

# Contribuições à Teoria da Genética em Populações

PROF. F. G. BRIEGER

Secção de Genética da E. S. A. "Luiz de Queiroz"

## INDICE

I — Introdução: — O problema .....	66
II — Considerações preliminares .....	68
III — Populações sem seleção e eliminação .....	74
IV — Populações com reprodução cruzada e seleção ....	79
IV — Populações com autofecundação e seleção .....	99
V — Fatores controladores da eliminação .....	109
VI — Algumas aplicações dos princípios da genética em populações para a genética aplicada .....	112
VII — Algumas aplicações à teoria da evolução .....	121
VIII — Resumo .....	125
IX — Abstract .....	131
Literatura .....	137

— Recebido para publicação em 2-8-1948.

## I — INTRODUÇÃO : — O PROBLEMA (\*)

A genética em populações é um ramo da genética que está ganhando cada vez mais importância, especialmente com relação aos problemas da genética aplicada, seja vegetal, animal ou humana, como também em relação ao problema fundamental da evolução.

O princípio básico da descoberta de Mendel consistia em estudar rigorosamente indivíduos cuja antecendência e descendência eram conhecidas, limitando-se ainda aos mais simples contrastes alternativos nos caracteres de indivíduos cruzados.

Na genética das populações nem um nem outro destes critérios pode ser respeitado. Em vez de conhecer os antepassados de cada indivíduo, conhecemos apenas o conjunto de antepassados e sabemos qual é o processo de reprodução, se autofecundação, cruzamento livre ou combinação de ambos estes processos. As características que distinguem os indivíduos também não são em geral simples diferenças qualitativas e alternativas, mas ao contrário diferenças gradativas e quantitativas.

Queremos por exemplo selecionar indivíduos mais resistentes a doenças ou pragas, mais precoces, mais produtivos, etc. Estes característicos não são devidos à ação fisiológica de simples pares de gens aleles, mas à interação de um número grande de fatores mendelianos. Quando aplicamos o método ortodoxo, chamado "pedigree", mantendo separadas as descendências de cada indivíduo, derivando deles uma ou mais linhas, podemos evidentemente aplicar os métodos da genética comum. Mas este método tem a inconveniência de podermos estudar apenas a descendência de relativamente poucos indivíduos, pois ao contrário o espaço necessário e o volume de trabalho tornar-se-iam excessivos. Esta limitação a poucos indivíduos pode, por sua vez, causar graves prejuízos, pois não sabemos no início quais os indivíduos que são portadores das melhores combinações de gens. O perigo da perda de material de grande valor potencial que assim corremos, será menor quando trabalhamos com populações. Isto não quer dizer que devemos voltar aos processos antigos da seleção massal ou do

---

(\*) Os principais resultados deste trabalho já foram apresentados no Congresso da Sociedade de Biologia, em Setembro de 1947, em Belo Horizonte.

melhoramento "empírico". Evidentemente os processos massais tornam-se muito ineficientes, se aplicados sem os conhecimentos básicos sobre a transmissão hereditária em populações mistas e compostas de indivíduos de constituição e viabilidade variada.

Um estudo das regras da genética em populações poderá resolver a antiga disputa entre os chamados "melhoristas" e os geneticistas. Parece-me bastante evidente que os métodos massais, aplicados empiricamente e não cientificamente não são de modo algum eficientes. Citaremos um exemplo concreto. Os "farmers" cientificamente não treinados, produziram nos Estados Unidos durante o século passado as principais variedades do milho dente norte-americano, o "Reid's Yellow Dent", o "Lancaster Surcropper" dos Hersching e "Krug-Dent" (Anderson 193 ). Mas não devemos esquecer que no caso das duas primeiras variedades, duas gerações de "farmers", pai e filho, trabalharam durante longos anos até obter o resultado final e que simultaneamente centenas de outros "farmers" aplicaram os mesmos processos da "seleção massal intuitiva", sem obter resultados apreciáveis. Se fosse possível calcular exatamente o tempo e os trabalhos gastos em dólares durante o século passado com estes trabalhos, o preço das poucas variedades, finalmente reconhecidas como melhores, ficaria extremamente alto e pouco compensador.

As conclusões obtidas pelos métodos da genética clássica são muito apreciáveis: sabemos como novos caracteres hereditários podem aparecer e até certo ponto, como mutações gênicas podem ser provocados em experimentos controlados. Mas não está ainda bem explicado como os novos tipos podem fixar-se na natureza, não somente mantendo-se na luta da vida, mas ao contrário eliminando os tipos originais anteriores. A importância deste problema é bem evidente nos trabalhos numerosos de um dos mais destacados especialistas contemporâneos, Th. Dobzhansky.

A literatura sobre as regras básicas da genética em população não é muito grande, e ainda é relativamente espalhada.

A situação em plantas que se reproduzem por autofecundação foi discutida e estudada quando se procurava a justificação científica do método de melhoramento, denominado "inbreeding and outbreeding" (East and Jones, 1918).

A regra básica sobre populações com reprodução cruzada, e sem eliminação, é geralmente citada como o teorema de Hardy-Weinberg. (Veja o resumo histórico de Stern 19).

O estudo da genética em populações com referência especial ao problema da evolução em organismos com reprodução cruzada, desenvolveu-se lentamente por trabalhos de Fisher, Haldane, S. Wright e outros, e os resultados da análise matemática estão resumidos em S. Wright (1939) e L. Hogben (1946).

A finalidade inicial dos nossos estudos sobre o assunto era a justificação científica de um novo método do melhoramento do milho que chamo o "método das populações balanceadas". As fórmulas idealizadas e os cálculos feitos deram resultados que permitiram aumentar consideravelmente o número de problemas e tirar conclusões bem mais gerais do que eram esperadas inicialmente. O objeto do presente trabalho é assim dar a derivação de um sistema de fórmulas matemáticas que darão resposta aos principais problemas da genética em populações e tirar conclusões sobre problemas de genética aplicada e de evolução.

Uma discussão detalhada da literatura e a comparação das fórmulas novas dadas com as fórmulas de outros autores, ficarão reservadas para uma publicação futura.

## II — CONSIDERAÇÕES PRELIMINARES

### 1) Métodos de reprodução:

Temos que distinguir dois tipos extremos da reprodução diversa: reprodução cruzada e autofecundação.

Na reprodução cruzada supomos que todos os indivíduos de uma população cruzam-se livremente entre si. Isto acontece em muitas populações de animais quando não haja qualquer preferência de machos ou fêmeas ao se acasalarem. Em plantas dióicas, como o mamoeiro ou o pinheiro, podemos supor que o pólem seja levado indiscriminadamente, por animais ou pelo vento, de qualquer planta feminina. Em plantas hermafroditas como o milho, a reprodução cruzada inclui automaticamente uma certa porcentagem de autofecundação. Se nós temos por exemplo um campo de mil indivíduos que florescem simultaneamente e supomos que o pólem saindo das anteras se mistura livremente, esta mistura será distribuída pelas correntes de ar sobre todas as barbas. Quando uma determinada planta recebe esta mistura do pólem dos mil indivíduos, ela será autofecundada na proporção de um por mil oosferas fertilizadas.

Na natureza encontraremos apenas raramente este caso

realizado na sua forma ideal, e podemos verificar muitas complicações devidas a processos seletivos e eliminativos. Numa população de plantas de milho existirá uma preferência dos indivíduos receberem o pólen de plantas vizinhas, e uma distribuição ao acaso dos indivíduos de constituição diferente poderá compensar o efeito da polinização preferencial entre vizinhos. Se as mariposas escolhessem plantas diferentes de mamão, de acôrdo com o perfume ou a côr das flôres, esta seleção afetaria profundamente a situação e o cruzamento não seria mais livre. Se em animais houvesse preferência no acasalamento, fenômeno esse já experimentalmente comprovado, isto também causaria complicações sendo o cruzamento não mais completamente livre.

O segundo tipo de reprodução em populações é a **autofecundação obrigatória**. Uma aproximação a esta situação encontramos em muitas espécies de plantas, como o trigo, fumo, feijão, etc. nos quais a frequência de autofecundação é entre 95 e 100. Em animais, onde uma autofecundação é impossível, o cruzamento entre irmãos dará, essencialmente, um resultado correspondente.

Em plantas devemos ainda incluir um terceiro caso, intermediário entre os primeiros. Em mamona e em café por exemplo, foi constatado que autofecundação e cruzamento livre são mais ou menos igualmente prováveis. Assim, num lote de mil plantas cada flôr não será autofecundada uma vez para 999 cruzamentos, mas terá 50 flores autofecundadas para cada 50 flores cruzadas. Este caso chamamos **reprodução mista**. (Gurgel 1945, Krug, Mather 1947).

## 2) Processos de eliminação :

Um número bastante grande de processos biológicos pode causar uma seleção em favor de alguns e em prejuízo de outros genótipos, alterando assim o equilíbrio final.

Do ponto de vista do tratamento matemático é apenas necessário na maioria dos casos, distinguir entre duas formas de eliminação : eliminação durante a fase vegetativa e durante a fase reprodutiva.

A **eliminação na fase vegetativa** pode ser constatada nas primeiras fases do desenvolvimento ontogenético : pelo aborto de embriões em animais ou plantas, pela falta de desenvolvimento além do estado larval ou pela falta de germinação, ou finalmente durante qualquer outra fase posterior do desenvolvimento. O número de tipos de eliminação vegetativa é tão

grande de modo que não me parece necessário dar aqui quaisquer citações ou referências bibliográficas.

Os processos biológicos de uma eliminação na fase reprodutiva são em grande parte bastante diferentes em animais e em plantas.

Devemos fazer referência em animais a dois processos. São conhecidos hoje numerosos casos de acasalamento e inseminação preferencial sendo que as espécies e raças de *Drosophila* representam hoje o material melhor analisado (referência a literatura em Patterson 1947, Levene e Dobzhansky de determinados genótipos. Ambos estes processos dão resultado que são idênticos para os nossos fins. Supomos que temos em estudo uma mistura de fêmeas de duas raças A e B, com a presença de machos apenas da raça A. Tanto um acasalamento preferencial entre fêmeas e machos da raça A, como uma redução da fertilidade das fêmeas B, darão o mesmo resultado: uma redução da frequência dos híbridos (AB).

Em plantas superiores temos de levar em consideração, além de uma redução da fertilidade, o efeito dos chamados fatores gametofíticos que foram especialmente estudados em milho (veja literatura em Brieger 1943). Uma competição entre megasporios ou entre tubos polínicos reduz o número de células sexuais que conseguem executar a sua função e produzir zigotos do mesmo modo como esterilidade. Os fatores para auto-esterilidade que causam em numerosos casos também a esterilidade de determinados cruzamentos, agem até certo ponto como o acasalamento preferencial de animais.

Fizemos até agora apenas referências aos processos que atuam na natureza e que podem ter o seu efeito na seleção natural. O resultado de uma seleção dirigida pelo homem não difere, seja na eliminação antes da fase reprodutiva de tipos não desejados, seja na sua exclusão na fase reprodutiva, por qualquer castração.

Os efeitos da eliminação podem ser completos ou parciais, e devemos introduzir, para o uso nas fórmulas um termo que nos permita avaliar quantitativamente os seus efeitos. Usamos para isso o índice de sobrevivência que nos indica a frequência dos indivíduos restantes, depois da eliminação seja na fase vegetativa, seja na fase reprodutiva. A maioria dos autores preferiam tomar em conta a fração de indivíduos eliminados por qualquer processo seletivo, fração esta designada pelo símbolo K por Haldane e pelo símbolo S por Wright. Porém acho preferível empregar ao contrário a frequência de indivíduos ou de células sexuais que restam ainda depois de eliminação, usando a letra R.

Em populações de um só genótipo, podemos determinar as frações de indivíduos sobreviventes diretamente por contagem. Quando porém a população é composta de diversos genótipos, exprimimos em geral as sobrevivências em relação a um deles. Assim, em populações heterozigotas para um par de gens, contendo os três genótipos AA, Aa e aa, é muito comum determinar a viabilidade em relação aos homozigotos "normais" ou "wild type" (por exemplo Wright 1939). Porém isto dá fórmulas assimétricas, e porisso parece-nos melhor determinar a sobrevivência dos dois homozigotos em relação aos heterozigotos Haldane 1926, Wright 1947, Brieger 1948). Voltaremos a este ponto ainda mais tarde.

Também não é de se esperar que os valores R sejam sempre constantes. A sobrevivência é na última análise um característico resultante de processos fisiológicos, e assim depende de numerosos fatores externos, como da temperatura, etc. Ela também pode variar de fração do número de indivíduos de constituição diferente que entrem em competição.

Quando há eliminação vegetativa e reprodutiva, é necessário distinguir as frações correspondentes da sobrevivência global R, pelos sufixos V e R :

Assim temos :

Sobrevivência vegetativa	:	RV
Sobrevivência reprodutiva	:	RR
Sobrevivência global	:	R

sendo  $RV \cdot RR = R$

### 3) Princípios e finalidades das fórmulas :

A análise matemática das mudanças que podemos observar em populações visa o seguinte :

- determinar qual a frequência dos diferentes gens no equilíbrio final da população.
- estudar a alteração das frequências de geração em geração.

Nas fórmulas temos que distinguir duas fases : a composição da população inicial e o equilíbrio final que será atingido com um dos três sistemas de reprodução distinguidos no capítulo anterior, e tomando em consideração ainda os efeitos de processos seletivos, se houver. As fórmulas devem permitir a construção de curvas para determinar as alterações das frequências em gerações seguidas até atingir o equilíbrio final.

A resolução do primeiro e do último problema mencionados acima é relativamente fácil, mas a determinação do número de gerações necessárias para atingir o equilíbrio é um problema muito difícil de ser solucionado. Em certos casos, os autores aplicaram os processos do cálculo diferencial e integral para esse fim. Este processo parece-nos somente admissível quando o número total de gerações necessário para atingir o equilíbrio for tão grande que as mudanças em cada geração serão suficientemente pequenas para que os processos de diferenciação sejam permissíveis. Mas discutiremos numerosos casos onde menos do que 15 gerações já são o suficiente. Podemos também idealizar outras fórmulas, empregando diretamente os princípios de séries matemáticas. Mas a sua aplicação só é possível quando pudermos desprezar todas as potências superiores por serem de dimensões muito pequenas, e isso acontece apenas quando as frequências iniciais dos genótipos ou gens são bastante baixas.

Podemos determinar o número de gerações necessárias para atingir o equilíbrio pela interpolação gráfica de curvas, calculadas ponto a ponto, durante um certo intervalo. Estas curvas aproximam-se assintoticamente ao nível do equilíbrio, e assim será mais uma questão de julgamento subjetivo, matemático ou estatístico, quando consideramos a aproximação suficiente para dizer que o equilíbrio foi praticamente atingido.

A taxa de alteração das frequências dos diferentes tipos hereditários por geração é uma quantidade descontínua, e não temos na realidade uma mudança contínua que possa ser apresentada por uma curva, mas sim saltos que deveríamos representar por um histograma. Matematicamente o emprego de curvas seria apenas justificado quando o número de gerações, isto é, de pontos nas ilustrações gráficas, fosse muito grande e assim as distâncias das abscissas seriam muito pequenas. Mas a representação por curvas não somente é mais fácil tecnicamente, mas além disso mostra muito melhor a lenta aproximação ao equilíbrio final, de modo que preferimos este sistema de representação.

