

ESTIMAÇÃO DE PARÂMETROS GENÉTICOS PARA DIFERENTES NÍVEIS DE SIGNIFICÂNCIA NA SELEÇÃO ASSISTIDA POR MARCADORES

Marcelo JANGARELLI¹
Ricardo Frederico EUCLYDES²
Paulo Roberto CECON³

- RESUMO: Objetivou-se avaliar a fixação de alelos favoráveis, alelos desfavoráveis e de marcadores moleculares, assim como seu impacto sobre o coeficiente de endogamia e o limite de seleção, ao utilizar diferentes níveis de significância em populações submetidas a seleção assistida por marcadores moleculares, durante 20 gerações consecutivas. Utilizou-se o programa Genesys (*Genetic System*) para a simulação do genoma e das populações base e inicial. A característica quantitativa sob seleção apresentava herdabilidade 0,10. Os níveis de significância adotados foram de 1%, 5%, 10% e 20%, totalizando quatro processos de seleção a partir da população inicial disponível. Os processos seletivos que adotaram níveis de menor magnitude (1% e 5%) conduziram a maiores taxas de fixação alélica e de marcadores genéticos devido a sua maior precisão na detecção de QTL (*Quantitative Trait Loci*), resultando, consequentemente, em níveis endogâmicos e limites de seleção maiores.
- PALAVRAS-CHAVE: Fixação de alelos; marcadores moleculares; níveis de significância; QTL.

1 Introdução

A genética quantitativa, aliada ao uso de técnicas computacionais e da estatística, tem assegurado ganho genético contínuo para grande número de espécies animais e vegetais (Dekkers e Hospital, 2002). O melhoramento genético, por meio da seleção, busca a cada nova geração aumentar a frequência de genes associados as características fenotípicas desejáveis, gerando aumento na produtividade. O avanço no conhecimento de técnicas moleculares permite a identificação e manipulação direta de sequências de DNA.

Os marcadores moleculares são marcas no genoma que podem representar um gene ou fragmento de DNA, ilustrando pontos de referência nos cromossomos. Eles são utilizados para identificar e localizar genes específicos. Entre os vários tipos de marcadores existentes destacam-se os marcadores moleculares de DNA, que permitem a

¹ Instituto de Ciências Exatas, Departamento de Matemática, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro – UFRRJ, CEP: 23890-000, Seropédica, Rio de Janeiro – RJ, Brasil. E-mail: gmejanga@hotmail.com / jangarelli@ufrj.br

² Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Zootecnia, Universidade Federal de Viçosa – UFV, CEP: 36570-000, Viçosa, Minas Gerais – MG, Brasil. E-mail: rbaja@ufv.br

³ Centro de Ciências Exatas e Tecnológicas, Departamento de Estatística, Universidade Federal de Viçosa – UFV, CEP: 36570-000, Viçosa, Minas Gerais – MG, Brasil. E-mail: cecon@dpi.ufv.br

identificação de genes ou segmentos genômicos relacionados com a expressão de características de interesse (Carneiro e Vieira, 2002; Alzate-Marin et al., 2005).

A utilização da seleção assistida por marcadores (*Marker Assisted Selection* – MAS) em programas de melhoramento genético é condicionada pelo nível de significância exigido nas associações entre os genótipos dos marcadores e QTL (*Quantitative Trait Loci*). Os QTL são regiões cromossômicas relacionadas com a variação fenotípica das características quantitativas (Tambarussi et al., 2010). A MAS consiste de dois passos principais: i) a identificação de associações entre locos marcadores e QTL; e ii) o uso dessas associações para o desenvolvimento de populações melhoradas (Bulfield, 1997). Entretanto, a MAS deve ser utilizada como ferramenta auxiliar e não substituta aos métodos tradicionais de melhoramento genético.

As características quantitativas são determinadas por muitos genes. Alguns desses genes podem apresentar maior importância no controle de determinada característica fenotípica, tornando-se possível sua identificação por meio da utilização de marcadores. A análise de QTL tem sido utilizada para mapear genes em diversas características, especialmente as de baixa herdabilidade, cuja expressão fenotípica apresenta menor precisão em virtude do baixo vínculo entre o genótipo e o fenótipo do indivíduo, ou seja, do elevado efeito ambiental sobre a expressão fenotípica (Rodrigues et al., 2010). A capacidade de detecção de QTL é dependente do tamanho da população, do rigor estatístico para detecção dos locos (nível de significância), do número de marcadores utilizados no mapeamento e da herdabilidade da característica em estudo, entre outros fatores (Zhu et al., 2001).

