO EFETIVO NOS CASOS DE SELEÇÃO DE DIFERENTES NÚMEROS DE PLANTAS POR FAMÍLIA

Até agora discutiu-se a influência da seleção dentro de famílias sobre o tamanho efetivo, mantendo-se constante o número de plantas selecionadas por família. Isso, contudo, nem sempre ocorre. Quando se pratica, por exemplo, a seleção combinada, em que o valor do indivíduo é definido em função do seu desempenho em relação à sua família e do desempenho desta em relação a média da população (Morais, 1992), é comum a seleção de um número variável de indivíduos por família. Em qualquer população, quando um progenitor ou um pequeno grupo de progenitores contribui com mais descendentes para as gerações futuras, aumenta-se a endogamia, reduzindo o tamanho efetivo da população.

Para efeito de ilustração da estimação do tamanho efetivo, quando é variável o número de plantas por família selecionadas, seja o caso da seleção de n famílias com s plantas por família, sendo o valor de s variável, ou seja, dependente da família selecionada (s_i = número de plantas selecionadas na família i , com $i = 1, 2, 3, \dots, n$).

O número total de plantas selecionadas é dada por $\sum_{i=1}^n s_i$. Com frequência $s_i / \sum_{i=1}^n s_i$ as plantas da família i são acasaladas entre si ao acaso, gerando uma endogamia igual ao coeficiente de parênteses da família i com ela mesma (r_i), e com frequência $1 - (s_i / \sum_{i=1}^n s_i)$, as plantas da família i são cruzadas com plantas de outras famílias consideradas não aparentadas com a família i e, portanto, fornecendo uma descendência não endogâmica. Assim, o nível de endogamia dos descendentes da família i na população é dado por

$$F_1 = \left(s_i / \sum_{i=1}^n s_i \right) r_i$$

Os grupos de descendentes de cada uma das famílias i, s na população apresentam seus respectivos $F_{i,s}$ e suas participações relativas na composição da população também são variáveis e dadas por $s_i / \sum_{i=1}^n s_i$. Conseqüentemente, o coeficiente de endogamia da população corresponde à média ponderada dos seus n $F_{i,s}$, com pesos s_i / s , ou seja:

$$F = \sum_{i=1}^n s_i \left(s_i / \sum_{i=1}^n s_i \right) r_i / \sum_{i=1}^n s_i, \quad \text{ou}$$

$$F = \sum_{i=1}^n s_i^2 r_i / \left(\sum_{i=1}^n s_i \right)^2 \quad (14)$$

Substituindo em (14) r_i por $1/2Ne_i$ e F por $1/2N_e$, tem-se

$$1/2N_e = \sum_{i=1}^n s_i^2 (1/2Ne_i) / \left(\sum_{i=1}^n s_i \right)^2 \quad \text{De onde se obtém}$$

$$N_e = \left(\sum_{i=1}^n s_i \right)^2 / \sum_{i=1}^n (s_i^2 / Ne_i), \quad \text{em que } Ne_i \text{ é o tamanho efetivo da família } i, \text{ de tamanho } s_i \text{ (Tabela 8).}$$

Um exemplo de cálculo de tamanho efetivo, com número variável de indivíduo selecionado por família, é fornecido com auxílio da Tabela 9.

Seja o caso da seleção de dez famílias S_i e de um número variável de plantas por família S_i , conforme mostra a segunda coluna da Tabela 9. O número efetivo de cada família (de tamanho finito) aparece na segunda coluna da mesma tabela. Nesse caso, tem-se:

$$\left(\sum_{i=1}^{10} s_i \right)^2 = 40^2 = 1600; \quad \sum_{i=1}^{10} (s_i^2 / Ne_i) = 234,0372 \quad \text{Logo}$$

$$N_e = 1600/234,0372 = 6,84$$

É importante salientar que, se estivesse selecionado um número constante de quatro plantas por família, igual ao número médio de plantas selecionadas por família, no presente exemplo, o tamanho efetivo seria de $10 \times 0,889 = 8,89$. Isto ocorre porque o acasalamento entre irmãos, quando se tem família de tamanho finito, é importante para o cálculo de endogamia da progênie. E a contribuição relativa de uma família passa a ser função do número de irmãos que contem.