Temos finalmente que mencionar uma convenção genética. Como já foi explicado acima, trata-se em geral na genética em população de diferenças causadas por vários pares de gens que afetam em conjunto os caracteres dos componentes das populações. Para simplificar as fórmulas e mostrar as regras gerais e básicas, faremos referência apenas a segregações monofatoriais, nas quais três genótipos podem ser distinguidos: os dois homozigotos AA e aa e os heterozigotos Aa.

Uma vez estabelecidas as regras básicas para populações com segregações monofatoriais, é fácil chegar às generalizações para segregações polifatoriais, aplicando os princípios da multiplicação de frequências. Quando se trata de gens genéticamente ligados, temos que calcular as frequências gaméticas. Mas uma vez que se trata apenas de processos bem conhecidos e básicos na genética mendeliana clássica, acho desnecessário entrar em mais detalhes.

#### 4) Flutuação seletiva (genetic drift)

Devemos ainda mencionar aqui mais um ponto importante no estudo das populações. As leis e regras podem ser aplicadas apenas em "populações" no sentido estatístico deste termo, isto é, em conjuntos muito numerosos de indivíduos. Em populações de tamanho limitado ou em amostras pequenas, uma complicação pode entrar em ação que S. Wright chama de "genetic drift", o que nós podemos traduzir como flutuação ou oscilação seletiva.

Supomos que esperamos numa geração qualquer  $p$  indivíduos de um determinado genótipo. O número atual esperado em  $N$  indivíduos será então igual a  $p \cdot N$ , com um erro standard, igual a  $\pm p(1-p)N$ . O valor ( $p \cdot N$ ) observado será em geral diferente do valor esperado, de acordo com as leis de variação de acaso, e um desvio relativamente grande será em geral compensado nas gerações seguintes por variações em sentido oposto. Esta compensação torna-se impossível apenas num caso: quando a variação do acaso causa um desvio tal que o valor ( $N \cdot p$ ) torna-se igual a zero, o que significa a eliminação definitiva do respectivo tipo da população.

Esta complicação do desaparecimento total de certos genótipos podemos "a priori" evitar, se escolhermos o valor de indivíduos  $N$  de tal modo que possamos esperar pelo menos um indivíduo de cada genótipo, usando para isso as fórmulas dadas em outro lugar Brieger 1947. Entretanto, do ponto de vista prático, nem sempre será possível empregar um número bastante grande de indivíduos.

### III — POPULAÇÕES SEM SELEÇÃO E ELIMINAÇÃO

#### 1 — Populações de reprodução cruzada.

Para facilitar a compreensão do processo empregado para derivar as fórmulas, iniciaremos a discussão com um caso especial e simples, no qual a população inicial é composta somente de indivíduos heterozigotos. *Aa*. Cada um deles produz células sexuais da constituição *a* e *A*, em números iguais, de modo que a população em conjunto produz 50% de células sexuais em ambos os sexos, com a constituição *A*, e outros 50% da constituição *a*. Estes gametas, combinando-se livremente, darão na primeira geração 25% de indivíduos *AA*, 50% de heterozigotos *Aa* e 25% de outro tipo homozigoto *aa*. Agora teremos, na formação das células sexuais do tipo *A*, 25% provenientes dos homozigotos *AA*, e mais 25% provenientes dos heterozigotos *Aa*. Igualmente teremos 25% células sexuais da constituição *a* provenientes dos homozigotos *aa* e mais 25% provenientes dos heterozigotos. Assim o conjunto de células sexuais da primeira geração será de 50% *A* e de 50% *a*, dando na segunda geração da população novamente 25% *AA* + 50% *Aa* + 25% *aa*: Podemos concluir que o equilíbrio da população já é atingido na primeira geração e se mantém inalterado em todas as gerações posteriores.

Passamos agora para o caso geral, onde os três genótipos são representados na população inicial com as frequências relativas de *u*, *v* e *w* sendo a soma destas três frequências igual a um. Como podemos ver no esquema abaixo, a frequência de células sexuais do tipo *A* será igual a  $(u + v/2)$  e do tipo *a*  $(v/2 + w)$ . Aplicando o teorema da multiplicação de frequências ou probabilidade, podemos facilmente determinar as frequências dos três genótipos na primeira geração, como se vê no esquema. A proporção de células sexuais produzida pela primeira geração é igual àquela da população inicial, isto é, que já chegamos ao equilíbrio.

Se usarmos para a indicação das frequências dos gametas na população em equilíbrio as letras *p* e *q*, nossas fórmulas tornam-se idênticas ao chamado teorema de Hardy-Weinberg. Mas acho preferível manter as letras *u*, *v*, e *w* para explicar claramente a relação entre a população inicial e a população equilibrada, e também para mostrar que o equilíbrio é imediatamente atingido sejam quais forem as frequências iniciais *u*, *v* e *w* dos três genótipos.

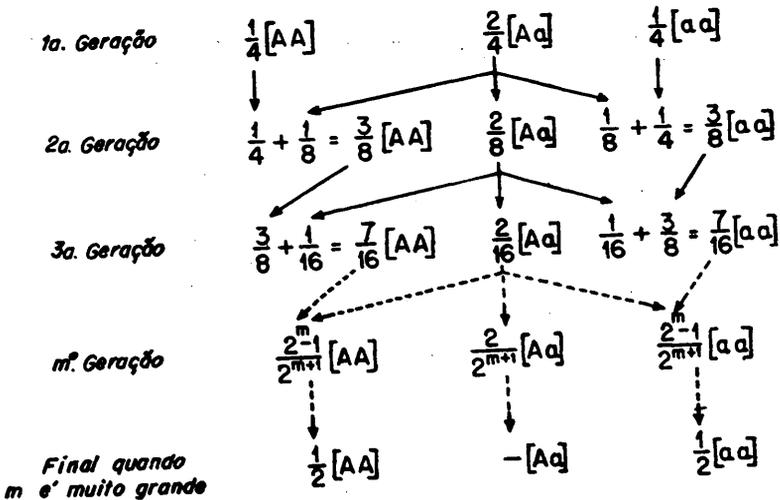
<i>População inicial</i>	$\frac{AA}{u}$	$\frac{Aa}{v}$	$\frac{aa}{w}$
<i>Gametas</i>	$\begin{array}{c} A \qquad \qquad a \\ \hline u + \frac{v}{2} = p \qquad w + \frac{v}{2} = q \end{array}$		
<i>População da 1ª geração Equilíbrio</i>	$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ (u + \frac{v}{2})^2 = p^2 & 2(u + \frac{v}{2})(w + \frac{v}{2}) & (w + \frac{v}{2})^2 = q^2 \\ & = 2pq & \end{array}$		
<i>Gametas</i>	$\begin{array}{ccc} A & & a \\ \hline p^2 + pq & & q^2 + pq \\ = p(p+q) = p & & = q(p+q) = q \\ = u + \frac{v}{2} & & = w + \frac{v}{2} \end{array}$		

**Conclusão :** Em populações com reprodução cruzada e sem qualquer processo eliminativo, partindo de uma população inicial, com qualquer proporção dos genótipos, obteremos, logo na primeira geração já uma condição equilibrada na qual a frequência de gâmetas de um ou outro tipo (A ou a) é igual a frequência dos respectivos homozigotos na população inicial pela metade da frequência dos heterozigotos.

## 2) Populações com autofecundação obrigatória :

Iniciaremos, como no capítulo anterior, a discussão com um caso especial, supondo de novo que a população inicial seja composta apenas de heterozigotos monofatoriais da constituição Aa. Na primeira geração teremos então, de acordo com a primeira lei de Mendel, a proporção de um quarto de cada homozigoto para dois quartos de heterozigotos. Em cada geração posterior será sempre acrescentado a cada um dos homozigo-

tos, um quarto da frequência dos heterozigotos, de modo que a frequência dos heterozigotos diminui cada vez pela metade. Como se pode vêr pelo esquema abaixo, podemos dar as frequências dos três genótipos em gerações seguidas na forma de funções exponenciais do número 2.



Se continuarmos a autofecundação durante um número de gerações muito grande, o valor dos expoentes cresce de tal modo que a frequência dos heterozigotos torna-se infinitamente pequena. No dividendo das frequências dos homozigotos podemos desprezar o valor um, que torna-se muito pequeno em relação ao valor da potência de 2, e assim o valor desta frequência fica igual a 1/2.

Passaremos agora a discutir o caso geral, onde a população inicial será composta dos três genótipos na frequência  $u+v+w = 1$ . Como se vê pelo esquema abaixo, a marcha da mudança das frequências é, essencialmente, a mesma que no caso anterior.

População inicial	$\frac{AA}{u}$	$\frac{Aa}{v}$	$\frac{aa}{w}$
1ª. Geração	$u + v \frac{1}{4}$	$v \frac{2}{4}$	$v \frac{1}{4} + w$
2ª. Geração	$u + v \frac{1}{4} + v \frac{1}{8}$ $= u + v \frac{3}{8} = u + v \frac{2^2 - 1}{2^3}$	$v \frac{2}{8}$	$v \frac{1}{8} + v \frac{1}{4} + w$ $= v \frac{3}{8} + w = v \frac{2^2 - 1}{2^3} + w$
3ª. Geração	$u + v \frac{3}{8} + v \frac{1}{16}$ $= u + v \frac{7}{16} = u + v \frac{2^3 - 1}{2^4}$	$v \frac{2}{16}$	$v \frac{1}{16} + v \frac{3}{8} + w$ $= v \frac{7}{16} + w = v \frac{2^3 - 1}{2^4} + w$
nª Geração	$u + v \frac{2^{n-1} - 1}{2^{n-1}}$	$v \frac{2}{2^{n-1}}$	$v \frac{2^{n-1} - 1}{2^{n-1}} + w$
Final	$u + v \frac{1}{2}$	—	$v \frac{1}{2} + w$

Depende dos valores relativos de  $u$ ,  $v$  e  $w$ , quando podemos considerar as frequências dos heterozigotos como suficientemente pequenas para torná-las iguais ao valor zero. As frequências finais dos genótipos são mais uma vez resumidas no esquema seguinte.

*Frequência*

<i>Genotipo</i>	<i>Inicial</i>	<i>m<sup>o</sup> Geração</i>	<i>Final</i>
AA	$u$	$u + \frac{2^m - 1}{2^{m+1}} v$	$u + \frac{1}{2} v$
Aa	$v$	$\frac{2}{2^{m+1}} v$	—
aa	$w$	$w + \frac{2^m - 1}{2^{m+1}} v$	$w + \frac{1}{2} v$

Podemos constatar que não há um equilíbrio completo, final, do ponto de vista matemático, pois em toda geração nova temos uma diminuição das frequências dos heterozigotos pela metade. Mas a frequência total dos heterozigotos torna-se sempre finalmente tão pequena que se atingirá praticamente um equilíbrio no qual estarão presentes apenas as duas formas homozigotas.

**Conclusão :** Em populações com autofecundação obrigatória não existe, matematicamente, equilíbrio final, mas praticamente a frequência dos heterozigotos aproxima-se ao valor zero, e as dos dois homozigotos se aproximam finalmente a valores que são iguais às suas frequências na população inicial mais a metade da frequência inicial dos heterozigotos.

### 3) Populações com reprodução mista:

Em populações onde os indivíduos se reproduzem tanto por autofecundação e por cruzamento, a situação torna-se complicada, pois temos que tomar em consideração duas tendências opostas: o cruzamento livre tende para o estabelecimento imediato de um equilíbrio entre os três genótipos, enquanto a autofecundação causa uma eliminação lenta, mas, fi-

nalmente, quase completa dos heterozigotos. Poderíamos explicar a situação por fórmulas matemáticas, porém estas são muito complexas, e por isso limitar-nos-emos a dar apenas a solução final em alguns casos, isto é, os valores do equilíbrio para o qual as frequências tendem em população de reprodução mista, partindo de uma população inicial composta unicamente de heterozigotos Aa.

Podemos tirar as seguintes conclusões dos dados que constam no Quadro 1.

Quando a reprodução cruzada ocorre nove vezes mais frequentemente do que a autofecundação, obteremos um equilíbrio já na terceira geração com cerca de 26% para cada homozigoto e cerca de 47% para os heterozigotos. Na situação inversa, sendo a autofecundação nove vezes mais frequente do que o cruzamento livre, chegaremos praticamente a um equilíbrio na décima terceira geração, sobrando apenas 10% de heterozigotos ao lado de 45% de cada homozigoto. Quando os dois processos de reprodução são igualmente prováveis, o equilíbrio será aproximadamente atingido na oitava geração, com frequência igual para os três genótipos, cada um com um valor de 33%.

**Conclusão:** Em populações de reprodução mista se estabelece aproximadamente um equilíbrio, depois de um certo número de gerações dependendo este número de gerações da frequência relativa do cruzamento livre ou da autofecundação dos indivíduos.

#### IV — POPULAÇÕES COM REPRODUÇÃO CRUZADA

##### E SELEÇÃO

###### 1) Considerações gerais :

Para simplificar as discussões, faremos apenas como no capítulo anterior, referências à populações com segregação monofatorial, e precisamos apenas definir melhor a sobrevivência de dois homozigotos e dos heterozigotos. As fórmulas se tornam simples se empregarmos apenas dois índices, exprimindo a sobrevivência dos dois homozigotos em relação aos heterozigotos.

Supomos que a sobrevivência dos três genótipos corresponde aos valores  $x$ ,  $y$  e  $z$ . Dividindo a proporção tripla destes valores pelo valor de  $y$ , obtemos dois valores  $RA$  e  $Ra$  da sobrevivência dos homozigotos  $AA$  e  $aa$ , e em relação à sobrevivência dos heterozigotos que é igual a unidade.

### Relações da Viabilidade

$$\begin{aligned}
 & x [AA] : y [Aa] : z [aa] \\
 & = \frac{x}{y} [AA] : 1 [Aa] : \frac{z}{y} [aa] \\
 & = R_A [AA] : 1 [Aa] : R_a [aa]
 \end{aligned}$$

Os índices R podem ter qualquer valor : desde zero, quando há eliminação completa dos respectivos homozigotos até infinito, quando a sobrevivência de um dos homozigotos é infinitamente maior daquela dos heterozigotos.

Indicamos a sobrevivência global pela letra R, seja R<sub>A</sub> ou R<sub>a</sub>. Devendo frequentemente distinguir a seleção vegetativa e reprodutiva, empregamos para a sobrevivência vegetativa as letras: R<sub>AV</sub> e R<sub>aV</sub> e para a sobrevivência reprodutiva R<sub>AR</sub> e R<sub>aR</sub>.

Os três termos são ligados por uma simples relação algébrica, pois o produto da sobrevivência vegetativa e reprodutiva deve ser igual, por definição, ao valor da sobrevivência total.

$$R_{AV} \cdot R_{AR} = R_A$$

$$R_{aV} \cdot R_{aR} = R_a$$

Na discussão seguinte trataremos em primeiro lugar das fórmulas em geral, para depois discutir quatro casos especiais: quando a sobrevivência dos dois homozigotos é menor que a dos heterozigotos, quando a sobrevivência de um dos homozigotos

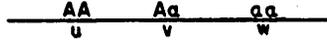
gotos é maior e a do outro menor do que a dos heterozigotos, e quando a sobrevivência de um dos homozigotos é igual e a do outro inferior a dos heterozigotos, e finalmente quando ambos os homozigotos tem maior sobrevivência do que os heterozigotos.