Como poucos locos economicamente importantes são conhecidos, e os QTLs não tem suas bases moleculares definidas, estes atualmente tem sido referidos mais como uma associação estatística do que como uma entidade biológica, sendo a herança acompanhada pelos marcadores (Guimarães, 2004). Eles são identificados como associações estatísticas entre dados relativos a uma região genômica e a variabilidade fenotípica existente entre populações segregantes (Li, 1998).

Por serem caracterizados por análises estatísticas, os QTL podem ter a magnitude de seus efeitos mensurada e avaliada em diferentes níveis de significância. Os procedimentos para identificação e estimação dos efeitos dos QTL são tipicamente baseados em testes estatísticos, destacando-se os métodos de máxima verossimilhança e de regressão linear simples, detectando alterações nas médias das características entre classes de indivíduos definidas por um marcador ou por um intervalo entre marcadores (Burrow e Blake, 1998).

Existem dois tipos de erros que podem acontecer na detecção dos QTL. O primeiro é o erro tipo I, denominado nível de significância, que representa a probabilidade de rejeitar uma hipótese nula verdadeira, em que se testa a não existência de QTL associado ao marcador. Ele ocorre quando não existe QTL ligado ao marcador, mas incorretamente o teste estatístico detecta sua presença. O segundo, definido como erro tipo II, ocorre quando existe ligação QTL e marcador, mas o teste estatístico falha na detecção. O erro tipo I é originado pelo teste estatístico utilizado devido ao não estabelecimento de limites adequados de significância estatística. Já o erro tipo II pode ser originado por número insuficiente de amostragem, em especial quando associado com QTL de pequeno efeito (Guimarães, 2004).

O nível de significância de um teste estatístico é uma medida estimada do grau em que determinado resultado é “verdadeiro”. Ele representa um índice decrescente de confiabilidade de um resultado. Na detecção de QTL, quanto maior a magnitude do nível

de significância, menor é a credibilidade atribuída à associação entre marcador e QTL. No mapeamento de locos quantitativos, o nível de significância implica na probabilidade de erro em admitir a existência de um QTL inexistente (QTL fantasma) (Silva e Vencovsky, 2002).

Objetivou-se com este trabalho avaliar a fixação de alelos favoráveis, alelos desfavoráveis e de marcadores moleculares, assim como seu impacto sobre o coeficiente de endogamia e o limite de seleção, ao utilizar diferentes níveis de significância na identificação de associações entre marcadores e QTL, em populações submetidas a seleção assistida por marcadores moleculares.

2 Material e métodos

Os dados utilizados neste trabalho foram simulados via sistema computacional de simulação genética Genesys (*Genetic System*) (Euclides, 2009). Este sistema foi escrito na linguagem de programação FORTRAN, permitindo a simulação/criação de genomas complexos, que podem ser utilizados para formação de populações de acordo com a estrutura desejada, sob influência de questionamentos propostos a serem analisados, sejam por meio de métodos de seleção, pressuposições estatísticas, sistemas de acasalamentos, entre outros fatores, dispensando, portanto, animais e laboratórios.

2.1 Simulação do genoma e das populações

Para o presente estudo foi simulado um genoma hipotético, possibilitando estudar o efeito de diferentes níveis de significância admitidos na MAS. O genoma foi constituído de uma característica quantitativa com herdabilidade de 0,10, governada por 200 locos quantitativos (QTL). Ele continha 80 marcadores moleculares dispostos aleatoriamente, com herança codominante, em que os três genótipos do loco marcador (MM, Mm e mm) podem ser identificados.

O genoma simulado estava caracterizado geneticamente: 958 cM (centiMorgan) de extensão; 40 cromossomos de tamanho aleatório; os efeitos aditivos dos locos quantitativos foram simulados seguindo a distribuição normal dos dados fenotípicos; os locos quantitativos foram dialélicos e não possuíram desvios de dominância e nem epistasia; as frequências gênicas iniciais foram iguais para ambos os sexos; as frequências gênicas iniciais para os marcadores moleculares seguiram distribuição normal, apresentando valores próximos a 0,5; os efeitos de ambiente foram simulados conforme a distribuição normal; os dados fenotípicos simulados apresentaram média de 2,00 kg e desvio padrão 0,20 kg.

Para a estrutura genômica simulada foi construída uma população base composta de 500 machos e 500 fêmeas (1.000 indivíduos), todos heterozigotos, não aparentados. Com os 1.000 descendentes escolhidos aleatoriamente nesta população base, obtidos do acasalamento de dez machos e 100 fêmeas (dez fêmeas/macho), produzindo dez filhos/fêmea/macho (1.000 indivíduos), formou-se a população inicial. Esta população foi submetida a seleção assistida por marcadores por 20 gerações consecutivas com dez repetições, visando minimizar os efeitos da flutuação genética. A seleção foi conduzida com a finalidade de incrementar o valor fenotípico.