Se para a família 9, por exemplo o número de indivíduos fosse aumentado de 8 para 18, mantendo-se os demais números de plantas selecionados por família, o tamanho efetivo do grupo selecionado, em vez de aumentar, reduziria de 6,84 para 5,01, conforme pode ser calculado, como no exemplo anterior, utilizando as duas últimas colunas da Tabela 9.

Neste trabalho foram desenvolvidas expressões de cálculo de tamanho efetivo de uma população ou subpopulação em função da estimação do incremento da endogamia que seria observado se a população em questão se acasalasse a maneira da população ideal. Uma outra forma de se obter o tamanho efetivo populacional consiste em utilizar as expressões básicas desenvolvidas por Crow & Kimura (1970) em termos de oscilação genética e adaptadas para populações submetidas a seleção

por Vencovsky (1978). A metodologia alternativa aplicada neste trabalho, contudo, apresenta a vantagem de ser simples e de aplicação generalizada.

LITERATURA CITADA

- CROW, J.F.; KIMURA, M. **An introduction to population genetics theory**. New York: Harper & Row. 1970. 591p.
- FALCONER, D.S. **Introdução à genética quantitativa**. Trad. de Martinho de Almeida e Silva e de José Carlos Silva. Viçosa: UFV. 1987. 219p.
- FEHR, W.R. **Principles of cultivar development**. Theory and Technique. vol. 1. New York, Macmillan Publishing Company, 1987. 536p.
- HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative Genetics in mayze breeding**. Ames: Iowa State University Press, 1981. 468p.
- MORAIS, O.P. de. **Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriunda de inter cruzamentos, usando macho-esterilidade**. Viçosa: Imp. Univ. 1992. 251p. (Tese Doutorado).
- PATERNIANI, E.; MIRANDA FILHO, J.B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (eds). **Melhoramento e produção de milho**. v.1, Campinas: Fundação Cargill, 1987. p.217-74.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (eds). **Melhoramento e produção de milho**. v.1., Campinas: Fundação Cargill, 1987. p. 135-214.
- VENCOVSKY, R. Effective size of monoecious populations submitted to artificial selection. **Rev. Brasil. Genet.** v.I(3), p:181-191. 1972.

TABELA 1. Probabilidade de fixação de um alelo favorável com coeficiente seletivo $s=3,0$, em função de três frequências iniciais (p_0) e quatro tamanhos efetivos populacionais.

Tamanho Efetivo (N_e)	Frequência inicial (p_0) em %		
	0,50	0,10	0,01
10	81,76	27,28	3,11
30	98,90	59,36	8,61
50	99,94	77,69	13,93
70	99,99	87,75	18,94

TABELA 2. Probabilidade de perda do alelo favorável ($p_1=0$) ou de fixação do alelo desfavorável ($q_1=1$), considerando três tamanhos de amostra e três frequências gênicas iniciais.

Tamanho amostral	Frequência gênica inicial		
	$p_o = 0,50$	$p_o = 0,10$	$p_o = 0,01$
50	$7,89 \cdot 10^{-31}$	$2,66 \cdot 10^{-3}$	0,366
10	$9,54 \cdot 10^{-7}$	0,122	0,818
5	$9,76 \cdot 10^{-4}$	0,349	0,904

TABELA 3. Coeficientes de parentes de uma família com ela mesma (ou entre indivíduos dentro de uma mesma família), considerando famílias geradas por autofecundação de uma planta, famílias de irmãos completos e famílias de meio-irmãos, cujos parentais originais encontram-se numa geração n de endogamia. Famílias de tamanho infinito.

Geração dos Parentais (n)	Famílias de		
	Autofecundação ($S_{n:m}$) [*]	Irmãos Completos	Meio-Irmãos
0	1/2	1/4	1/8
1	3/4	3/8	3/16
2	7/8	7/16	7/32
3	15/16	15/32	15/64
4	31/32	31/64	31/128
5	63/64	63/128	63/256
6	127/128	127/256	127/512
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
∞	1	1/2	1/4
Fórmula geral	$(1/2)(1+F_n)$	$(1/4)(1+F_n)$	$(1/8)(1+F_n)$

* Para $n < m$. No caso de $n = m$, tem-se o coeficiente de parentesco de uma planta com da mesma, na geração n .