Nestes quatro casos aceitamos que a eliminação, quer seja vegetativa, reprodutiva ou mista, é igual nos dois sexos. Discutiremos também alguns exemplos dos casos mais interessantes de uma seleção diferente nos sexos.

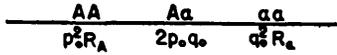
## 2) As fórmulas em geral :

Focalizámos, em primeiro lugar, a questão da determinação das frequências dos três genótipos na fase de equilíbrio.

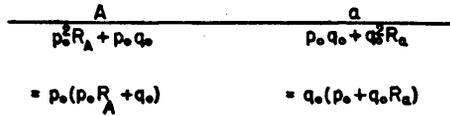
Podemos facilmente derivar fórmulas para a frequência dos dois tipos de gâmetas  $A$  e  $a$  na fase de equilíbrio, fazendo o seguinte raciocínio : O equilíbrio é caracterizado pelo fato de que as proporções de gâmetas em gerações seguidas não mudam mais, sendo ao contrário constantes e iguais. Assim basta calcular a frequência dos gâmetas em duas gerações seguidas e considerando-as como iguais, para obter duas equações, para as frequências  $p$  e  $q$  dos gâmetas  $A$  e  $a$ , o que é matematicamente suficiente para determinar estas duas incógnitas. Conhecendo as frequências iguais a  $u$ ,  $v$  e  $w$ , sendo a soma delas igual a um. A frequência de gâmetas  $A$  e  $a$  é assim igual à frequência dos respectivos homozigotos mais a metade da frequência dos heterozigotos. Denominamos estas frequências de  $p_0$  e  $q_0$ . Calculamos agora as frequências dos três genótipos na próxima geração, tomando em consideração índices de sobrevivência global. Achando os dois tipos de gâmetas para esta geração, basta igualar os termos assim obtidos aos valores  $p_0$  e  $q_0$  e solver as duas simples equações, resultantes para  $p_0$  e  $q_0$ .

Geração  $n$ 

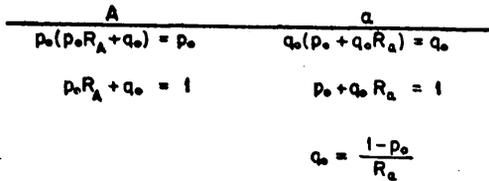
Gametas

Geração  $n+1$ 

Gametas



$$\text{Gametas } [n+1] = \text{Gametas } [n]$$

Substituindo  $q_0$ 

$$p_0 R_A + \frac{1 - p_0}{R_a} = 1$$

$$p_0 = \frac{1 - R_a}{1 - R_A R_a} \quad q_0 = \frac{1 - R_A}{1 - R_A R_a}$$

$$\frac{p_0}{q_0} = \frac{1 - R_a}{1 - R_A} = \frac{S_a}{S_A}$$

Equilíbrio

$$\frac{p_0}{p_0 + q_0} = \frac{1 - R_a}{2 - R_A - R_a} \quad \frac{q_0}{p_0 + q_0} = \frac{1 - R_A}{2 - R_A - R_a}$$

$$= \frac{S_a}{S_A + S_a} \quad = \frac{S_A}{S_A + S_a}$$

As fórmulas finais tanto para a proporção como para a frequência dos dois tipos de gâmetas mostram que os valores  $p_0$  e  $q_0$  são apenas funções dos valores de sobrevivência global  $R$ , ou de eliminação  $S$ , não tendo importância alguma os valores parciais da sobrevivência vegetativa ou reprodutiva, não entrando no cálculo as frequências  $u$ ,  $v$  e  $w$ .

Partindo das fórmulas gaméticas é muito fácil calcular as frequências dos três genótipos zigóticos para a fase do equilíbrio

$$\frac{p_0}{q_0} = \frac{1 - R_a}{1 - R_A}$$

$$\frac{[AA]}{[Aa]} = \frac{(1 - R_a)^2 \cdot R_{AV}}{2(1 - R_a)(1 - R_A)}$$

$$\frac{[aa]}{[Aa]} = \frac{(1 - R_A)^2 \cdot R_{aA}}{2(1 - R_a)(1 - R_A)}$$

Os resultados do cálculo para um número de combinações de valores de  $R$  constam no Quadro 2.

**Conclusão:** Populações monofatoriais reproduzidas por cruzamento livre com eliminação de genótipos, atingem um equilíbrio quando os dois tipos de gâmetas estão presentes em frequências inversamente proporcional aos valores da eliminação global. As frequências dos genótipos zigóticos dependem ainda dos índices da sobrevivência vegetativa. As frequências iniciais dos genótipos são sem importância alguma.

Para calcular as mudanças de geração a geração a partir da população inicial aplicamos o seguinte raciocínio:

Supomos que a frequência dos gâmetas na população inicial era igual a  $p$  para o gen  $A$ , e igual a  $q$  para o gen  $a$ . Podemos facilmente deduzir a frequência dos três genótipos na primeira geração tomando em consideração os valores da sobrevivência global. Pelo mesmo processo podemos deduzir as frequências para todas as gerações seguintes: Introduzimos apenas os termos  $t_1$ ,  $t_2$ , etc. e  $l_1$ ,  $l_2$ , etc., para facilitar a compreensão das fórmulas, como veremos na dedução que segue:

Frequência na população Inicial  $p[A] + q[a] = 1$

$$1^a \text{ Geração} \quad \frac{AA}{p^2 R_{AV}} \quad \frac{Aa}{2pq} \quad \frac{aa}{q^2 R_{AV}}$$

$$\begin{aligned} \text{Gametas} & \quad \frac{A}{p^2 R_A + pq} & \quad \frac{a}{pq + q^2 R_a} \\ & = p(p R_A + q) & = q(p + q R_a) \\ & = p t_1 & = q l_1 \end{aligned}$$

$$2^a \text{ Geração} \quad \frac{AA}{(p t_1)^2 R_{AV}} \quad \frac{Aa}{2 p q t_1 l_1} \quad \frac{aa}{(q l_1)^2 R_{AV}}$$

$$\begin{aligned} \text{Gametas} & \quad \frac{A}{(p t_1)^2 R_A + p q t_1 l_1} & \quad \frac{a}{p q t_1 l_1 + (q l_1)^2 R_a} \\ & = p t_1 (p t_1 R_A + q l_1) & = q l_1 (p t_1 + q l_1 R_a) \\ & = p t_1 t_2 & = q l_1 l_2 \end{aligned}$$

$$\text{Gametas (m-1)} \quad \frac{A}{p \cdot l_1 \cdot l_2 \dots l_{m-1}} \quad \frac{a}{q \cdot l_1 \cdot l_2 \dots l_{m-1}}$$

$$m^a \text{ Geração} \quad \frac{AA}{R_{AV} (p \cdot t_1 \cdot t_2 \dots t_{m-1})^2} \quad \frac{Aa}{2 p q \cdot t_1 \cdot t_2 \dots t_{m-1} \cdot l_1 \cdot l_2 \dots l_{m-1}} \quad \frac{aa}{(q \cdot l_1 \cdot l_2 \dots l_{m-1})^2 R_{AV}}$$

$$\text{Gametas} \quad \frac{A}{p \cdot t_1 \cdot t_2 \dots t_m} \quad \frac{a}{q \cdot l_1 \cdot l_2 \dots l_m}$$

$$t_1 = p R_A + q$$

$$t_2 = p t_1 R_A + q l_1$$

$$t_3 = p t_1 t_2 R_A + q l_1 l_2$$

$$t_m = p t_1 t_2 \dots t_{m-1} R_A + q \cdot l_1 \cdot l_2 \dots l_{m-1}$$

$$l_1 = p + q R_a$$

$$l_2 = p l_1 + q l_1 R_a$$

$$l_3 = p l_1 l_2 + q l_1 l_2 R_a$$

$$l_m = p l_1 t_2 \dots t_{m-1} + q l_1 l_2 \dots l_{m-1} R_a$$

Sobrevivência global  $R_A$  e  $R_a$

Sobrevivência vegetativa  $R_{AV}$  e  $R_{aV}$

Se calcularmos com estas fórmulas séries de valores  $t$  ou  $l$  notaremos que êles serão inicialmente bem diferentes, tornando-se porém quase iguais quando atingirmos o equilíbrio.

Com a ajuda destas fórmulas calculámos várias séries de curvas para diversas combinações de valores de  $R_a$  e  $R_a$  (Fig. 1). Em cada um destes casos considerámos três modalidades: 1) que toda a eliminação fôsse vegetativa; 2) que fôsse apenas reprodutiva, ou 3) que fôsse mista, com contribuição igual de ambos os componentes. Lembraremos que definimos o valor da sobrevivência global como o produto da sobrevivência vegetativa e reprodutiva. Discutiremos em detalhe os exemplos, tabelados nos Quadros e ilustrados graficamente, mais adiante, pondo aqui apenas em destaque alguns pontos gerais.

**Conclusão:** Todas as curvas demonstram claramente o seguinte: as mudanças são inicialmente relativamente acentuadas, aproximando-se depois, asintoticamente, a uma linha horizontal, indicando que o equilíbrio está se aproximando.

**3) Sobrevivências dos homozigotos menores que as dos heterozigotos.**

Limitaremos a discussão de cinco casos com a eliminação de intensidade diferente, mas todos com a mesma proporção inicial dos gens  $A$  e  $a$ , sendo então:  $p$  igual a  $q$  igual a 0,5. As curvas para outras proporções iniciais podem ser calculadas pelas fórmulas ou por interpolação gráfica.

Os cinco casos (Quadro 3 e gráfico Fig. 1) correspondem aos seguintes valores de sobrevivência global:

x	(AA) : y (Aa) : z	(aa) = RA (AA) :	(Aa) : Ra (aa)	RA	Ra
4	(AA) : 5 (Aa) : 3 (aa)	= 0,8 (AA) :	(Aa) : 0,6 (aa)	0,80	0,60
3	(AA) : 5 (Aa) : 2 (aa)	= 0,6 (AA) :	(Aa) : 0,4 (aa)	0,60	0,40
2	(AA) : 5 (Aa) : 1 (aa)	= 0,4 (AA) :	(Aa) : 0,2 (aa)	0,40	0,20
1	(AA) : 5 (Aa) : 0,5 (aa)	= 0,2 (AA) :	(Aa) : 0,1 (aa)	0,20	0,10
0,5	(AA) : 5 (Aa) : 0,025 (aa)	= 0,1 (AA) :	(Aa) : 0,05 (aa)	0,10	0,05

Em cada um destes cinco casos distinguimos ainda as três modalidades: eliminação reprodutiva, vegetativa e mista, sendo que na última ambas as partes foram mais ou menos iguais:

#### Valor da sobrevivência

Valor da sobrevivência		
Reprodutiva	Vegetativa	Total
0,89	0,90	0,80
0,75	0,80	0,60
0,67	0,60	0,40
0,50	0,40	0,20
0,33	0,30	0,10
0,25	0,20	0,05

As frequências dos genótipos no equilíbrio podem ser procuradas no Quadro 2.

Os gráficos da Fig. 1 mostram que a alteração das frequências é no início muito rápida até que as curvas se aproximam às linhas horizontais quase retas, com a aproximação para o equilíbrio.

Se compararmos os atuais valores das frequências podemos constatar o seguinte:

Os três primeiros exemplos foram escolhidos de tal modo que os valores de RA são sempre o dobro dos valores de Ra e deste modo os resultados são bem comparáveis. Podemos deduzir deles que a aproximação ao equilíbrio será tanto mais rápida quando menores forem os valores de sobrevivência ou, com outras palavras, quanto mais forte for a eliminação. No primeiro caso, com os valores de 0,1 e 0,05 para as sobrevivências, precisamos apenas quatro gerações; para os valores de 0,2 e 0,1 são necessárias seis gerações; finalmente para os valores de 0,4 e 0,2 o número necessário são 10 gerações.

Nos casos restantes com valores de sobrevivência de 0,6 e 0,4, e de 0,8 e 0,6 respectivamente, mais do que 20 gerações serão necessárias para atingir uma aproximação até a segunda decimal das frequências (em porcentagens) ou quatro decimais quando expressa em frações.

É interessante notar-se um fato de grande importância biológica: nos casos em discussão as frequências dos heterozigotos tornam-se maiores do que as dos homozigotos, e para poder interpretar melhor os resultados dos cálculos devemos esclarecer qual a situação genética correspondente.

É evidente que se trata de casos nos quais os heterozigotos mostram um aumento de vigor ou uma "Heterosis". Encontramos este fenômeno em muitas espécies de plantas e também em alguns animais acostumados a reprodução cruzada. O tipo mais extremo é representado pelo milho. Heterosis é também um fenômeno muito comum em cruzamentos inter-específicos e a literatura está cheia de exemplos disso.

Trata-se em geral de segregações polifatoriais, e uma heterose acentuada é devida a heterozigotia simultânea de um grande número de gens. De acôrdo com a clássica teoria de East e Jones, o vigor dos híbridos, pelo menos em milho, não era atribuído a heterozigotia de certos gens, mas ao fato que gens dominantes para vigor, ligados estreitamente entre si geneticamente em fase de repulsão, apenas podem-se reunir em híbridos heterozigotos para um número apreciável de fatores dominantes. Esta hipótese ficou de fato até hoje apenas uma "working hypothesis", sem comprovação defini-

tiva. A prova decisiva consistiria na obtenção de uma linhagem dominante homozigótica que não sofreria os efeitos do "inbreeding", mas mantivesse permanente o seu vigor. Parece-me um fato de grande importância que até hoje não foi encontrada nenhuma linhagem desta natureza, e isto apesar do estudo de dezenas de milhares de autores nos últimos trinta anos! Assim talvez deveríamos modificar a hipótese e atribuir o aumento do vigor a heterozigotia gênica, e neste caso as nossas deduções matemáticas sobre o equilíbrio em populações com valores de sobrevivência dos homozigotos menores daqueles dos heterozigotos ganha interesse geral. Assim as deduções que podemos tirar dos exemplos acima discutidos têm evidentemente uma importância geral. Sem antecipar demais os pontos a serem discutidos nos capítulos finais deste trabalho, mencionarei já dois pontos importantes, com referência à genética aplicada e outro à teoria da evolução.

Desde cerca de 10 anos estamos tentando desenvolver um novo método de melhoramento para o milho, o processo da obtenção de "populações heterozigotas balanceadas", isto é, de populações que se mantêm automaticamente vigorosas e heterozigotas. Sabemos que em milho a viabilidade e fertilidade se diminuem com a autofecundação e que como demonstraremos mais tarde a autofecundação automaticamente aumenta a homozigosis. Se acentuarmos ainda a eliminação artificial no campo durante os trabalhos culturais e ainda na colheita, de todos os indivíduos mais fracos, podemos facilmente chegar à uma eliminação muito forte dos homozigotos. Se supomos que, por exemplo, um terço ou mais de todas as plantas germinadas fôsse eliminado, o que ainda não representa um desbaste exagerado, e que as plantas parcialmente homozigotas têm ainda uma redução acentuada na sua fertilidade, chegamos a valores de sobrevivência iguais ou menores do que 0,20. Nestes casos, como demonstram os Quadros 2 e 3, teremos 70% ou mais de plantas heterozigotas no equilíbrio final. Observei que de fato nestas condições de seleção "massal" e reprodução cruzada livre, as populações do milho podem manter o seu vigor.

Assim a expectativa do aparecimento de 70% ou mais de plantas heterozigotas na fase do equilíbrio e o resultado experimental estão de acordo e as nossas deduções matemáticas dão a explicação teórica a um fenômeno observado anteriormente no campo experimental. Voltaremos ao assunto mais tarde.