A partir da população inicial, os reprodutores foram selecionados com base em seus genótipos, de acordo com o número de marcadores moleculares identificados que estariam

estatisticamente associados aos locos quantitativos. Desta forma, os genitores eleitos em cada geração representavam os indivíduos detentores de maior informatividade dos marcadores, ou seja, aqueles que apresentavam maior número de marcadores ligados aos QTL. A cada geração, os dez machos e as 100 fêmeas (dez fêmeas/macho) que obtiveram o maior número de marcadores informativos foram acasalados ao acaso produzindo 1.000 descendentes (dez descendentes por acasalamento) que, por sua vez, formavam a geração seguinte.

Foram praticadas quatro seleções assistidas por marcadores, todas partindo do mesmo valor fenotípico, nas quais a distinção estava no nível de significância adotado para a detecção de marcadores associados aos QTL de interesse: 1%; 5%; 10% e 20%.

A identificação dessas associações entre marcadores e QTL deu-se por meio do método da marca simples. Este método verifica a associação entre cada marcador e a característica de interesse, testando a hipótese nula de que não existe diferença entre as médias fenotípicas dos descendentes nas diferentes classes genotípicas dos marcadores. A análise de regressão linear entre os genótipos dos marcadores associados aos QTL e os valores fenotípicos dos descendentes dos acasalamentos foi o teste estatístico utilizado no método. Adotaram-se diferentes níveis de significância na regressão linear simples, conforme mencionado.

A análise de associação entre o marcador e o QTL pode ser estimada pela regressão dos valores da característica quantitativa em função dos escores relativos ao genótipo do marcador. Neste caso, é necessário codificar os três genótipos do marcador (MM, Mm e mm) para efetuar a análise de regressão. Em geral são utilizados os códigos 1, 0 e -1 para efeito aditivo e 0, 1 e 0 para efeito atribuído a dominância, ou 2, 1 e 0 para efeito geral (quando se considera apenas o efeito aditivo), para os genótipos MM, Mm e mm, respectivamente (Schuster e Cruz, 2004).

Neste trabalho os desvios de dominância foram desconsiderados, conforme relatado na caracterização genética do genoma simulado. Desta forma, para realizar a regressão linear simples na população, o seguinte modelo aditivo foi utilizado:

$$Y_j = \beta_0 + \beta_1 X_j + \varepsilon_j$$

em que:

Y_j = é o valor fenotípico da característica quantitativa avaliada no j -ésimo indivíduo da população;

X_j = é o código do marcador (MM = 2, Mm = 1 e mm = 0);

β_0 = intercepto da regressão (média da característica);

β_1 = inclinação da reta para efeito aditivo;

ε_j = erro aleatório manifestado na característica no j -ésimo indivíduo.

Assim, na avaliação de N ($N = 1.000$) indivíduos em cada geração os dados foram codificados conforme a Tabela 1.

Tabela 1 - Código para os valores fenotípicos da característica de acordo com os genótipos dos marcadores

Genótipo do marcador	Número de indivíduos	Valores da característica	Código de X
<i>MM</i>	n_1	$y_{11}, y_{21}, \dots, y_{n1,1}$	2
<i>Mm</i>	n_2	$y_{12}, y_{22}, \dots, y_{n2,2}$	1
<i>mm</i>	n_3	$y_{13}, y_{23}, \dots, y_{n3,3}$	0

Portanto, as matrizes a serem utilizadas no modelo $Y_j = \beta_0 + \beta_1 X_j + \varepsilon_j$ são descritas a seguir:

$$Y = \begin{bmatrix} y_{11} \\ y_{21} \\ \dots \\ y_{12} \\ y_{22} \\ \dots \\ y_{n3,3} \end{bmatrix}_N \quad X = \begin{bmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 2 \\ \dots & \dots \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \\ \dots & \dots \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}_N \quad \beta = \begin{bmatrix} \beta_0 \\ \beta_1 \end{bmatrix}_2 \quad e \quad \varepsilon = \begin{bmatrix} e_{11} \\ e_{21} \\ \dots \\ e_{12} \\ e_{22} \\ \dots \\ e_{n3,3} \end{bmatrix}_N$$

2.2 Níveis de significância utilizados na MAS

Nível de significância de 1% - Este nível é considerado de alta significância, em que somente os marcadores que estiverem mais fortemente relacionados ao genótipo dos QTL e, consequentemente, ao fenótipo da característica de interesse, serão identificados e utilizados na MAS. O nível de 1% apresenta maior precisão, contudo, resulta em menor número de marcadores identificados na seleção.