OBS: F_n = coeficiente de endogamia do parental (na geração n).

TABELA 4. Número de famílias $S_{n:m}$, de irmãos completos ou de meio irmãos que devem ser selecionadas para garantir um tamanho efetivo igual a 50 ou igual a N_e , considerando os parentais originais em diversas gerações de endogamia.

Geração dos Parentais (n)	$N_e=50$ e famílias de *			Tamanho efetivo N_e e famílias de		
	Autofecundação ($S_{n:m}$)	Irmãos Completos	Meio-Irmãos	Autofecundação ($S_{n:m}$)	Irmãos completos	Meio-Irmãos
0	50	25	13	N_e	$(1/2)N_e$	$(1/4)N_e$
1	75	38	19	$(3/2)N_e$	$(3/4)N_e$	$(3/8)N_e$
2	88	44	22	$(7/4)N_e$	$(7/8)N_e$	$(7/16)N_e$
3	94	47	23	$(15/8)N_e$	$(15/16)N_e$	$(15/32)N_e$
4	97	48	24	$(31/16)N_e$	$(31/32)N_e$	$(31/64)N_e$
5	98	49	25	$(63/32)N_e$	$(63/64)N_e$	$(63/128)N_e$
6	99	50	25	$(127/64)N_e$	$(127/128)N_e$	$(127/256)N_e$
.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.
∞	100	50	25	$2N_e$	N_e	$(1/2)N_e$
Fórmula Geral	—	—	—	$N_e(1+F_n)$	$(N_e/2)(1+F_n)$	$(N_e/4)(1+F_n)$

* Em vários casos, os números estimados foram arredondados. Ex.: para $S_{2:m}$ $N = 87,5 \approx 88$

TABELA 5. Valores de F^* (coeficiente de endogamia) em 10 gerações, para três tamanhos efetivos, e valores $1/2F$ correspondentes. População original considerada não endogâmica.

Geração (t)	$N_e = 50$		$N_e = 30$		$N_e = 20$	
	F	$1/2F$	F	$1/2F$	F	$1/2F$
1	0,010	50	0,017	30	0,025	20
2	0,020	25	0,033	15,2	0,049	10,2
3	0,030	16,7	0,049	10,2	0,073	6,8
4	0,039	12,8	0,065	7,7	0,096	5,2
5	0,049	10,2	0,081	6,2	0,119	4,2
6	0,058	8,6	0,096	5,2	0,141	3,5
7	0,068	7,3	0,111	4,5	0,162	3,1
8	0,077	6,5	0,126	4,0	0,183	2,7
9	0,086	5,8	0,140	3,6	0,204	2,4
10	0,096	5,2	0,155	3,2	0,224	2,2

$$^*F = 1 - \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^2$$

OBS: Para cada geração, o valor de $1/2F$ representa o número de plantas da população original que produziria o correspondente coeficiente de endogamia, se se acasalasse à maneira da população ideal.

TABELA 6. Expressões de resposta a seleção (RS), com a avaliação de quatro tipos de famílias ($S_{0:2}$, ICS_1 , MIS_1 e linhas HD's), mantendo-se um tamanho efetivo $N_e=50$ (constante), número de famílias selecionada(N) e intensidade de seleção (i). Duração do ciclo de seleção: dois anos.