Passaremos agora a questões sobre o mecanismo da evolução. Uma das grandes dificuldades da teoria da mutação é o

fato de que quase todas as mutações, até hoje observadas, são prejudiciais quando aparecem, de modo que devem desaparecer da população, como demonstraremos num dos capítulos seguintes. Mas a situação será bem diferente se, ao mesmo tempo, os indivíduos heterozigotos para o novo gen mutado fôsse um pouco mais vigoroso ou fértil do que os homozigotos para o gen não mutado. Neste caso, de maior sobrevivência dos heterozigotos, o novo gen, apesar de prejudicial, não desaparece da população, mas ao contrário aumentaria a sua frequência até atingir uma frequência correspondente aos valores do equilíbrio.

**Conclusão:** — Em vista da frequência de casos onde híbridos mostram um aumento de vigor e as vezes de fertilidade, tanto em cruzamentos intra como interespecíficos (heterosis), sofrendo ao mesmo tempo formas homozigotas uma redução do seu vigor e da sua fertilidade (inbreeding), as conclusões as quais chegamos neste capítulo têm grande importância tanto com referência à questões de genética aplicada como à teoria de evolução.

#### 4) Sobrevivência reduzida de um dos homozigotos:

Passaremos agora para o segundo caso que corresponde à segregação de fatores recessivos letais ou semiletais, onde um dos homozigotos, AA tem a mesma sobrevivência que os heterozigotos, e o outro, aa, uma sobrevivência menor. Substituindo nas equações do equilíbrio o valor de 1 para RA, obtemos o seguinte:

#### Casos especiais:

$$R_A = 1,0 \quad 0 < R_a < 1$$

$$\frac{p_0}{p_0 + q_0} = \frac{1 - R_a}{1 - R_a} = 1 \quad \frac{q_0}{p_0 + q_0} = \frac{0}{1 - R_a} = \text{zero}$$

$$0 < R_A < 1 \quad R_a = \text{zero}$$

$$\frac{p_0}{p_0 + q_0} = \frac{1}{2 - R_A} \quad \frac{q_0}{p_0 + q_0} = \frac{1 - R_A}{2 - R_A}$$

Com outras palavras, quando a sobrevivência de um dos homozigotos e dos heterozigotos é igual, e a do outro homo-

zigoto é menor, o equilíbrio é atingido quando sobram na população apenas os homocigotos do primeiro tipo.

O número de gerações necessário para atingir o equilíbrio ou qualquer outro nível pode ser calculado no caso especial, quando há eliminação completa de um dos homocigotos:

$$R_A = 1 : R_a = 0$$

$$l_1 = pR_A + q = 1$$

$$l_1 = p + qR_a = p$$

$$l_2 = p l_1 R_A + q l_1$$

$$= p + qp = p(1+q)$$

$$l_2 = p l_1 + q l_1 R_a$$

$$= p$$

$$l_3 = p l_1 l_2 R_A + q l_1 l_2$$

$$= p \cdot p(1+q) + q \cdot p \cdot p$$

$$= p^2(1+2q)$$

$$l_3 = p l_1 l_2 + q l_1 l_2 R_a$$

$$= p \cdot p(1+q)$$

$$= p^2(1+q)$$

$$l_4 = p l_1 l_2 l_3 + q l_1 l_2 l_3$$

$$= p \cdot p(1+q) \cdot p^2(1+2q) + q \cdot p \cdot p \cdot p^2(1+q)$$

$$= p^4(1+q)(1+3q)$$

$$l_4 = p l_1 l_2 l_3 + q l_1 l_2 l_3$$

$$= p \cdot p(1+q) \cdot p^2(1+2q)$$

$$= p^4(1+q)(1+2q)$$

teremos para  $n^{\circ}$  geração

$$AA : p^2(l_1 l_2 l_3 \dots l_{m-1})^2$$

$$Aa : 2pq(l_1 l_2 l_3 \dots l_{m-1})(l_1 l_2 l_3 \dots l_{m-1})$$

$$aa : q^2(l_1 l_2 l_3 \dots l_{m-1})^2 \cdot R_a = 0$$

$$\frac{[Aq]}{[AA]} = \frac{2pq \cdot l_1 l_2 \dots l_{m-1}}{p^2 l_1 l_2 \dots l_{m-1}}$$

$$= \frac{2q \cdot p \cdot p \cdot p^2(1+q) \cdot p^4(1+q)(1+2q) \dots (1+(m-3)q)}{p \cdot 1 \cdot p(1+q) \cdot p^2(1+2q) \cdot p^4(1+q)(1+3q) \dots (1+(m-2)q)}$$

$$= \frac{2q}{1+(m-2)q}$$

$$\frac{[Aq]}{[Aq] + [AA]} = [Aq] = \frac{2q}{2q + 1 + (m-2)q} = \frac{2q}{1 + mq}$$

$$\frac{[AA]}{[AA] + [Aq]} = [AA] = \frac{1 + (m-2)q}{2q + 1 + (m-2)q} = \frac{1 + (m-2)q}{1 + mq}$$

Resultado  
na  
 $n^{\circ}$  Geração

Assim chegamos a uma fórmula bem simples que nos dá as relações entre as frequências iniciais da população e aquela na  $m^{\circ}$  geração, permitindo o cálculo ou das duas frequências ou do número de gerações.

Para explicar a marcha da seleção, calculamos os cinco casos seguintes, com valores diferentes de sobrevivência :

$$x \text{ (AA)} : y \text{ (Aa)} : z \text{ (aa)} = 1 \text{ (AA)} : 1 \text{ (Aa)} : R_a \text{ (aa)}$$

$$5 \text{ (AA)} : 5 \text{ (Aa)} : 0 \text{ (aa)} = 1 \text{ (AA)} : 1 \text{ (Aa)} : 0 \text{ (aa)}$$

$$5 \text{ (AA)} : 5 \text{ (Aa)} : 1 \text{ (aa)} = 1 \text{ (AA)} : 1 \text{ (Aa)} : 0,2 \text{ (aa)}$$

$$5 \text{ (AA)} : 5 \text{ (Aa)} : 2,5 \text{ (aa)} = 1 \text{ (AA)} : 1 \text{ (Aa)} : 0,5 \text{ (aa)}$$

$$5 \text{ (AA)} : 5 \text{ (Aa)} : 4 \text{ (aa)} = 1 \text{ (AA)} : 1 \text{ (Aa)} : 0,8 \text{ (aa)}$$

Os dados e curvas correspondentes, com frequência inicial de  $p$  (A) igual a  $q$  (a) igual 0,5 constam no Quadro 4, e no gráfico (Fig. 2). É evidente que a aproximação ao equilíbrio é muito mais lenta do que nos exemplos discutidos no caso anterior. Mesmo no caso mais extremo, da eliminação completa dos homozigotos aa, temos depois de 10 gerações ainda cerca de 16% de heterozigotos. Assim a frequência dos gens a decresceu apenas 50% até 16%, ficando ainda muito longe do valor do equilíbrio, que é zero.

**Conclusão :** — Sempre quando a sobrevivência de um dos homozigotos é igual à dos heterozigotos e a sobrevivência do outro homozigoto é menor, o equilíbrio será atingido quando o gen, contra o qual a seleção é dirigida, for completamente eliminado.

O número de gerações para atingir o equilíbrio é muito grande e tanto maior quanto menor a intensidade da eliminação e pode ser contado apenas em dezenas, centenas ou até milhares de gerações.

Do ponto de vista biológico o caso que nós acabamos de discutir é em geral considerado como o mais comum e até típico, como mecanismo da evolução. Ele corresponde à seleção de gens ou mutantes, recessivos, que reduzem o vigor e a viabilidade, isto é, que são letais ou semi-letais. Estes casos davam a impressão de que a seleção natural, e a evolução em geral, são processos muito lentos.

Não há dúvida que uma grande parte de mutações, naturais ou provocadas, são recessivas e afetam, pelo menos no início, desfavoravelmente a sobrevivência, mas como expliquei no capítulo anterior sabe-se muito pouco sobre as diferenças

de viabilidade e fertilidade entre o homozigoto dominante e os heterozigotos. É bem possível que vários gens considerados como simples gens recessivos, dão de fato heterozigotos com viabilidade e fertilidade aumentada, mas de outro lado não pode haver dúvida que muitos gens são de fato sem qualquer efeito fenotípico quando heterozigotos, isto é, são real e completamente recessivos.

Na genética aplicada as conclusões expostas acima, têm também uma grande importância. Elas demonstram que uma seleção simples contra homozigotos recessivos em população de reprodução cruzada, é um processo extremamente ineficiente e lento, levando dezenas ou mais gerações até dar um resultado decisivo, prazo este demasiado para qualquer trabalho de melhoramento.

5) Sobrevivência maior de um homozigoto e menor de outro :

Passamos agora a discutir casos onde a sobrevivência diminui na ordem : homozigotos AA — heterozigotos Aa — homozigotos aa.

A fórmula dada acima para o equilíbrio não pode ser empregada agora, pois aparecem valores de frequência negativos, isto é, sem significado biológico. Mas é fácil de mostrar que devemos distinguir entre o equilíbrio biológico e matemático:

$$R_A > 1 ; 0 \leq R_a < 1$$

$$\begin{array}{ccccc} \text{Inicial:} & & \text{Equilíbrio} & & \text{Equilíbrio} \\ & & \text{biológico} & & \text{matemático} \\ \frac{p(A)}{q(a)} & \longrightarrow & \frac{\text{positivo}}{\text{zero}} & \longrightarrow & \frac{1-R_a}{1-R_A} = \frac{\text{positivo}}{\text{negativo}} \end{array}$$

Assim o equilíbrio biológico será atingido quando os gens desaparecerem da população.

Calculei a marcha da seleção para dois casos apenas, que constam no Quadro 5 e Fig. 3.

$$\begin{aligned} x(AA) : y(Aa) : z(aa) &= RA(AA) : (Aa) : RA(aa) \\ 5(AA) : 4(Aa) : 3(aa) &= 1,25(AA) : 1(Aa) : 0,75(aa) \\ 5(AA) : 2(Aa) : 1(aa) &= 2,50(AA) : 1(Aa) : 0,50(aa) \end{aligned}$$

Podemos tirar conclusões dos dados do quadro 5 e Fig. 3, e fórmulas do modo seguinte:

**Conclusões:** — Quando um homozigoto (AA) tem maior sobrevivência e outro (aa) menor sobrevivência do que os heterozigotos o equilíbrio final será atingido quando permanecerem na população apenas os homozigotos do tipo mais viável (AA).

Este equilíbrio final será atingido tanto mais rapidamente quanto mais a sobrevivência dos homozigotos diferir entre si.

A importância biológica deste tipo de eliminação é clara, pois trata-se do caso de genes letais ou semi-letais, chamados "dominantes", mas que na realidade são apenas parcialmente dominantes. É um fato bem conhecido que estes genes não somente são relativamente raros, mas podem ser mantidos apenas quando compensamos a redução da viabilidade e fertilidade dos heterozigotos por uma seleção artificial bem dirigida em favor do gen semi-lethal ou letal. Sem este cuidado especial, raças como o "Dexter" no gado, a raça "Dunker Pintado" no cachorro, a variedade "aurea em Bôca de Leão, etc., não podem ser mantidas.

#### 6) Sobrevivência superior de ambos os homozigotos:

Se ambos os homozigotos têm índices de sobrevivência diferentes e maiores do que um, encontramos de novo uma situação na qual devemos distinguir entre equilíbrio biológico e o equilíbrio matemático.

$$\begin{array}{c} R_A > 1 ; R_a > 1 ; R_A > R_a \\ \text{Equilíbrio} \\ \text{biológico} \\ \frac{p(A)}{q(a)} \rightarrow \frac{\text{positivo}}{\text{zero}} \\ \rightarrow \frac{\text{positivo}}{\text{negativo}} \rightarrow \frac{\text{zero}}{\text{negativo}} \rightarrow \frac{1-R_a}{1-R_A} = \frac{\text{negativo.}}{\text{negativo}} \\ \text{Equilíbrio} \\ \text{matemático} \end{array}$$

Como no caso anterior, o equilíbrio biológico é atingido antes do equilíbrio teórico matemático, pois quando a frequência de um gen atinge o valor zero, termina o processo de seleção.

Porém sendo as frequências iniciais dos dois gens e a sobrevivência dos dois homozigotos iguais, a situação é diferente. Agora a frequência dos gens permanece inalterada, e as proporções dos genótipos zigóticos dependem apenas dos valores da sobrevivência vegetativa :

$$(AA) : (Aa) : (aa) = RAV : 1 : RaV$$

Com valores da sobrevivência,  $R_v$ , maiores que um, teremos a equação de um mecanismo de isolamento.

A importância biológica deste modo de eliminação, apenas dirigida contra os heterozigotos, é muito restrita. Como único exemplo poderíamos citar cruzamentos interspecíficos entre variedades, bastante distanciadas entre si, onde a forma heterozigota torna-se desequilibrada, perdendo a viabilidade e fertilidade.

### 7) Eliminação diferencial nos dois sexos de um dos homozigotos :

Em todos os casos discutidos até agora supuzemos que a eliminação reprodutiva atingisse igualmente os dois sexos, mas conhecemos numerosos exemplos, onde a seleção no sexo feminino e masculino é bastante diferente. Então não podemos mais aplicar as fórmulas, gerais, derivadas no início deste capítulo, mas fórmulas, especiais. Estas podiam também ser derivadas,, mas serão tão complicadas que não nos parece interessantes. Para mostrar em principio que há pouca diferença entre os resultados de uma seleção reprodutiva igual nos dois sexos de um lado, e uma eliminação diferencial nos sexos, de outro lado. Devemos empregar a média dos dois valores de seleção.

Assim temos na décima geração:

			AA	Aa	aa
Quadro 6	Ra ♀ = 1,00	Ra ♂ = 0,20	68,64	28,44	2,92
	(média igual a 0,60)				
Quadro 4	Ra = 0,50		67,75	29,12	3,13
na quinta geração :					
			AA	Aa	aa
Quadro 6	Ra ♀ = 1,00	Ra ♂ = 0,50	38,76	47,10	14,13
(5.ª geração)	(média igual a 0,75)				
Quadro 4	Ra = 0,80		37,92	47,32	14,75
(6.ª geração)					

**Conclusão:** — Nos casos onde a eliminação reprodutiva é diferente nos dois sexos, podemos tratar a situação essencialmente do mesmo modo como anteriormente, substituindo apenas os valores de sobrevivência em cada sexo por sua média e usar as fórmulas comuns para seleção em populações cruzadas.

Casos de eliminação e sobrevivência diferencial nos dois sexos são muito comuns, especialmente em plantas, e podemos achar muitas referências na literatura. Limitar-me-ei assim em mencionar alguns gens do milho :

**Barren-stalk** — Gen recessivo que determina o desaparecimento completo da espiga lateral, ou a substituição por uma espiga estéril em nós encostados ao chão, não afetando a flecha. Do mesmo modo, do ponto de vista da eliminação, agem gens como *silk-less*, *branched ear*, *Tunicata*, sendo apenas a seleção não tão completa no lado feminino como no caso anterior.

Numerosos gens para esterilidade masculina agem de modo oposto, reduzindo a fertilidade das flechas.