Nível de significância de 5% - Neste caso, as associações são referidas como significativas, selecionando os marcadores significativos até o nível de 5%, ou seja, compreendendo os marcadores altamente significativos em nível de 1%, assim como os significativos para maiores magnitudes de significância, por exemplo, para 2%, 3%, 4% ou até 5%. Desta forma, um número igual ou maior de marcadores será identificado em analogia ao nível altamente significativo, em razão da menor precisão exigida.

Nível de significância de 10% - Os marcadores selecionados neste nível são referidos como sugestivos, tornando-se indicadores de possíveis associações entre seu genótipo com as expressões fenotípicas nos indivíduos. Um maior número de marcadores será selecionado, compreendendo os altamente significativos, os significativos e os sugestivos a este nível.

Nível de significância de 20% - Os marcadores selecionados também são referidos como sugestivos, porém, são menos preferidos que os sugestivos em nível de 10% em virtude do maior erro a ele associado. Nesta significância sugestiva mais extrema, um número igual ou mais elevado de marcadores será selecionado, em comparação com os níveis anteriores, pois representam a soma dos que foram significativos entre os níveis de magnitude inferior, disponibilizando maior número de informações, contudo, com menor precisão.

Para cada nível de significância foram avaliados os parâmetros: fixação de alelos favoráveis, fixação de alelos desfavoráveis, fixação de marcadores moleculares, coeficiente de endogamia e limite de seleção. Estes foram estimados em valores médios ao longo de 20 gerações.

3 Resultados e discussão

3.1 Alelos favoráveis fixados e alelos desfavoráveis fixados

Conduzir seleção genética por várias gerações, quer seja seleção individual, seleção assistida por marcadores (MAS), BLUP (melhor predição linear não-viesada), índice de seleção, entre outros métodos, favorece a fixação de alelos nos genótipos dos indivíduos. As seleções por marcadores e pelo BLUP propiciam maior fixação alélica devido a maior acurácia na identificação dos indivíduos detentores de locos gênicos benéficos (Carneiro et al., 2007).

São considerados ganhos e perdas genéticas por fixação quando locos com alelos favoráveis e alelos desfavoráveis são fixados, respectivamente, ou seja, alcançam a frequência máxima (Carneiro et al., 2007).

Observa-se aumento nas porcentagens de alelos favoráveis fixados (ganhos) e alelos desfavoráveis fixados (perdas), para os quatro processos de seleção (Figuras 1 e 2).

As porcentagens de alelos favoráveis e alelos desfavoráveis fixados para o nível de 1% foi superior aos demais, na maioria das gerações. De acordo com a Figura 1, a partir da 2ª geração, maior fixação de alelos favoráveis foi observada para este nível. Já a partir da 6ª geração, esta significância proporcionou maior fixação de alelos desfavoráveis (Figura 2). Entretanto, os processos de seleção que adotaram níveis de significância sugestivos (10% e 20%) conferiram menor taxa de fixação alélica, quer seja locos favoráveis ou locos desfavoráveis.

Ao adotar níveis de alta significância, a possibilidade de fixar maior número de locos gênicos é mais expressiva em razão da maior precisão na detecção de marcadores associados aos QTL. Os locos quantitativos selecionados nestes níveis mais significativos apresentam maiores efeitos ou estão mais próximos dos marcadores, favorecendo a sua fixação ao longo das gerações. Contudo, ressalta-se que a fixação não é apenas de alelos favoráveis ao fenótipo sob seleção, mas também de alelos desfavoráveis, pois trabalhamos com “certezas” sujeitas a erros na detecção de QTL, embora tenhamos sempre supremacia na fixação de alelos favoráveis ao incremento fenotípico da característica, pois a seleção dá-se neste sentido.

Ao utilizar os níveis de 1% e 5%, o número de marcadores selecionados será restrito devido ao maior rigor estatístico exigido nas associações entre marcadores e QTL. Neste caso, somente os QTL de maiores efeitos ou mais próximos aos marcadores serão detectados, disponibilizando menor número de informações, porém com maior precisão e acurácia. Estas informações, apesar de mais precisas, também estão sujeitas a pequenos erros ($\alpha = 1\%$ e $\alpha = 5\%$). O número limitado de marcadores selecionados e sua exaustiva utilização nas gerações subsequentes sob seleção favorece menor variabilidade genética entre os indivíduos, em relação ao seu genótipo, caracterizando a fixação de locos gênicos nos níveis mais significativos.