Famílias	RS	N	i
MIS_1	$\frac{i \left[\left(\frac{1}{4} \right) \sigma_A^2 + D_1 + \left(\frac{3}{16} \right) D_2 + \left(\frac{1}{16} \right) H \right]}{2 \left[\left(\frac{1}{4} \right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1}{4} \right) D_1 + \left(\frac{1}{32} \right) D_2 + \sigma_e^2 \right]^{0.5}}$	13	2,14
ICS_1	$\frac{i \left[\left(\frac{1}{2} \right) \sigma_A^2 + \left(\frac{3}{4} \right) D_1 + \left(\frac{1}{8} \right) D_2 \right]}{2 \left[\left(\frac{1}{2} \right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1}{4} \right) \sigma_D^2 + \left(\frac{1}{2} \right) D_1 + \left(\frac{1}{16} \right) D_2 + \sigma_e^2 \right]^{0.5}}$	25	1,84
$S_{0:2}$	$\frac{i \left[\sigma_A^2 + \left(\frac{7}{4} \right) D_1 + \left(\frac{3}{8} \right) D_2 \right]}{2 \left[\sigma_A^2 + \left(\frac{1}{16} \right) \sigma_D^2 + \left(\frac{3}{2} \right) D_1 + \left(\frac{9}{32} \right) D_2 + \sigma_e^2 \right]^{0.5}}$	50	1,50
Linhas HD	$\frac{i \left[2 \sigma_A^2 + 4 D_1 + D_2 \right]}{2 \left[2 \sigma_A^2 + 4 D_1 + D_2 + \sigma_e^2 \right]^{0.5}}$	100	1,09

TABELA 7. Respostas esperadas à seleção (RS). Quatro métodos de seleção baseada na avaliação de 300 famílias MIS₁, ICS₁, S_{0:2} e linhas HD's), mantendo-se um tamanho efetivo de 50.

Famílias	RS (g/planta)	RS (%)	Eficiência Relativa
MIS ₁	0,47	3,47	43
ICS ₁	0,62	4,57	57
S _{0:2}	0,93	6,86	85
Linhas HD's	1,09	8,04	100

TABELA 8. Tamanho efetivo (N_{ef}) de famílias S_1 , irmãos completos e de meio-irmãos em função do número de plantas que as compõem (Famílias extraídas de população não endogâmica). Entre parêntese: percentual em relação ao N_e da família de tamanho infinito.

S	N_{ef}		
	S_1^*	IC**	MI**
1	0,667 (66,7)	1,000 (50,00)	1,000 (25,0)
2	0,800 (80,0)	1,333 (66,7)	1,600 (40,0)
3	0,857 (85,7)	1,500 (75,0)	2,000 (50,0)
4	0,889 (88,9)	1,600 (80,0)	2,286 (57,2)
5	0,909 (90,9)	1,666 (83,3)	2,500 (62,5)
6	0,923 (92,3)	1,714 (85,7)	2,667 (66,7)
7	0,933 (93,3)	1,750 (87,5)	2,800 (70,0)
8	0,941 (94,4)	1,778 (88,9)	2,909 (72,7)
9	0,947 (94,7)	1,800 (90,0)	3,000 (75,0)
10	0,952 (95,2)	1,818 (90,9)	3,076 (76,9)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
15	0,968 (96,8)	1,875 (93,8)	3,333 (83,3)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
20	0,976 (97,6)	1,905 (95,2)	3,478 (86,7)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
100	0,995 (97,5)	1,980 (99,0)	3,883 (97,1)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
1000	0,999 (99,9)	1,998 (99,9)	3,988 (99,7)

* $N_{ef} = 1/[1 + (1/2s)]$

** $N_{ef} = 2/[1 + (1/s)]$

*** $N_{ef} = 4/[1 + (3/s)]$

TABELA 9. Quadro ilustrativo do cálculo do tamanho efetivo de n=10 famílias selecionadas com número variável de plantas/família selecionadas (s).

Família S _i	Plantas selecionadas (s _i)	Ne _i	Plantas selecionadas (s _i)	Ne _i
1	5	0,909	5	0,909
2	1	0,667	1	0,667
3	4	0,889	4	0,889
4	3	0,857	3	0,857
5	2	0,800	2	0,800
6	1	0,667	1	0,667
7	7	0,933	7	0,933
8	6	0,923	6	0,923
9	8	0,941	18	0,973
10	3	0,857	3	0,857
	40	-	50	-
Ne	-	6,84	-	5,01

Ne = Número efetivo total das plantas selecionadas, sendo

$$N_e = \left(\sum_{i=1}^n s_i \right)^2 / \sum_{i=1}^n (s_i^2 / Ne_i), \text{ onde}$$

s_i: número de plantas selecionadas na família i

i = 1,2,3... n

n: número de famílias selecionadas.

Ne_i: tamanho efetivo das s plantas selecionadas na família i.