Devemos porém aqui fazer uma ressalva com respeito a estes exemplos. Pelo exposto fica bem evidente que todos estes gens serão eliminados das populações, sendo o equilíbrio final atingido com a sua eliminação completa. Como podemos então explicar que estes gens não sejam raros em milho, aparecendo,

por exemplo, em nossos experimentos com milho sul-americano em Piracicaba, com frequência relativamente grande?

Parece-nos que a antiga explicação como simples gens recessivos está errada, e provavelmente trata-se de casos onde mesmo os homozigotos dominantes para espigas e flechas normais são menos vigorosos do que as formas heterozigotas.

### 8) Eliminação gonofásica :

Mencionámos na introdução, a diferença entre eliminação zigofásica, seja vegetativa ou reprodutiva, e a eliminação gonofásica que existe apenas em plantas. Repetimos mais uma vez o ponto essencial desta distinção.

Na eliminação reprodutiva zigofásica teremos a seguinte situação: uma eliminação contra os heterozigotos, atinge igualmente tôdas as células sexuais produzidas por êles, seja da constituição A ou a.

Na eliminação gonofásica, a constituição das células gonofásicas é decisiva, e uma seleção contra os gens da constituição a não reduz a fertilidade dos homozigotos aa e se dirige nos heterozigotos apenas contra o tipo a, sem atingir os genes da constituição A, dos heterozigotos e dos homozigotos AA.

Não nos parece necessário, para êstes casos relativamente raros, calcular fórmulas matemáticas, e nos limitaremos por isso a dar alguns exemplos, distinguindo nêles ainda duas possibilidades: eliminação gametofítica em um sexo apenas, e eliminação em ambos os sexos.

Os dados do quadro 7 e dos gráficos nas Figs. 5 e 6, mostram que o equilíbrio será atingido quando os gens gametofíticos, responsáveis pela eliminação forem eliminados da população. Esta eliminação é mais rápida quando se processa nos dois sexos e, quando os valores de sobrevivência são baixos, a eliminação gametofítica ou gonofásica é muito mais rápida do que a eliminação zigofásica.

Gens de ação eliminativa na gonófase são encontrados no milho com relativa frequência, e também de um modo geral em plantas auto-estéreis, mas há uma profunda diferença entre êstes dois exemplos.

Nas plantas auto-estéreis não há propriamente uma eliminação dirigida contra qualquer gen individual, mas apenas

contra a formação de homozigotos, impedindo-se o funcionamento dos tubos polínicos em todos os cruzamentos e naturalmente em autofecundação, que podiam resultar na formação de homozigotos. Assim não se trata de um mecanismo geral de eliminação, mas sim apenas de um processo muito especial para impedir a formação destes homozigotos.

Os gens gametofíticos que aparecem numa seleção de determinados gens, são especialmente estudados no milho, onde provavelmente os processos eliminativos são exagerados no sexo masculino devido à necessidade dos tubos polínicos vencerem grandes distâncias nas barbas longas. Conhecemos em milho, e também em *Oenothera*, uns poucos casos de gens eliminativos gonofásicos que agem em ambos os sexos, causando tanto uma concorrência entre tubos polínicos como entre megasporos.

Surge assim de novo um problema biológico: Se a eliminação gonofásica chega rapidamente à eliminação da população dos gens desfavoráveis, como podemos explicar a sua relativa frequência? Eles deveriam ser, ao contrário, demasiadamente raros. Não temos desta vez nenhuma possibilidade de justificar a hipótese que os heterozigotos para estes gens, de ação unicamente gonofásica, sejam mais vigorosos do que os homozigotos. A explicação reside provavelmente num outro fato. Todos os autores que estudaram casos concretos de uma eliminação gonofásica, constataram que a sua intensidade sempre é bem variável, e que em geral é possível separar grupos de indivíduos com eliminação forte, média, fraca, muito fraca, etc.. Estas variações podemos explicar, aceitando a hipótese que fatores modificadores afetem pronunciadamente a intensidade da eliminação. Se eles conseguirem suprimir por completo a ação fenotípica dos gens de eliminação, estes últimos ficarão conservados na população numa fase de inatividade. Em cruzamentos porém eles entram em combinação com outros grupos de modificadores e assim podem recuperar a sua atividade. De fato, podemos observar e estudar a atuação dos gens gametofíticos apenas em cruzamentos, observando anormalidades na segregação mendeliana de gens ligados geneticamente com os gens da eliminação gametofítica.

#### **9) Resumo final sobre eliminação em populações de reprodução cruzada.**

Os resultados principais aos quais chegámos nos capítulos anteriores podemos resumir agora da seguinte forma :

Fórmulas : Importância para a GENÉTICA APLICADA EVOLUÇÃO Importância para a TEORIA DA EVOLUÇÃO

Heterozigotos mais viáveis do que ambos os homozigotos :

**HETEROSIS**  
 HÍBRIDOS F1  
 POPULAÇÕES  
 BALANÇADAS

Mutações recessivas e prejudiciais serão conservadas.

Um homozigoto apenas menos viável

SEMI-LETAIS  
 RECESSIVOS

Gens recessivos e desfavoráveis serão eliminados, exceto quando a taxa de mutação for suficientemente alta.

Heterozitos e um homozigoto menos viável

SEMI-LETAIS  
 PREDOMINANTES

Gens letais e semi-letais parcial ou completamente dominantes serão eliminados.

Heterozigotos menos viáveis do que ambos os homozigotos

Sem importância até hoje

De interêsse como mecanismo de isolamento, apenas quando as frequências iniciais e as sobrevivências forem iguais.

$$RA, < 1 ; Ra < 1$$

$$\frac{p(A)}{1 - Ra} = \frac{Sa}{SA}$$

$$q(a) = \frac{1 - RA}{1 - RA} = \frac{SA}{SA}$$

$$RA = 1 ; Ra > 1$$

$$\frac{p(A)}{1 - Ra} = \frac{0}{1 - Ra}$$

$$q(a) = \frac{0}{1 - Ra} = 0$$

$$RA = 1 ; Ra = 1$$

$$\frac{p(A)}{\text{infinito}} = \frac{\text{infinito}}{\text{infinito}}$$

$$q(a) = \frac{zéro}{zéro} = 1$$

$$RA = 1 ; Ra = 1$$

$$\frac{p(A)}{1 - Ra} = \frac{1 - Ra}{1 - Ra}$$

$$q(a) = \frac{1 - RA}{1 - RA} = 1$$

Quando a seleção é diferente nos dois sexos, podemos, mesmo assim, empregar as fórmulas dadas acima, usando como valor de sobrevivência a média dos valores para os dois sexos.

Finalmente uma seleção gonofásica (fatores gametofíticos) tem de um modo geral os mesmos efeitos do que a eliminação zigofásica reprodutiva somente atingindo, com maior rapidez, o equilíbrio da população com eliminação completa.

#### IV — POPULAÇÕES COM AUTOFECUNDAÇÃO E SELEÇÃO

##### 1) Considerações gerais :

Adotamos as mesmas noções sobre eliminação e sobrevivência como no capítulo anterior sobre as populações de reprodução cruzada, expressando a sobrevivência dos homozigotos em relação aos heterozigotos.

##### 2) As fórmulas em geral :

Supomos que partimos de uma população inicial onde os três genótipos de uma segregação monofatorial estão representados com as frequências de  $u(AA)$ ,  $v(Aa)$  e  $w(aa)$ , supondo ainda que a sobrevivência global tenha os valores  $RA$  e  $Ra$ . Podemos agora calcular as frequências dos genótipos na população quando esta atinge o equilíbrio, empregando o mesmo raciocínio que no capítulo anterior: as frequências de uma geração  $n$  e da geração seguinte  $(n+1)$  devem ser iguais quando há equilíbrio na população.

$$\text{Geração (n)} \quad \frac{AA}{u} + \frac{Aa}{v} + \frac{aa}{w} = 1$$

$$\text{Geração (n)} \quad \frac{uR_A + \frac{v}{4}}{uR_A + v + wR_a} + \frac{\frac{v}{2}}{uR_A + v + wR_a} + \frac{wR_a + \frac{v}{4}}{uR_A + v + wR_a} = 1$$

$$\text{Frequência (n)} = \text{Frequência (n-1)}$$

Heterozigotos:

$$v = \frac{v}{2(uR_A + v + wR_a)}$$

$$uR_A + v + wR_a = 0,5$$

Homozigotos:

$$u = \frac{uR_A + \frac{v}{4}}{uR_A + v + wR_a} = \frac{uR_A + \frac{v}{4}}{0,5}$$

$$v = 4u(0,5 - R_A)$$

$$\frac{u}{v} = \frac{1}{4(0,5 - R_A)}$$

Homozigotos:

$$w = \frac{wR_a + \frac{v}{4}}{uR_A + v + wR_a} = \frac{wR_a + \frac{v}{4}}{0,5}$$

$$v = 4w(0,5 - R_a)$$

$$\frac{w}{v} = \frac{1}{4(0,5 - R_a)}$$

$$u : v : w = \frac{1}{4(0,5 - R_A)} : 1 : \frac{1}{4(0,5 - R_a)}$$

$$\text{Equilíbrio} \left\{ \begin{aligned} &= (0,5 - R_a) : 4(0,5 - R_A)(0,5 - R_a) : (0,5 - R_A) \\ &\frac{u}{w} = \frac{0,5 - R_a}{0,5 - R_A} \end{aligned} \right.$$

Quando devemos tomar em consideração na análise das proporções os efeitos de uma seleção vegetativa, devemos ainda acrescentar os valores da sobrevivência vegetativa, obtendo as proporções seguintes :

$$\frac{[AA]}{[Aa]} = \frac{(0,5 - R_a) \cdot R_{AV}}{4 \cdot (0,5 - R_a) \cdot (0,5 - R_A)}$$

$$\frac{[aa]}{[Aa]} = \frac{(0,5 - R_A) \cdot R_{aV}}{4 \cdot (0,5 - R_a) \cdot (0,5 - R_A)}$$

A fórmula final para a proporção dos homozigotos no equilíbrio tem uma forma quase idêntica à fórmula dos gametas nas populações de reprodução cruzada, com uma diferença interessante: Onde no segundo caso apareceram as diferenças (1-R), encontraremos agora as diferenças (0,5-R). Daí podemos concluir o seguinte:

Quando ambos os valores de sobrevivência têm valores menores do que 0,5, os três genótipos permanecem na população.

Quando um dos homozigotos tem uma sobrevivência maior do que 0,5, o outro menor do que 0,5, só os primeiros se mantêm, à custa dos segundos homozigotos.

Quando finalmente ambos os valores de sobrevivência forem maiores do que 0,5, ambos os genótipos permanecerão presentes.

Podemos também calcular as frequências dos genótipos em cada geração, derivada da população anterior por autofecundação. Como se pode ver, pela dedução dada abaixo, é fácil chegar a uma fórmula geral para a enésima geração.

	AA		AO		OO	
	u	v	w			
População inicial						
1a. Geração	$(u + v \frac{1}{4}) R_{AV}$	$v \cdot \frac{2}{4}$	$(w + v \frac{1}{4}) R_{OV}$			
2a. Geração	$(uR_A + v \frac{R_A}{4} + v \frac{1}{8}) R_{AV}$	$v \cdot \frac{2}{8}$	$(wR_O + v \frac{R_O}{4} + v \frac{1}{8}) R_{OV}$			
3a. Geração	$(uR_A^2 + v \frac{R_A^2}{4} + v \frac{R_A}{8} + v \frac{1}{16}) R_{AV}$	$v \cdot \frac{2}{16}$	$(wR_O^2 + v \frac{R_O^2}{4} + v \frac{R_O}{8} + v \frac{1}{16}) R_{OV}$			
4a. Geração	$(uR_A^3 + v \frac{R_A^3}{4} + v \frac{R_A^2}{8} + v \frac{R_A}{16} + v \frac{1}{32}) R_{AV}$	$v \cdot \frac{2}{32}$	$(wR_O^3 + v \frac{R_O^3}{4} + v \frac{R_O^2}{8} + v \frac{R_O}{16} + v \frac{1}{32}) R_{OV}$			
	$= \left\{ uR_A^m + v \left( \frac{R_A^m}{2} + \frac{R_A^2}{2^3} + \frac{R_A}{2^4} + \frac{1}{2^5} \right) \right\} R_{AV}$	$v \cdot \frac{2}{2^{m+1}}$	$\left\{ wR_O^m + v \left( \frac{R_O^m}{2} + \frac{R_O^2}{2^3} + \frac{R_O}{2^4} + \frac{1}{2^5} \right) \right\} R_{OV}$			
7a. Geração	$\left\{ uR_A^{m-1} + v \left( \frac{R_A^{m-1}}{2} + \frac{R_A^{m-2}}{2^3} + \dots + \frac{1}{2^{m+1}} \right) \right\} R_{AV}$	$v \cdot \frac{2}{2^{m+1}}$	$\left\{ wR_O^{m-1} + v \left( \frac{R_O^{m-1}}{2} + \frac{R_O^{m-2}}{2^3} + \dots + \frac{1}{2^{m+1}} \right) \right\} R_{OV}$			
	$\left\{ uR_A^{m-1} + v \left( \frac{(2R_A)^{m-1}}{2^{m+1}} + \frac{(2R_A)^{m-2}}{2^{m+1}} + \dots + \frac{1}{2^{m+1}} \right) \right\} R_{AV}$		$\left\{ wR_O^{m-1} + v \left( \frac{(2R_O)^{m-1}}{2^{m+1}} + \frac{(2R_O)^{m-2}}{2^{m+1}} + \dots + \frac{1}{2^{m+1}} \right) \right\} R_{OV}$			

$R_A$  e  $R_O$  : Sobrevivência global

$R_{AV}$  e  $R_{OV}$  : Sobrevivência vegetativa

Na fórmula para as frequências dos homozigotos temos dois termos que devemos tomar em consideração separadamente.

O primeiro termo atingirá os seguintes valores, para diferentes níveis de sobrevivência R:

$$u \cdot R_A^{m-1} = 4u \frac{(2R_A)^{m-1}}{2^{m+1}}$$

$$\text{Quando } R_A < 0,5 \quad 2R_A < 1$$

$$4u(2R_A)^{m-1} \longrightarrow \text{muito pequeno}$$

$$\text{Quando } R_A = 0,5 \quad 2R_A = 1$$

$$4u(2R_A)^{m-1} = 4u$$

$$\text{Quando } R_A > 0,5 \quad 2R_A > 1$$

$$4u(2R_A)^{m-1} \longrightarrow \text{infinito}$$

Assim podemos concluir que o termo desaparece por completo quando R for menor do que 0,5, quando a sua importância depende nos casos de R ser igual ou maior do que 0,5 dos valores que atingirá o segundo termo das frequências dos homozigotos.

O segundo termo das fórmulas contém em parêntesis uma série exponencial com propriedades interessantes. Quando R for igual a 0,5 cada membro da série fica sendo igual a um

e o valor total da série torna-se igual a  $m$ , que é o número de gerações. Sendo  $R$  superior a 0,5 o valor da série tende para o infinito.

Tomando agora os dois termos em consideração em conjunto, teremos o seguinte resultado: Quando  $R$  for igual ou não muito diferente de 0,5, o primeiro termo pode ser desprezado, pois  $4m$  será bem menor do que o produto  $m \cdot v$ , mas quando  $R$  se aproxima ao valor um, o primeiro termo ganha em peso, não podendo mais ser desprezado.