Nas características de baixa herdabilidade, os efeitos ambientais tornam-se mais relevantes em virtude do baixo valor genético aditivo associado. Como a característica sob

seleção apresenta baixa herdabilidade ($h^2 = 0,10$), erros na identificação e seleção de marcadores ligados aos QTL são passíveis, pois na MAS também se faz necessário a estimação do valor fenotípico para a análise de QTL. Alelos indiferentes ou prejudiciais a característica, quando selecionados e fixados, proporcionarão menor progresso fenotípico, justificando o pequeno incremento em características de baixa herdabilidade.

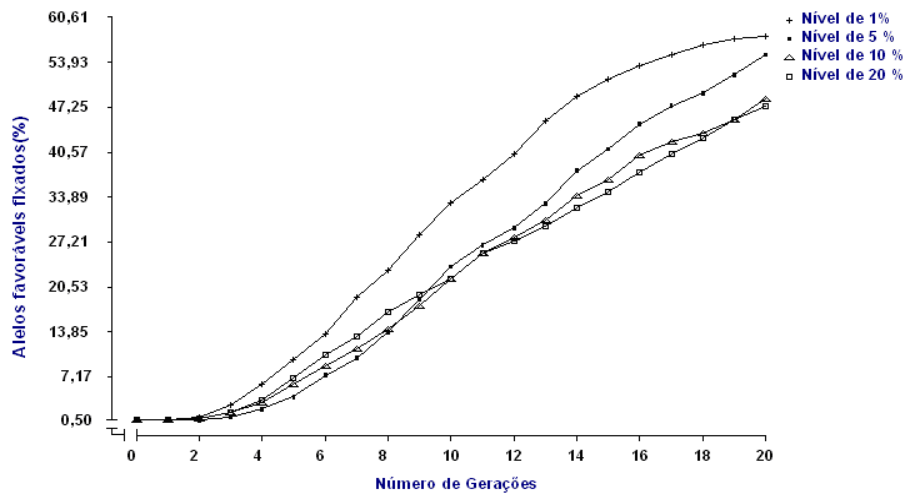


Figura 1 - Porcentagens de alelos favoráveis fixados ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo diferentes níveis de significância.

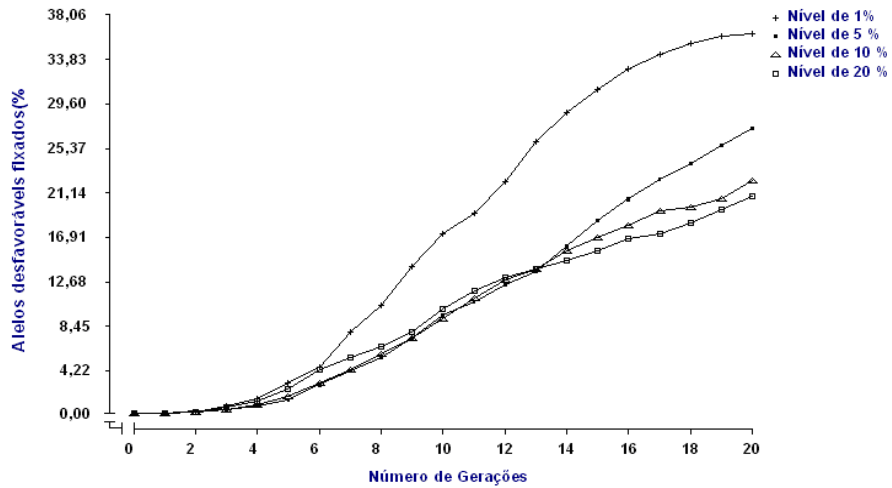


Figura 2 - Porcentagens de alelos desfavoráveis fixados ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo diferentes níveis de significância.

3.2 Número de marcadores fixados

A fixação de marcadores foi superior para os níveis de 1% e 5% devido a exigência na detecção de grande efeito do QTL ou proximidade junto ao marcador, aliado ao número restrito de marcadores selecionados e exaustivamente utilizados (Figura 3). Esta maior fixação de locos marcadores torna-se prejudicial para as gerações subsequentes sob seleção, pois resultará em menor número de marcadores disponíveis para o mapeamento e, conseqüentemente, redução no poder de detecção dos locos quantitativos.