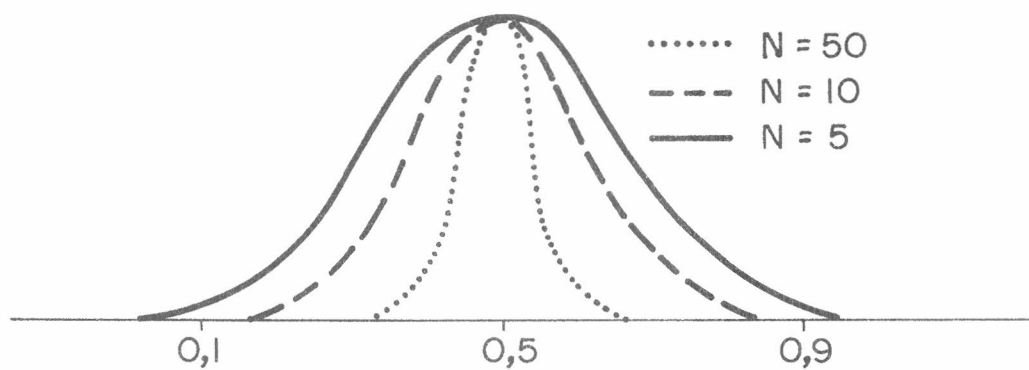


Figura 1. Dispersão das frequências gênicas para três tamanhos de amostragem, em uma população com $p_0 = 0,5$.