### Casos especiais :

$$R_A = 1$$

$$\left\{ uR_A^{m-1} + v \left( \frac{(2R_A)^{m-1}}{2^{m+1}} + \frac{(2R_A)^{m-2}}{2^{m+1}} \dots + \frac{1}{2^{m+1}} \right) \right\}$$

$$= u + v \frac{2^{m-1} + 2^{m-2} \dots + 1}{2^{m+1}} = u + v \frac{2^m - 1}{2^{m+1}}$$

$$R_A = 0,5$$

$$\left\{ u \left( \frac{1}{2} \right)^{m-1} + v \left( \frac{1}{2^{m+1}} + \frac{1}{2^{m+1}} \dots + \frac{1}{2^{m+1}} \right) \right\} R_{AV}$$

$$= \left\{ u \left( \frac{1}{2} \right)^{m-1} + v \frac{m}{2^{m+1}} \right\} R_{AV} = \frac{4u + m \cdot v}{2^{m+1}}$$

Finalmente quando  $R$  for inferior a 0,5 o valor da série se aproximará a um valor finito, característico para cada valor de  $R$ , como se vê pela enumeração que segue:

R	(2R)	Valor final da série exponencial
0,50	1	Infinito
0,45	0,9	10,00
0,40	0,8	5,00
0,35	0,7	3,33
0,30	0,6	2,50
0,25	0,5	2,00
0,20	0,4	1,66
0,15	0,3	1,4286
0,10	0,2	1,25
0,05	0,1	1,11
0	0	1,00

Tomando agora, em conjunto, os dois termos da fórmula para os homozigotos em consideração, podemos tirar as seguintes conclusões: Para valores de  $R$  menores do que 0,5, o primeiro termo torna-se tão pequeno que pode ser desprezado, enquanto que o segundo termo tende para um valor finito. Neste caso teremos para os três genótipos um equilíbrio, o que aliás já explicámos acima, e podemos dar a seguinte proporção tripla para as frequências dos genótipos:

$$1 + (2a) + (2a)^2 + (2a)^3 \dots$$

$$\frac{[AA]}{[Aa]} = \frac{\{1 + (2R_A) + (2R_A)^2 \dots\} R_{AV}}{2}$$

$$\frac{[Aa]}{[aa]} = \frac{\{1 + (2R_a) + (2R_a)^2 \dots\} R_{aV}}{2}$$

Constam do Quadro 8 as percentagens de algumas combinações de valores de RA e Ra, todos menores do que 0,5.

Devido ao fato que a situação biológica e matemática é muito mais simples no caso das populações com autofecundação, podemos abreviar consideravelmente a nossa discussão dos casos especiais.

### 3) Eliminação de ambos os homozigotos.

O Quadro 8 e as curvas da Fig. 7 correspondem à quatro casos especiais com valores de sobrevivência para ambos os homozigotos inferiores a 1.

Os dois casos com sobrevivências superiores a 0,5, isto é,  $RA = 0,8$ ;  $Ra = 0,6$  e  $RA = 0,6$ ;  $Ra = 0,4$  mostram claramente a tendência dos homozigotos com a sobrevivência maior (AA) aumentarem as suas frequências à custa dos outros dois genótipos. Especialmente acentuada é a diminuição da frequência dos heterozigotos.

Nos outros dois casos há aproximação a um equilíbrio para os três genótipos, pois agora os valores da sobrevivência são inferiores a 0,5. No caso  $Ra = 0,4$ ,  $Ra = 0,2$  esta aproximação é muito lenta, mas no caso de  $Ra = 0,2$ ;  $Ra = 0,1$  a predominância dos heterozigotos na população final é muito acentuada, especialmente quando a eliminação se dá toda na fase vegetativa.

As curvas mostram formas muito interessantes, especialmente nos dois casos mencionados em primeiro lugar. A frequência dos homozigotos menos viáveis aumenta no início e consideravelmente, para depois diminuir.

Do ponto de vista biológico estes resultados podem ser interpretados da forma seguinte: Mesmo quando os heterozigotos são mais viáveis do que ambos os homozigotos, aqueles dos homozigotos que forem relativamente mais viáveis e férteis do que os outros, serão os únicos a permanecerem na população, exceto quando a sua viabilidade for bem fraca, e menor do que 0,5. Quando a sua sobrevivência for muito fraca, isto é, menor do que 0,25, os heterozigotos começam a predominar nas populações.

### 4) Eliminação de um dos homozigotos.

Quando um dos homozigotos tem a mesma sobrevivência que os heterozigotos, e o outro uma sobrevivência menor, o equilíbrio final é atingido com o desaparecimento total dos outros homozigotos e dos heterozigotos. Os dados no Quadro 8 e as

curvas dão uma impressão da velocidade com a qual este equilíbrio é atingido; e podemos constatar que ele sempre é consideravelmente superior do que foi achado para as populações com cruzamento livre.

Para chegar praticamente à eliminação total dos genótipos que contêm o gen *a*, precisamos de cerca de 10 gerações quando a sobrevivência dos homozigotos *aa* for igual ou inferior a 0,5. Quando ela for maior, por exemplo igual a 0,8, serão necessários cerca de 25 gerações.

A importância biológica reside no fato que em populações autofecundadas qualquer gen recessivo letal ou semi-letal fica rapidamente eliminado, não restando nem homozigotos nem heterozigotos na população, mas apenas os homozigotos para o gen normal de viabilidade completa.

Quando o valor de sobrevivência de um ou ambos os homozigotos for maior do que um, o valor da série exponencial nas fórmulas cresce muito depressa, de modo que serão atingidos logo valores altos. Com outras palavras, os heterozigotos somem depressa da população, e a velocidade com a qual os homozigotos menos viáveis desaparecem depende da proporção da sobrevivência dos dois homozigotos.

A importância biológica destes fatos é a seguinte:

Gens semi-letais ou letais predominantes (com sobrevivência de um homozigoto maior que 1 e do outro menor) desaparecem relativamente bem depressa da população, sobrando apenas os homozigotos do tipo bem viável.

Sem entrar numa discussão detalhada, podemos repetir o que foi já dito no capítulo IV, 5. Podemos usar as fórmulas comuns, empregando as médias dos valores da sobrevivência nos dois sexos.

### 5) Eliminação gonofásica.

A eliminação gonofásica pode tomar um aspecto especial em populações autofecundadas, quando há uma eliminação nos heterozigotos. Isto acontece sempre em populações de reprodução cruzada, pois aqui imaginamos que todos os gâmetas formam uma mistura com a qual é efetuada a fertilização. Quando porém há autofecundação, uma mistura de genótipos dos gâmetas é encontrada apenas nos heterozigotos, de modo que o efeito da competição se faz sentir apenas nêles. Assim uma competição dos tubos polínicos ou de megaspórios, altera a proporção dos descendentes dos heterozigotos. O resultado final será assim apenas a eliminação dos heterozigotos, e uma

certa alteração na proporção dos homozigotos. Gens gametofíticos podem assim ser preservados em plantas autofecundadas.

9) **Resumo final sôbre eliminação em populações reproduzidas por autofecundação.**

**Heterozigotos mais viáveis do que ambos os homozigotos :**

**HETEROSIS**

$0,5 < RA < 1 ; 0 = Ra < 0,5 ; RARa$ Equilíbrio: Sômente homozigotos AA	Eliminação rápida
$0 < RA < 0,5 ; 0 < Ra < 0,5$  Equilíbrio: Presença dos três genótipos em proporção característica para cada valor de RA e Ra	Equilíbrio entre os três genótipos Possibilidade de preservar populações balanceadas, sem perda de gens.

**Heterozigotos e um homozigoto menos viável**

**SEMI-LETAIS PREDOMINANTES**

$RA > 1 ; Ra < 1$ Equilíbrio: Sômente homozigotos AA	Eliminação rápida
---	-------------------

**Heterozigotos menos viáveis do que ambos os homozigotos**

$RA > 1 ; Ra > 1 ; RA > Ra$ Equilíbrio: Sômente homozigotos AA	Eliminação rápida
---	-------------------

Este resumo demonstra claramente que a principal importância da autofecundação obrigatória em populações é que ela causa uma eliminação rápida em quase todos os casos considerados dos heterozigotos e dos homozigotos para gens que causam menor viabilidade ou fertilidade.

Do ponto de vista da evolução chegámos a conclusão que plantas, reproduzidas por autofecundação natural, devem não sômente ser praticamente livres de gens letais ou semi-letais, exceto quando êles aparecem de novo por mutação, fato êste corroborado pelas observações experimentais em espécies como fumo, feijão (gênero *Phaseolus*), ervilha comum, trigo, etc.. Igualmente evidente, e comprovado por observações diretas, é que nestas espécies qualquer planta deve ser alta ou completamente homozigota.

## V — Fatores controladores da eliminação.

### 1) Considerações gerais :

Pelo que foi discutido nos capítulos anteriores ficou evidente que podemos classificar os principais fatores que controlam a marcha da eliminação em três categorias :

- a) Variação das frequências iniciais.
- b) Variação da sobrevivência ou da intensidade de eliminação.
- c) Variação do modo de reprodução.

Não tomamos em consideração aqui as complicações devidas a uma inconstância dos gens. Uma vez que a taxa normal de mutação é bastante baixa, ela terá um papel bastante secundário nos casos em discussão nesta publicação. Por exemplo, uma taxa de mutação de um por mil, será capaz de contrabalançar apenas uma eliminação muito fraca, correspondente a um índice de sobrevivência de pelo menos 0,999, sendo que taxas ainda menores do que 1:1000 não são raras na natureza.

### 2) Variação da frequência inicial dos gens ou genótipos:

Trataremos em primeiro lugar de populações com reprodução cruzada, e reunimos nos gráficos da Fig. 8 uma série de curvas que correspondem tôdas á mesma taxa de sobrevivência :

Sobrevivência	AA	aa
Vegetativa	0,80	0,60
Reprodutiva	0,75	0,67
Global	0,60	0,40

Assim, dos três fatores em consideração neste capítulo, dois são aceitos como constantes : o modo de reprodução e o índice de sobrevivência.

Podemos tirar do Quadro 2 a informação que o equilíbrio final será estabelecido neste caso quando os três genótipos estão presentes nas seguintes proporções :

Eliminação mista	AA	Aa	aa
RA = 0,6 ; Ra = 0,4	33,33%	55,56%	11,11%

Consideramos diversas frequências iniciais dos dois gens A e a, desde valores de  $p(A)$  igual a 0,999;  $q(a) = 0,001$  até a proporção inversa de  $p(A) = 0,001$ ;  $q(a) = 0,999$ .

A forma das sete curvas para cada um dos dois homozigotos mostra que elas se aproximam ao nível do equilíbrio, quer crescendo ou decrescendo do seu valor inicial. As curvas dos heterozigotos mostram uma forma mais interessante. Quando a frequência inicial do gen A, ao qual foi atribuída a maior sobrevivência, for presente inicialmente com um valor superior a 0,5, a frequência dos heterozigotos aumenta lenta e constantemente até atingir o equilíbrio. Mas quando a frequência inicial do gen A for inferior ao valor de 0,5, a frequência dos heterozigotos cresce até ultrapassar o valor do equilíbrio, para depois, diminuindo, aproximar-se a êle.

A velocidade da aproximação ao equilíbrio é bastante diferente nos sete casos. Quando começamos com apenas 0,001 (A) : 0,999 (a) o espaço representado no gráfico por quinze gerações, nem de longe é suficiente, sendo necessárias algumas centenas de gerações. Para a série das curvas que seguem, com  $p(A)$  igual a 0,01, a aproximação em 15 gerações não é muito boa, porém cerca de 25 a 30 serão razoavelmente suficientes. Para os demais cinco casos desde  $p(A) = 0,10$ ,  $q(a) = 0,90$  até  $p(A) = 0,999$ ,  $q(a) = 0,001$  um número de apenas quinze gerações ou menos ainda será praticamente suficiente para que a população atinja a sua estabilidade.

Quanto mais a proporção inicial dos gens se aproximar a uma proporção inversa à dos valores de sobrevivência, tanto mais rápida será a aproximação ao equilíbrio, e quando o valor inicial for igual a esta proporção, então existiria equilíbrio desde o início, e em vez de curvas, obteríamos, no gráfico, linhas horizontais.

Podemos resumir êstes resultados da forma seguinte:

Quanto mais perto fôr a proporção inicial dos gens ao valor recíproco da proporção das sobrevivências, tanto mais rápido se atingirá o equilíbrio. Com os valores médios de sobrevivência escolhidos, obteremos o equilíbrio em cerca de 15 gerações, ou menos, para frequências iniciais do gen mais viável entre 0,99 e 0,10. Quando a frequência inicial for cerca de 0,01, serão necessárias algumas dezenas, e quando ela fôr de 0,001, algumas centenas de gerações.

As curvas das frequências dos homozigotos aumentam ou diminuem, até atingirem o nível do equilíbrio, mas as curvas dos heterozigotos aumentam o seu nível até aquele do equilíbrio apenas quando a frequência do gen A, mais favorecido, for inicialmente maior do que 0,50; porém, quando a sua frequência inicial fôr menor do que 0,50, as frequências dos heterozigotos sobem primeiro além do nível do equilíbrio, para depois baixar de novo.

### 3) Variações da sobrevivência.

Escolhemos como exemplo um caso, onde a frequência dos dois gens era inicialmente igual e onde houve reprodução por cruzamento livre. Supomos ainda que a sobrevivência numa primeira fase era a mesma como escolhida no capítulo anterior: ( $R_A = 0,6$ ,  $R_a = 0,4$ ). Supomos ainda que houve uma mudança brusca numa fase intercalada, invertendo-se a proporção das sobrevivências, de modo que agora o gen *a* é o mais favorecido e o gen *A* o menos viável e fértil. Aceitamos no exemplo para cada uma das três fases um prazo de quinze gerações que é suficiente para atingir o equilíbrio, de acordo com o explicado no capítulo anterior.

As curvas da Fig. 9 são suficientemente explícitas, de modo que não precisam ser explicadas com muitas palavras. Ficou evidente que a proporção dos genótipos se altera profundamente na fase intercalada, mas que apesar do distúrbio causado pela alteração dos valores da sobrevivência na fase intermediária, o equilíbrio inicial se restabelece rapidamente na última fase.

Devemos fazer referência aqui a um trabalho muito importante de Wright e Dobzhansky (1947) que demonstram curvas correspondentes a um caso experimentalmente estudado em *Drosophila*. Uma vez que o espaço de tempo para cada experimento nesse trabalho era de poucas gerações, não se chegou com certeza ao equilíbrio final.

### 4) Variação do modo de reprodução.

Uma variação do modo de reprodução acontece muitas vezes em nossos experimentos, quando por exemplo, em milho, espécie normalmente cruzada, praticamos autofecundações seguidas na fase experimental chamada de "inbreeding". Em animais muitas vezes aplicamos, em vez do cruzamento livre, acasalamentos entre parentes ou irmãos. Na natureza uma mudança na reprodução pode acontecer quando uma espécie atinge, com poucos indivíduos, um território novo, de modo que os poucos indivíduos ou se autofecundam de preferência, por falta de outros indivíduos da mesma espécie, ou se acasalam de preferência entre parentes, pela mesma razão da falta de indivíduos.

No exemplo escolhido, partimos de uma frequência inicial dos gens igual a  $p(A) = 0,9$ ,  $q(a) = 0,1$ , com os mesmos valores de sobrevivência já usados nos dois exemplos anteriores, como valores médios. (Fig. 10)

A alteração profunda devida à introdução da autofecundação é bem notável, e se nós continuássemos a autofecundação nestas condições por mais algum tempo, o gen menos viável desapareceria por completo e irremediavelmente, da população. Estando o gen ainda presente, quando voltamos para o cruzamento livre, a população volta de novo para o seu equilíbrio anterior.