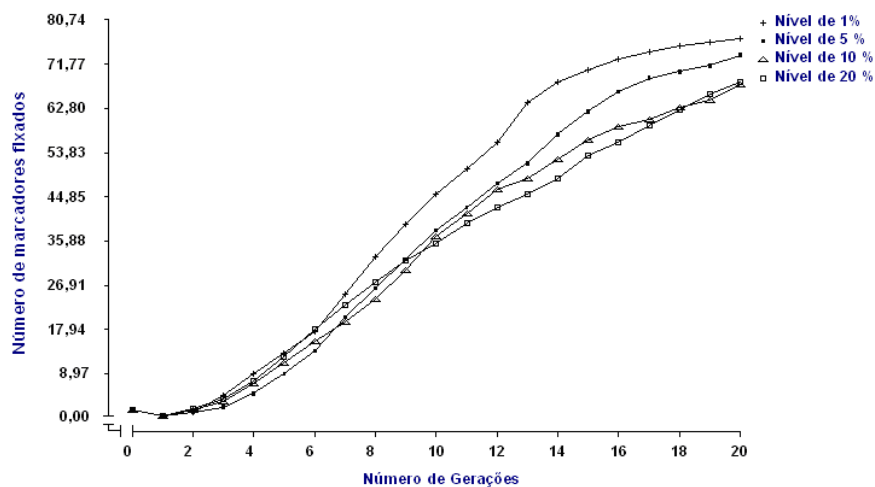


Figura 3 - Número médio de marcadores fixados ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo diferentes níveis de significância.

3.3 Endogamia média e limite de seleção

Os processos de seleção assinalaram aumento no coeficiente de endogamia no decorrer das gerações (Figura 4). Ao praticar seleção consecutiva em uma população, os coeficientes endogâmicos tendem a convergir para valores máximos, em uma escala de 0 a 1 (Breda et al., 2004; Cunha et al., 2004).

O rigor estatístico exigido nas associações entre o genótipo do marcador e a expressão fenotípica do caráter, para níveis de alta significância, pode afetar a variabilidade genética na população. A criteriosa seleção de animais que carregam apenas determinados locos quantitativos de interesse com alta significância reduz a diversidade genética entre os indivíduos, pois somente os que apresentam QTL de maior efeito são selecionados, favorecendo o acasalamento entre indivíduos aparentados. Ressalta-se que este maior coeficiente de endogamia para os níveis de significância de 1% e 5% é decorrente das maiores taxas de fixação de alelos favoráveis, alelos desfavoráveis e marcadores moleculares.

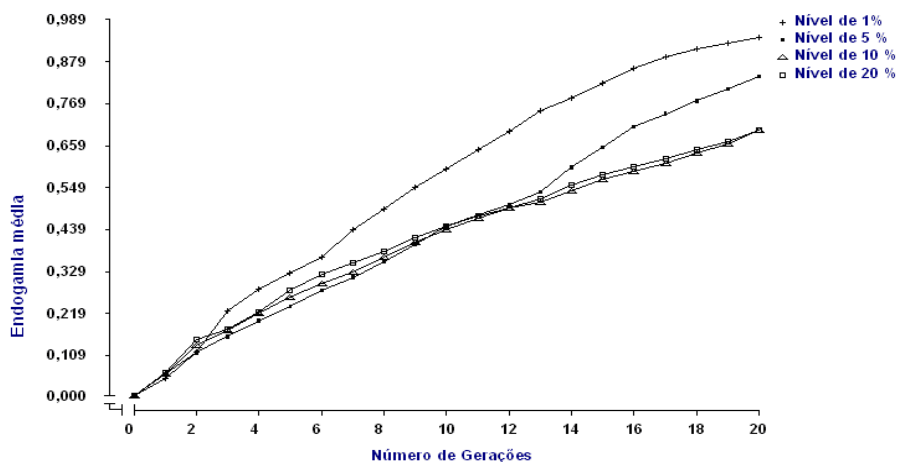


Figura 4 - Endogamia média ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo diferentes níveis de significância.

A inclinação da curva no sentido de reduzir o valor do limite da seleção prejudica os progressos fenotípicos a serem alcançados nas gerações subsequentes sob seleção (Figura 5). Decréscimos mais acentuados nestes valores indicam maior limite da seleção, retardando os incrementos fenotípicos.

Em geral, para os quatro níveis de significância foram observados decréscimos quanto aos valores fenotípicos limites a serem selecionados, ou seja, aumento no parâmetro limite da seleção (Figura 5). Os decréscimos foram visualizados a partir da 4ª geração, em virtude de a fixação alélica ter iniciado em maior magnitude após esta geração, reduzindo a variabilidade genética na população. O limite da seleção praticamente não foi alterado até a 4ª geração devido a mínima fixação de locos gênicos.