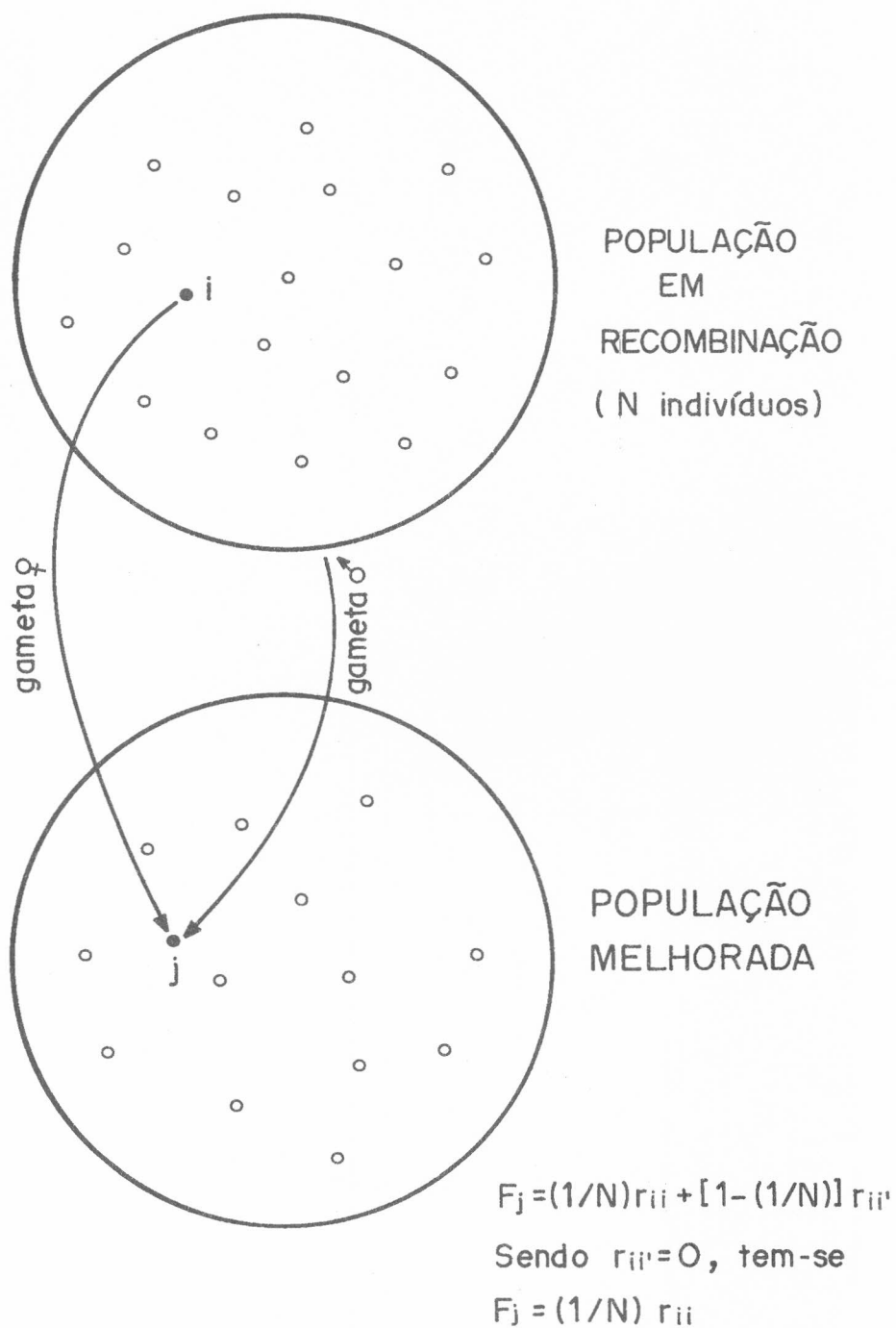


Figura 2. Esquema ilustrativo do cálculo de F_j , no processo de recombinação, num programa de seleção recorrente.

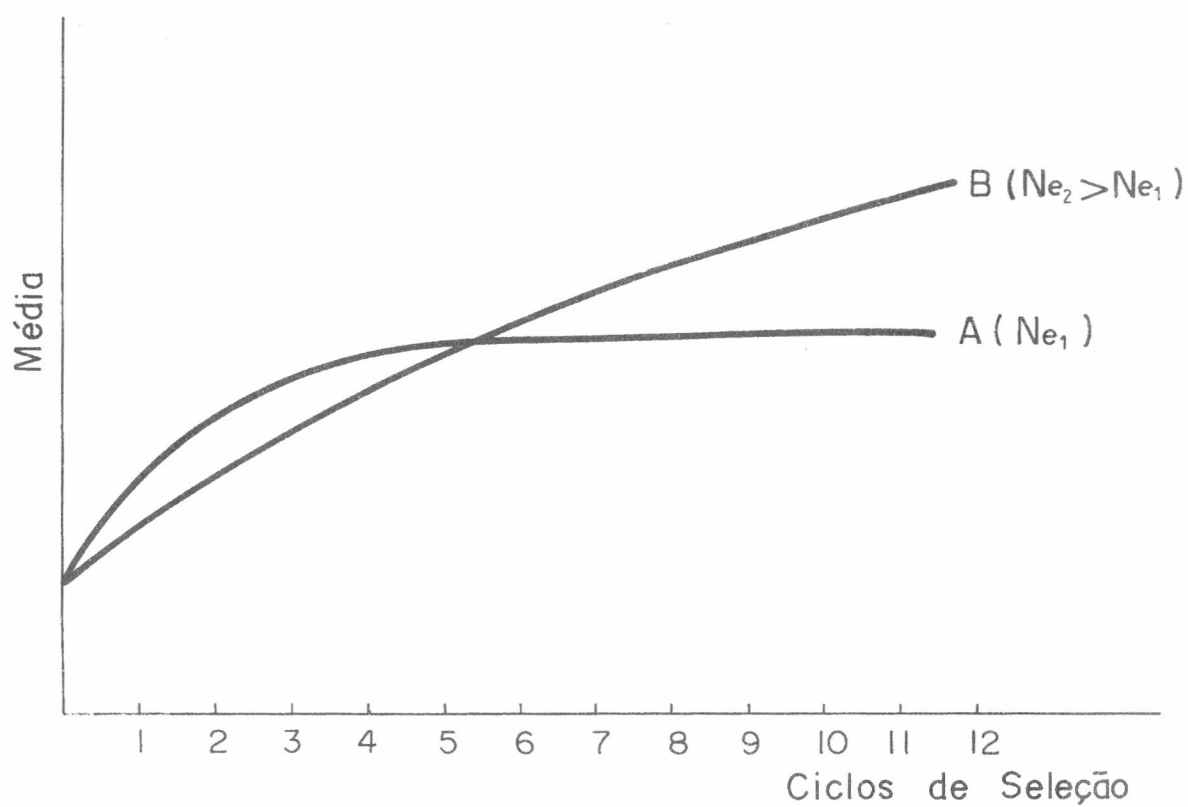


Figura 3. Ganhos hipotéticos devidos a seleção em função de dois tamanhos efetivos.