Estes resultados já eram bastante conhecidos na genética aplicada, onde usamos justamente algumas autofecundações para eliminar gens indesejáveis em espécies de plantas, ou cruzamentos entre parentes em animais, que normalmente se reproduzem por cruzamento livre.

Nas questões de evolução parece-nos ser interessante poder agora explicar muito bem o fato que uma espécie que se distancia durante a sua filogenia do seu centro de origem, sofre uma diminuição sensível da sua riqueza em gens, paralela à distância do centro da origem.

## VI — ALGUMAS APLICAÇÕES DOS PRINCÍPIOS DA GENÉTICA EM POPULAÇÕES PARA A GENÉTICA APLICADA.

### 1) Considerações sobre os métodos da genética aplicada.

Nos capítulos anteriores distinguimos sempre dois tipos extremos: populações com reprodução cruzada e outras reproduzidas por autofecundação. Agora devemos discutir dois outros contrastes que às vezes são confundidos com os primeiros, mas que somente em certos casos coincidem com eles: Seleção massal e método pedigree.

Na seleção massal eliminamos numa população um número de indivíduos, sementes, etc., ficando com os outros escolhidos, para a continuação. Os descendentes destes indivíduos são de novo misturados antes de se executar nova seleção e eliminação.

No método pedigree, de outro lado, controlamos não somente o processo de reprodução, mas mantemos separados os descendentes de cada cruzamento ou autofecundação.

O primeiro método, que denominamos de seleção massal, é às vezes chamado um método "puramente empírico" como se fôsse possível hoje ainda fazer qualquer trabalho de real melhoramento "pelo empirismo puro", desprezando-se por completo todos os conhecimentos da ciência moderna, da genética, da estatística ou da biologia em geral. Infelizmente podemos constatar, que há autores que preferem admitir alguma ignorância

neste sentido e que ainda justificam este empirismo com argumentos aparentemente científicos.

Existe apenas uma certa explicação desta atitude. As leis de Mendel e de Morgan, na sua forma mais simples e básica, não podem ser diretamente aplicadas aos problemas práticos, do mesmo modo que não podemos calcular o trajeto de um foguete pela aplicação das leis da gravidade ou da atração das massas em vácuo. Para poder aplicar as leis naturais básicas de qualquer campo, seja físico, químico ou biológico, a casos concretos da ciência aplicada, temos sempre que introduzir restrições, tomando em consideração os numerosos fatores que ficam incontroláveis ou pelo menos inseparáveis dos agentes principais, devemos tomar em consideração na seleção justamente as leis e regras da genética em populações.

Evidentemente devemos distinguir claramente entre dois problemas bem diferentes: qual o modo de reprodução mais preferível: cruzamento livre ou autofecundação, e qual o modo de proceder mais vantajoso: manter os descendentes de todos os indivíduos juntos, isto é, o método massal, ou deixar bem separados os descendentes de todos os indivíduos, quer tenham sido autofecundados ou cruzados, isto é, método pedigree. A resposta depende naturalmente da finalidade visada em cada caso concreto.

Os dois problemas principais que temos de solucionar nos trabalhos da genética aplicada são: a) eliminação de tipos indesejáveis e a obtenção de uma relativa pureza ou homozigotia, problemas que podemos resumir com a questão de homogeneização e b) a obtenção de uma alta produtividade que exige, em muitos de seus casos, um alto grau de heterozigotia. Assim, em se tratando de tendências realmente antogônicas e em direções opostas, é claro que os métodos a seguir devem ser bastante diferentes.

## 2) Métodos de homogeneização.

Trataremos em primeiro lugar da HOMOGENEIZAÇÃO, considerando primeiramente a simples eliminação de gens recessivos. Assim não haverá distinção entre os homozigotos dominantes e os heterozigotos. Na terminologia usada na parte anterior trata-se evidentemente de casos onde  $R_A = 1$ ,  $R_a$  inferior a um. Demonstrámos que a eliminação de gens será muito lenta quando se tratar de reprodução cruzada, e muito rápida quando aplicar-se a autofecundação. Como exemplo escolhemos um caso em que  $R_a$  é igual a zero, onde podemos determinar o número de gerações necessárias para que a frequência do gen.  $a$  diminua do valor inicial para  $pm$ .

$$R_A = 1 \quad R_a = 0$$

*Cruzamento livre*

$$[Aq] = 2q_m := \frac{2q}{1 + mq}$$

$$m = \frac{1}{q_m} - \frac{1}{q}$$

*Autofecundação :*

$$\frac{(AA)}{(Aa)} = \frac{u \cdot 2^{m+1} + v(2^m - 1)}{2v}$$

$$(AA) = u = 1 - 2q \quad (Aa) = v = 2q \quad (aa) = 0$$

$$\frac{(AA)}{(Aa)} = \frac{2^{m+1} - 2q \cdot 2^{m+1} + 2q \cdot 2^m - 2q}{4q}$$

$$= \frac{2^{m+1}(1-q) - 2q}{4q} = \frac{2^m(1-q) - q}{2q}$$

$$\frac{(Aa)}{(AA) + (Aa)} = \frac{2q}{2^m(1-q) + q} = 2q_m$$

$$2^m = \frac{q \cdot (1 - q_m)}{(1 - q) \cdot q_m}$$

$$m = \log \left( \frac{q \cdot (1 - q_m)}{(1 - q) \cdot q_m} \right) : \log 2$$

Com a ajuda destas fórmulas foram calculados os dados que constam no Quadro 11. A vantagem da seleção com autofecundação é tão evidente, que parece desnecessária qualquer discussão. Devemos, porém, lembrar que estes resultados podem ser obtidos, com certa probabilidade, apenas se nós trabalharmos com populações bastante grandes, pois ao contrário, sérias complicações deverão ser tomadas em consideração. A variação do acaso poderá afetar de modo tanto vantajoso como desvantajoso o processo da seleção, e este efeito da variação do acaso chegando ao seu extremo, fará cair a frequência de um dos genótipos até zero. Atingido o gen que queremos eliminar, o trabalho de seleção está terminado imediatamente, mas atingindo ao contrário, os homozigotos que queremos conservar, a situação se inverte e temos que iniciar de novo uma seleção, numa população composta de heterozigotos.

Se aplicarmos além da autofecundação obrigatória, ainda o método "pedigree", o trabalho torna-se mais rápido, pois agora poderemos já nas primeiras gerações observar diretamente quais as linhagens que não segregam mais, dando assim por terminado o nosso trabalho de seleção.

Em segundo lugar estudaremos casos nos quais não estamos interessados em eliminar determinados genótipos ou gens, mas onde queremos atingir um alto grau de homozigotia. Supomos, para simplificar a discussão que todos os genótipos, homozigotos ou heterozigotos fôssem igualmente viáveis e férteis. Sabemos, das fórmulas discutidas acima, que neste caso e com reprodução cruzada, permanecem na população todos os genótipos, tanto os homozigotos como os heterozigotos. Para atingir a homozigotia, pois o cruzamento livre não é um processo apropriado, devemos recorrer à autofecundação obrigatória, e surge então a pergunta: durante quantas gerações devemos continuar com a autofecundação?

Sabemos que a frequência de cada um dos homozigotos AA como aa, será na mesma geração igual a  $v \cdot (2m - 1) : 2m + 1$ , mais a frequência inicial dos homozigotos, mas para simplificar a situação suporemos que haveriam inicialmente apenas indivíduos heterozigotos. Neste caso a frequência de qualquer homozigoto AA ou aa, será igual a  $(2m - 1) : 2m$ .

Admitimos ainda que inicialmente os indivíduos sejam heterozigotos para 30, 20, 10 e 5 pares de fatores.

Podemos agora facilmente calcular, para a mesma geração, a frequência dos indivíduos completamente homozigotos, ou heterozigotos para 1, 2, 3, etc., pares de fatores. Para isso é suficiente calcular os termos do binômio:

$$\left( \frac{2^m - 1}{2^m} + \frac{1}{2^m} \right) n$$

O Quadro 12 dá as frequências dos indivíduos totalmente homozigotos numa população que era inicialmente heterozigota para 5, 10, 20 e 30 pares de fatores para a terceira, quarta, quinta e sexta geração de autofecundação. De acôrdo com êste quadro parece-nos necessário, para atingir homozigotia com bastante frequência, continuar as autofecundações pelo me nos durante seis gerações.

Em muitos casos, porém, não será realmente necessário atingir um grau tão alto de homozigotia.

Calculámos, então, para a segunda, terceira e sexta gerações de autofecundação de populações heterozigotas para 30, 20, 10 e 5 pares de fatores os termos sucessivos do binômio, dado acima, para conhecer as frequências de genótipos, heterozigotos para nenhum, um, dois, etc., pares de fatores (Quadro 13).

Começamos a discussão com a terceira geração, e aplicamos o limite de 5% de significância. Acumulamos as frequências dos genótipos sucessivamente, heterozigotos para nenhum, um, dois, etc., pares de fatores, até que a sua soma atinja ou ultrapasse justamente o valor de 0,95. Assim podemos considerar como improvável de se achar na população da 3.a geração um indivíduo heterozigoto para mais pares de gens do que a última classe incorporada na frequência acumulada.

Podemos considerar como provável que 95% dos indivíduos serão heterozigotos para nenhum até 7 pares de fatores nas descendências de heterozigotos para 30 pares de gens. A heterozigotia atingiria então um máximo de um quarto dos fatores envolvidos. Aproximadamente a mesma proporção encontramos para as demais populações individuais heterozigotas, para 5 até 10 pares de gens. Em muitos casos de melhoramento podemos considerar tal grau de homogeneização como satisfatório, especialmente quando uma homozigotia excessiva cause uma perda demasiada de vigor.

Quando queremos uma homozigotia quase absoluta, devemos continuar a autofecundação até a sexta geração, pois então com uma probabilidade inferior a 1% (ou apenas uma vez em cem) um indivíduo será heterozigoto para um par de fatores, em qualquer dos cinco tipos de populações heterozigotas que tomamos em consideração.

A aplicação de apenas duas autofecundações dá, porém, um resultado muito pouco satisfatório, e não parece muito

compensadora. Neste caso cerca de 9% incluem, todos genótipos desde homozigotos até heterozigotos para mais do que um sétimo e um oitavo dos pares de fatores mendelianos, e os tipos mais homozigotos por sua vez são bastante raros.

Os dados do Quadro 13 mostram que o aumento da eficácia da autofecundação da segunda para a terceira geração é aproximadamente o mesmo do que da terceira para a sexta geração.

Temos agora ainda de resolver qual o processo que será preferível: o massal ou o pedigree. Evidentemente daremos preferência ao último.

Uma população conjunta de todos os indivíduos não permite tirar qualquer conclusão sobre o grau de homozigotia atingido, e a seleção dos indivíduos dentro da população para a continuação do trabalho de autofecundação é bastante difícil, por falta de um critério seguro. Dentro de uma população, composta do conjunto dos descendentes dos indivíduos autofecundados, os indivíduos mais fortes podem ser os mais heterozigotos ou ao contrário, homozigotos com maior resistência contra o "inbreeding", quando os indivíduos mais fracos poderão ser aquelas que, com pouca homozigotia, já sucumbem ao "inbreeding".

A comparação entre os indivíduos irmãos das linhagens pedigree nos permite distinguir entre as linhagens que ainda têm uma segregação mais forte e outras mais homozigotas. Além disso, podemos distinguir as linhagens que mais suportam as autofecundações daquelas que rapidamente se enfraquecem.

Um outro ponto importante representa a questão: quantas linhagens pedigree devem ser encaminhadas e continuadas, e quantos indivíduos por geração deveriam ser estudados? A resposta será naturalmente quanto mais, tanto melhor, mas na prática isso torna-se difícil pelas limitações de espaço, da mão de obra e da assistência técnica. A questão da subdivisão das linhagens iniciais pode ser decidida com mais segurança. Mostrámos que os indivíduos da terceira geração serão provavelmente homozigotos para três, quatro ou mais pares de fatores, e assim terá pouca vantagem uma subdivisão de linhagens, a partir desta geração.

O número de indivíduos nas primeiras gerações deve ser razoavelmente grande, para permitir uma boa avaliação quantitativa do tipo e da intensidade da segregação. Podemos aceitar um número de cerca de 25 indivíduos mais ou menos como vantajoso. A partir da terceira geração o número pode ser

bastante reduzido, para 10 indivíduos ou até para menos ainda,, pois agora a seleção não seria muito rigorosa, devido ao alto grau de "inbreeding" já alcançado, e da redução do vigor por ela causada.

No caso especial de plantas normalmente reproduzidas por autofecundação, pode ser às vezes interessante recorrermos ao processo massal. Por exemplo, depois de um cruzamento em trigo, fumo ou feijão, escolhemos apenas em cada geração até a sexta um número grande de indivíduos para a colheita de sementes, semeando-as misturadas. Atingiremos assim um alto grau de homozigotia sem obtermos uma população homogênea, pois ela permanecerá composta de um número grande de homozigotos de constituição genética diferente. Para obter homogeneidade, devemos instalar finalmente o método pedigree, e agora isolar as melhores linhagens.

**Em conclusão podemos afirmar que tanto para a eliminação de genótipos indesejáveis ou para a obtenção de um alto grau de homozigotia, uma reprodução cruzada é um método completamente inútil, e devemos sempre recorrer à autofecundação, ou quando isto não for possível, como em plantas dióicas ou em animais, devemos aplicar cruzamentos com a maior consanguinidade possível.**

Indicamos, sempre que possível, o emprêgo do método pedigree e mesmo quando preferimos em casos especiais, proceder com a autofecundação em populações, devemos no final, recorrer à separação de linhagens, se quisermos alcançar uma homogeneidade completa.

### **3) Obtenção da maior Heterosis.**

O problema da heterosis representa na genética aplicada uma das questões mais importantes, pois em numerosas espécies tanto de animais e muito especialmente de plantas, o vigor parece ser ligado a um alto grau de heterozigotia.

O método geralmente recomendado hoje é aplicado ao processo designado por East e Jones (1918), pelos termos "inbreeding and outbreeding". Este processo foi especialmente desenvolvido para o milho, mas pode ser aplicado em muitas outras espécies. Consiste essencialmente no seguinte: primeiramente, na fase denominada "inbreeding" procura-se obter um alto grau de homogeneidade e homozigotia por autofecundações continuadas em linhas pedigree. Depois serão cruzadas duas ou mais linhagens razoavelmente puras, escolhidas pelo seu alto

valor de "poder combinativo", isto é, aquelas que darão híbridos muito vigorosos e produtivos.

#### 4) Obtenção da Heterozigosis (Heterosis).

Expliquei nos capítulos anteriores, que a homozigosis é indispensável para a obtenção inicial de homogeneidade, mas ela trás de outro lado consigo um grande inconveniente: a perda de vigor. Todavia, o único processo viável de se obter homogeneidade é a autofecundação, a qual por sua vez acarreta a homozigosis e a perda de vigor. Assim era necessário inventar um processo oposto que, sem perda da homogeneidade, introduzisse de novo um alto grau de heterozigotia. Foi o grande mérito de Shull e de East terem idealizado, para um caso especial e extremo, o melhoramento em milho, o método mais indicado, que é o método de "inbreeding e outbreeding" East e Jones (1918).