De acordo com Falconer (1987), incrementos fenotípicos pela seleção não ocorrem de forma indeterminada, sendo que após algumas gerações sob seleção consecutiva todos os locos benéficos tendem a fixar. Conforme Breda et al. (2004), à medida que os alelos favoráveis se fixam ocorre redução na resposta a seleção, de maneira que, ao cessar a resposta, a população é dita estar no limite da seleção. Desta forma, os processos seletivos que conduzem maiores fixações de alelos proporcionam perda mais acentuada na variabilidade genética, elevando o limite da seleção.

Adotar níveis de significância de menores magnitudes (1% e 5%) favorece a fixação alélica e o aumento da endogamia, resultando em maiores perdas na variância genética. Este fato reduz a resposta a seleção ao longo das gerações, minimizando os ganhos fenotípicos a serem alcançados com a seleção assistida por marcadores devido a elevação do limite da seleção (Reis et al., 2009).

Por outro lado, os níveis de 10% e 20% aumentam o limite da seleção (declínio da curva do valor do limite da seleção) de maneira mais gradual. Eles proporcionam maiores incrementos fenotípicos devido ao menor impacto sobre a fixação de locos gênicos e o coeficiente de endogamia, retardando a perda da variabilidade genética na população.

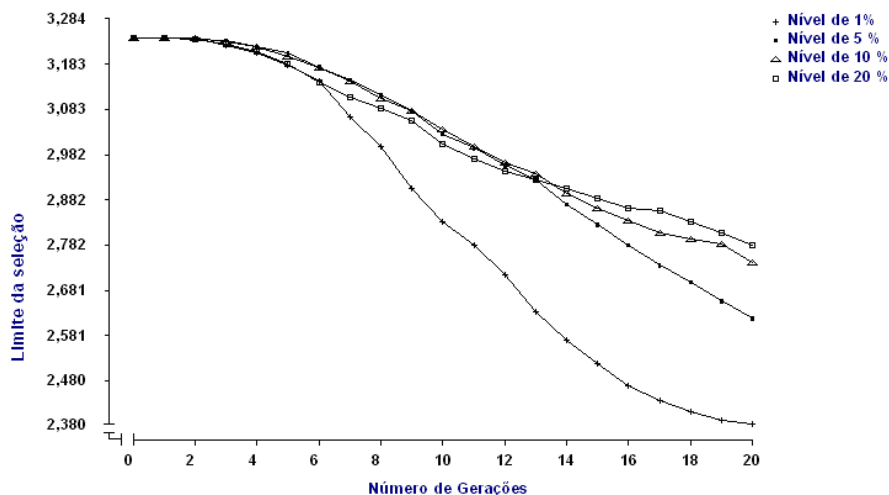


Figura 5 - Limite da seleção ao longo de 20 gerações sob seleção assistida por marcadores, admitindo diferentes níveis de significância.

Conclusões

De acordo com os parâmetros genéticos avaliados, infere-se que os níveis de significância de 1% e 5% resultaram em maior fixação alélica e de locos marcadores, assinalando maior coeficiente endogâmico e limite da seleção. Entretanto, os níveis de 10% e 20% proporcionaram menores fixações alélicas e de marcadores, ocasionando menores coeficientes endogâmicos e maiores incrementos a serem obtidos com a seleção devido ao menor limite da seleção.

JANGARELLI, M.; EUCLYDES, R. F.; CECON, P. R. Estimation of genetic parameters for different levels of significance in selection assisted by markers. *Rev. Bras. Biom.*, São Paulo, v.28, n.3, p.84-95, 2010.

- **ABSTRACT:** It was the main objective to evaluate setting of favorable alleles, unfavorable alleles and of the molecular markers, and its impact on the endogamy coefficient and the selection limit, by using different significance levels in population submitted to the assisted selection by molecular markers, during 20 consecutive generations. The Genesys program (Genetic System) was used for the genome simulation and for the base and initial population. The quantitative characteristic under selection showed heritability of 0,10. The adopted significance levels were of 1%, 5%, 10% e 20%, totalizing four selection processes from the initial available population. The selective processes that adopted lower magnitude levels (1% e 5%) resulted in a higher allele setting tax and of genetic markers because of its higher precision to detect the QTL (Quantitative Trait Loci), resulting, consequently, in higher endogamy levels and selection limits.
- **KEYWORDS:** Setting of alleles; molecular markers; significance levels; QTL.