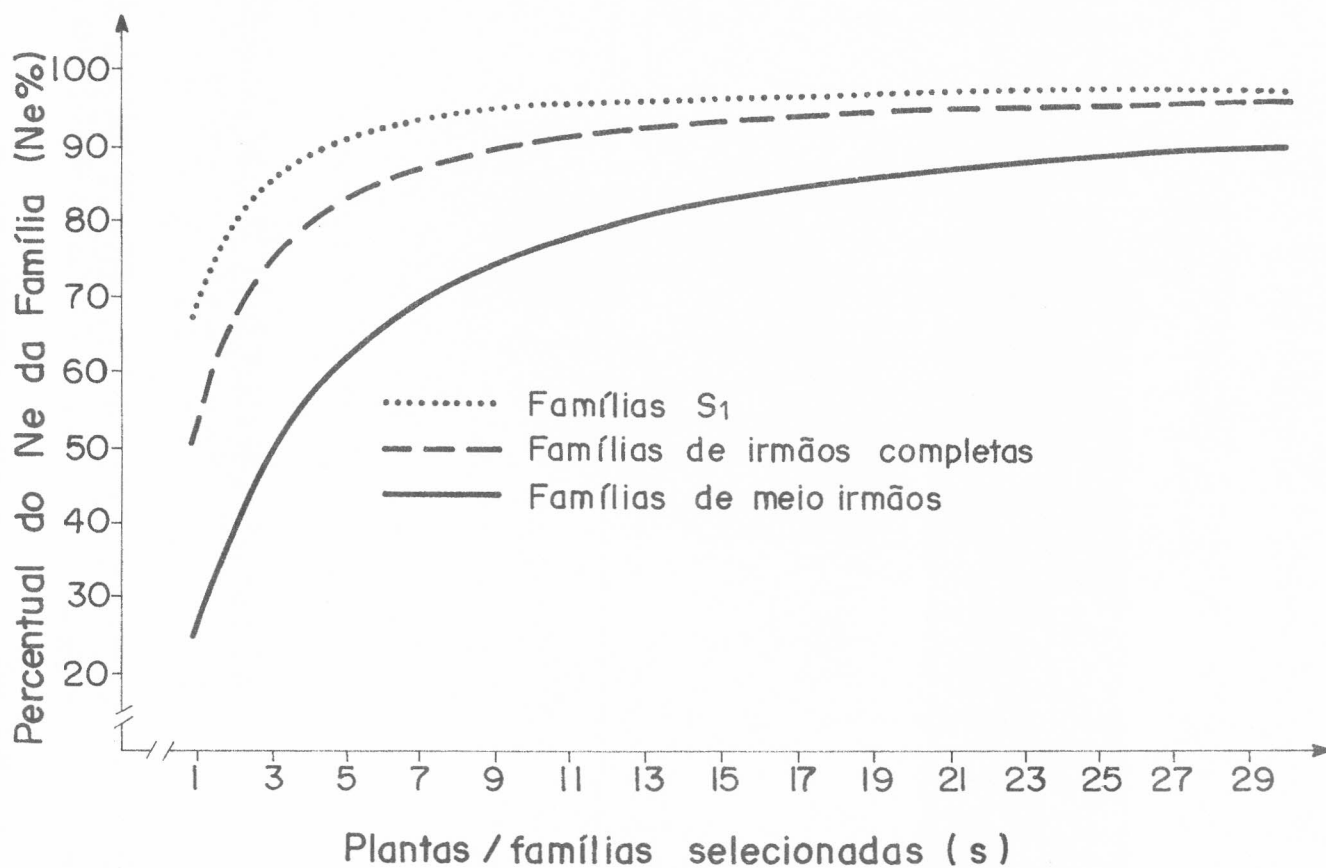


Figura 4. Percentual do tamanho efetivo da família em função do número de plantas selecionadas por família.