Referências

- ALZATE-MARIN, A. L.; CERVIGNI, G. D. L.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Seleção assistida por marcadores moleculares visando ao desenvolvimento de plantas resistentes a doenças, com ênfase em feijoeiro e soja. *Fitopatol. Bras.*, Brasília, v.30, n.4, p.333-342, 2005.
- BREDA, F. C.; EUCLYDES, R. F.; PEREIRA, C. S.; TORRES, R. A.; CARNEIRO, P. L. S.; SARMENTO, J. L. R.; TORRES FILHO, R. A.; MOITA, A. K. F. Endogamia e limite de seleção em populações selecionadas obtidas por simulação. *Rev. Bras. Zootec.*, Viçosa, v.33, n.6, p.2017-2025, 2004.
- BULFIELD, G. Strategies for the future. *Poult. Sci.*, Champaign, v.76, n.8, p.1071-1074, 1997.
- BURROW, M. D.; BLAKE T. K. Molecular tools for the study of complex traits. In: PATERSON, A.H. *Molecular dissection of complex traits*. Boca Raton: CRC Press, 1998. p.13-30.
- CARNEIRO, M. S.; VIEIRA, M. L. C. Mapas genéticos em plantas. *Bragantia*, Campinas, v.61, n.2, p.89-100, 2002.
- CARNEIRO, P. L. S.; MALHADO, C. H. M.; EUCLYDES, R. F.; CARNEIRO, A. P. S.; CUNHA, E. E. Endogamia, fixação de alelos e limite de seleção em populações selecionadas por métodos tradicionais e associados a marcadores moleculares. *R. Bras. Zootec.*, Viçosa, v.36, n.2, p.369-375, 2007.
- CUNHA, E. E.; EUCLYDES, R. F.; TORRES, R. A.; LOPES, P. S.; RIBEIRO JUNIOR, J. I.; CARNEIRO, P. L. S. Variabilidade genética e limite da seleção em populações de diferentes tipos de acasalamento. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, Belo Horizonte, v.56, n.2, p.242-250, 2004.
- DEKKERS, J. C. M.; HOSPITAL, F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. *Nat. Rev. Genet.*, London, v.3, n.3, p.22-32, 2002.
- EUCLYDES, R. F. *Genesys: sistema de simulação genética*. Versão 9.1. Viçosa: Fundação Arthur Bernardes – UFV, 2009.
- FALCONER, D. S. *Introdução à genética quantitativa*. Viçosa: Editora UFV, 1987. 279p.
- GUIMARAES, S. E. F. Análise de marcadores genômicos e detecção de QTL e genes candidatos em melhoramento animal. In: PEREIRA, J. C. C. *Melhoramento genético aplicado a produção animal*. 4. ed. Belo Horizonte: FEPMVZ Editora, 2004. p.491-524.
- LI, Z. Molecular analysis of epistasis. In: PATERSON, A. H. *Molecular dissection of complex traits*. Boca Raton: CRC Press, 1998. p.119-130.
- REIS, R. L.; MUNIZ, J. A.; SILVA, F. F.; AQUINO, L. H. Estimativas de variância genética aditiva em populações selecionadas e não-selecionadas via simulação monte carlo utilizando o software R. *Ciênc. Agrotec.*, Lavras, v.33, n.1, p.285-291, 2009.
- RODRIGUES, J. I. S.; MIRANDA, F. D.; FERREIRA, A.; BORGES, L. L.; FERREIRA, M.F. S.; GOOD-GOD, P. I. V.; PIOVESAN, N. D.; BARROS, E.G.; CRUZ, C. D.; MOREIRA, M. A. Mapeamento de QTL para conteúdos de proteína e óleo em soja. *Pesq. Agrop. Bras.*, Brasília, v.45, n.5, p.472-480, 2010.

SCHUSTER, I.; CRUZ, C. D. *Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados*. Viçosa: Editora UFV, 2004. 568p.

SILVA, H. D.; VENCOVSKY, R. Poder de detecção de “Quantitative Trait Loci”, da análise de marcas simples e da regressão linear múltipla. *Sci. Agric.*, Piracicaba, v.59, n.4, p.755-762, 2002.

TAMBARUSSE, E. V.; SEBBENN, A. M.; MORAES, M. L. T.; ZIMBACK, L.; PALOMINO, E. C.; MORI, E. S. Estimative of genetic parameters in progeny test of *Pinus caribaea* Morelet var. *Hondurensis* Barret e Golfari by quantitative traits and microsatellite markers. *Bragantia*, Campinas, v.69, n.1, p.39-47, 2010.

ZHU, J. J.; LILLEHOJ, H. S.; CHENG, H. H.; POLLOCK, D.; SADJADI, M.; EMARA, M. G. Screening for highly heterozygous chickens in outbred commercial broiler lines for QTL mapping to increase detection power. *Poult. Sci.*, Champaign, v.80, n.1, p.6-12, 2001.

Recebido em 21.06.2010.

Aprovado após revisão 21.09.2010.