A parte técnica do processo pode ser resumida da forma seguinte: obtido, pelos processos de autofecundação em linhas pedigree durante pelo menos seis gerações um grau muito alto de homogeneidade e homozigosis, escolhem-se as linhagens que dão o maior aumento de vigor possível nos híbridos. Devido a alta homozigotia das linhagens, praticamente tôdas as plantas do F1 terão constituição quase idêntica, de modo que o conjunto dos indivíduos F1 representa uma população tão homogênea como as linhagens pais. Tanto por razões práticas, mormente a dificuldade de se obter um volume bastante grande de sementes híbridas do cruzamento de duas linhagens relativamente fracas, como por razões de natureza genética, a extrema homogeneidade dos híbridos da primeira geração, emprega-se frequentemente o cruzamento repetido de três ou quatro linhagens autofecundadas.

Do ponto de vista teórico, êste método é perfeitamente lógico e está de acôrdo com as normas da genética; êle não é o único que permite alcançar ao mesmo tempo heterozigotia e homogeneidade. Das regras dadas nos capítulos anteriores, podemos derivar outro método que dá, com uma aproximação às vezes suficiente, o mesmo resultado, método êste que denominei o processo das populações balançadas, e ao qual já fiz referências num capítulo anterior.

Mostrámos que tanto em populações com reprodução cruzada e com valores de sobrevivência dos homozigotos inferiores a um, como também em populações reproduzidas por autofecundação com valores de sobrevivência para os homo-

zigotos menores do que 0,5, existe uma tendência para os heterozigotos se tornarem cada vez mais preponderantes na população, sem que qualquer um dos homozigotos desapareça. Limitando-nos às populações com cruzamento livre, vemos no Quadro 2 que obteremos mais do que 50% de heterozigotos quando os valores de R forem iguais ou menores do que 0,6, mais do que 60% de heterozigotos quando os valores de sobrevivência forem menores do que 0,4, e mais do que 70% quando a sobrevivência for menor do que 0,2 para ambos os homozigotos.

A questão surge, então se será possível aproveitar estas relações e obter material onde a sobrevivência, isto é, o vigor vegetativo e a fertilidade dos híbridos heterozigotos sejam maiores do que a sobrevivência dos homozigotos. Na realidade, tal situação é fácil de ser obtida em milho, por exemplo. Existem muitos tipos de milho, especialmente de milho indígena que nunca foram submetidos a qualquer processo intensivo de "inbreeding" onde o pequeno grau de homozigotia atingido na segunda autofecundação praticamente reduz o vigor até perto de zero. Podemos, todavia, reduzir ainda artificialmente a sobrevivência, pela eliminação total dos indivíduos mais fracos, semeando-se, por exemplo, vários grãos juntos na mesma cova e eliminando no desbaste as plantas fracas.

Assim existe a possibilidade teórica de obtermos populações balanceadas, que mantêm, pela combinação do cruzamento livre e da sobrevivência reduzida dos homozigotos, a sua composição genética, com uma predominância dos heterozigotos. Estas populações são, evidentemente, um pouco inferiores do que os híbridos simples ou mesmo duplos e triplos, pois nem todos os indivíduos atingirão o grau máximo de heterozigotia; também a heterogeneidade será mais acentuada do que nos híbridos múltiplos. Mas estas desvantagens podem ser, na prática, consideradas como amplamente compensadas pela possibilidade, em muitos casos, da manutenção automática destas populações.

Populações balanceadas existem no milho, como já mencionamos, na maioria das variedades de milho indígena sul-americano, como também em algumas variedades comerciais produzidas em Piracicaba.

Darei, em outra publicação, dedicada especialmente ao melhoramento do milho, informações mais destacadas, mas quero frisar que este método não se aplica somente a este cereal, mas de um modo geral é sempre aplicável em espécies de reprodução cruzada onde podemos escolher gens reduzindo o vigor e a fertilidade dos homozigotos.

As populações com autofecundação obrigatória, se mantêm num equilíbrio final quando os valores de sobrevivência forem menores que 0,5 para ambos os homozigotos. Quando estes valores  $R$  são menores do que 0,20, com eliminação mista ou vegetativa, os heterozigotos tornam-se o tipo mais frequente do conjunto. Assim seria possível, mesmo em plantas reproduzidas preferencialmente por autofecundação, estabelecer populações balanceadas essencialmente heterozigotas.

Em resumo, podemos dizer o seguinte:

Para obter heterozigosis e homogeneidade simultaneamente, teremos sempre que aplicar um processo que nos proporcione um alto grau de homozigotia e homogeneidade, isto é, autofecundação em pedigree.

Para restabelecer a heterozigotia, precisa alterar a marcha, e passar para o cruzamento, podendo seguir dois caminhos:

a) O método dos híbridos implica simplesmente em um cruzamento, sem qualquer tentativa ou mesmo possibilidade teórica de se obter uma população estável. Teremos que manter as linhagens pedigree homozigotas e repetir continuamente os cruzamentos controlados. Obtemos deste modo, em cada vez, nova heterozigotia e homogeneidade máxima, usando híbridos simples, e heterozigotia muito grande, combinada com menor homogeneidade no caso de híbridos múltiplos;

b) O processo das populações balanceadas pode apenas ser aplicado quando há gens que, quando homozigotos, dão uma redução do vigor e da fertilidade. Combinando tais linhagens e deixando-as em conjunto reproduzindo-se livremente por cruzamento, obteremos, em acôrdo com os princípios da genética em populações, dentro de poucas gerações, uma população estável, na qual predominam os heterozigotos.

É interessante notar-mos que mesmo em populações reproduzidas por autofecundação, é possível obter-se populações balanceadas com uma alta frequência de heterozigotos, desde que os índices de sobrevivência dos homozigotos sejam muito pequenos.

## VII — Algumas aplicações à teoria da evolução.

Nas discussões sobre algumas aplicações da teoria da genética em populações à problemas do melhoramento, tomámos como ponto de partida populações altamente heterozigotas e heterogêneas. Quando queremos porém estudar problemas da evolução e a sua relação à questões da genética em populações, devemos tratar de uma situação inversa. O principal

problema agora é a permanência de novos caracteres hereditários que surgem na população, tendo uma frequência inicial extremamente pequena. As observações, extremamente numerosas, sobre mutações naturais ou artificiais, sobre mutações gênicas ou aberrações citológicas, demonstraram que elas têm, quase sempre, uma sobrevivência menor que os tipos originais.

Se nestes casos a sobrevivência dos heterozigotos for igual ou ainda menor que a dos homozigotos originais, não pode haver a menor dúvida que a eliminação dos novos gens das populações será inevitável e isto tanto com reprodução cruzada como com autofecundação. Já mencionámos este problema em alguns dos capítulos anteriores, na discussão dos diversos casos de combinações de valores de sobrevivência, e mencionámos nesta ocasião que a taxa de mutação ou de aberração citológica é em geral tão baixa que dificilmente poderá compensar o efeito da baixa sobrevivência. A eliminação pode se tornar muito lenta, mas o número de indivíduos, carregando o novo carácter hereditário permanecerá sempre pequeno, até desaparecer por completo. Esta situação é evidentemente pouco satisfatória para explicar como podem ser acumulados novos caracteres hereditários no curso da evolução.

A situação porém muda, se pudermos supor que, apesar da redução da sobrevivência dos novos homozigotos, houve um aumento da sobrevivência dos heterozigotos além do nível da sobrevivência dos homozigotos originais.

Trataremos em primeiro lugar da situação em populações reproduzidas por cruzamento livre. Como foi demonstrado acima o equilíbrio final dos gens na população é independente das frequências iniciais e depende da proporção.

$$\frac{p(A)}{q(a)} = \frac{1 - Ra}{1 - RA}$$

Suporemos, como caso extremo, que a sobrevivência dos homozigotos originais AA seja apenas ligeiramente inferior a dos novos heterozigotos, por exemplo igual a 0,90, 0,95 ou 0,99 e que os novos homozigotos sejam completamente inviáveis. Assim obteremos a seguinte frequência dos gens A e a e dos genótipos AA e Aa no equilíbrio final :

$\frac{p(A)}{q(a)}$	$= \frac{1}{1 - 0,99}$	$= 100 : 1$	AA = 98,03%
			Aa = 1,96%
$\frac{p(A)}{q(a)}$	$= \frac{1}{1 - 0,95}$	$= 20 : 1$	AA = 90,91%
			Aa = 9,09%
$\frac{p(A)}{q(a)}$	$= \frac{1}{1 - 0,90}$	$= 10 : 1$	AA = 83,50%
			Aa = 16,66%

É muito interessante notarmos que nestes três casos ficaremos finalmente com 2 até cerca de 17% de indivíduos heterozigotos para a nova mutação, e isto independente da taxa de mutação ser 1 em mil ou 1 em um milhão. Experimentalmente será muito difícil provar diferenças tão pequenas da sobrevivência, representadas por valores entre 0,90 e 0,99.

Num segundo exemplo aceitaremos a possibilidade de que o novo gen mutado apenas reduza um pouco a viabilidade do recessivo, ou seja até  $R_a$  igual a 0,80. Neste caso obtemos as seguintes frequências gênicas e genotípicas:

Homozigoto original	Homozigoto novo	A:a	AA	Aa	
R = 0,99	R = 0,90	20 : 1	90,75%	9,07%	0,25%
R = 0,95	R = 0,80	4 : 1	64,00%	32,00%	4,00%
R = 0,90	R = 0,80	2 : 1	44,44%	44,44%	11,11%

O resultado do equilíbrio final deste exemplo é talvez ainda mais surpreendente do que no exemplo anterior. Agora, a frequência do novo gen aumenta de tal modo até atingir, independente da sua frequência inicial, sempre muito pequena, uma fração de um vigésimo até um terço dos gens da população!

A questão do tempo necessário para atingir este equilíbrio também pode ser respondida num sentido muito favorável para a teoria de evolução. Mostramos que para uma sobrevivência média serão aproximadamente suficientes 10 gerações, entre o início e o equilíbrio, sempre quando o gen mais viável também tem a sobrevivência maior do que o seu alele.

Assim chegamos à conclusão que, para a evolução, é muito favorável um sistema no qual os heterozigotos para um novo gen mutado sejam no mínimo ligeiramente mais viáveis do que os homozigotos originais, e no qual os homozigotos originais por sua vez sejam mais viáveis do que os homozigotos novos. Nestas condições o novo gen tende a aumentar com relativa rapidez a sua frequência até atingir a estabilidade. Esta fase de estabilidade por sua vez dá ampla ocasião de se iniciar outro mecanismo de evolução, que denominamos "modifier shift" (Brieger, 1943). Durante êste, pela seleção de modificadores, os novos homozigotos poderiam ultrapassar a sobrevivência dos homozigotos originais. Acontecendo tal alteração das sobrevivências, processa-se imediatamente numa tendência para atingir novo equilíbrio, na qual os novos homozigotos tornam-se mais frequentes do que os originais, uma vez que o mecanismo do "modifier shift" afeta apenas os novos homozigotos e não os heterozigotos, poderemos até postular que finalmente a sobrevivência dos primeiros será maior do que aquela e todos os demais genótipos, e isto finalmente causaria a eliminação completa do gen original, como explicado nas formulas para o caso de um valor  $R$  ser maior ou igual e outro menor do que um.

Devemos ainda lembrar que não é provável que os valores de sobrevivência sejam idênticos em tôdas as localidades e condições, e no seu trabalho recente e muito importante Wright e Dobzhansky comprovaram êste ponto. Assim parece bem possível, que numa localidade ou numa determinada condição ecológica os valores de sobrevivência para os homozigotos e heterozigotos de um determinada mutação serão tais que se aumentará automaticamente a frequência da nova mutação, quando em outros lugares e condições, a mutação será eliminada. Assim êste mecanismo dará uma base para uma evolução divergente partindo de populações e mutações idênticas, porém ocorrendo em localidades ou em condições ecológicas diferentes.

Passamos agora a discutir a situação em espécies, reproduzidas por autofecundação. Pelo exposto num capítulo anterior sabemos que apenas quando tanto os homozigotos originais como os novos têm uma sobrevivência menor do que 0,5, encontraremos uma situação correspondente àquela discutida justamente para espécies com reprodução cruzada. Mas uma sobrevivência tão pequena dos homozigotos originais parece tão pouco provável, que podemos considerar o mecanismo em discussão como de pouca importância nas espécies autofecundadas.

Finalmente a pergunta, se há mutações conhecidas onde os heterozigotos sejam mais viáveis que ambos homozigotos, pode ser respondida afirmativamente, apesar do número de casos ser ainda bem pequeno (veja citações em Brieger, 1948). Mas uma vez que uma pequena superioridade dos heterozigotos é difícil de ser constatada, poderemos esperar que este caso não seja realmente muito raro. Também pode se prever que gens onde os heterozigotos são mais viáveis devem ser mais raros em espécies reproduzidas por autofecundação do que em espécies com reprodução cruzada, pois apenas nestes últimos a seleção natural favorece tais gens. Porém não entrarei aqui em detalhe nesta discussão, pois o assunto será tratado em outra publicação especializada.

Devemos ainda mencionar outra situação, à qual já fiz referência acima. Já expliquei o efeito, em espécies com reprodução cruzada, da redução do número de indivíduos nas populações que deve conduzir a uma alteração profunda no modo da reprodução, que passará de um cruzamento livre para uma forma de reprodução mista com aumento da autofecundação ou dos acasalamentos consanguíneos. Com isso se dará naturalmente uma modificação dos sistemas de eliminação. Uma vez que em populações cruzadas os gens serão mantidos quando a sobrevivência de ambos homozigotos for apenas menor do que um, quando para isso será necessário em populações autofecundadas uma sobrevivência menor do que 0,5, poderemos esperar que em indivíduos relativamente isolados a eliminação contra os gens menos viáveis torne-se mais intensiva. Assim chegamos a uma explicação matemática do antigo princípio de Vavilov, que as espécies perdem em riqueza de gens em regiões geográficas mais afastadas, seja do centro da origem, seja de regiões de maior densidade de distribuição.

Não entraremos aqui em considerações mais detalhadas apesar de não haver dúvida que muitas questões especiais da evolução podem ser ainda explicadas por deduções sobre a genética em populações.

## VIII — RESUMO

1) O equilíbrio em populações, inicialmente compostas de vários genótipos depende essencialmente de três fatores: a modalidade de reprodução e a relativa viabilidade e fertilidade dos genótipos, e as frequências iniciais.

2) Temos que distinguir a) **reprodução por cruzamento**

livre quando qualquer indivíduo da população pode ser cruzado com qualquer outro; b) **reprodução por autofecundação**, quando cada indivíduo é reproduzido por uma autofecundação; c) finalmente a **reprodução mista**, isto é, os casos intermediários onde os indivíduos são em parte cruzados, em parte autofecundados.

3) **Populações heterozigotas para um par de gens e sem seleção**. Em populações com **reprodução cruzada** se estabelece na primeira geração um equilíbrio entre os três genótipos, segundo a chamada regra de Hardy- Weinberg.

$$\begin{array}{r} \text{AA} \qquad \qquad \qquad \text{Aa} \qquad \qquad \qquad \text{aa} \\ \hline \text{Inicial:} \quad u \quad + \quad v \quad + \quad w \quad = \quad 1 \end{array}$$

$$\begin{array}{r} \text{Equilíbrio} \left( u + \frac{v}{2} \right)^2 + 2 \left( u + \frac{v}{2} \right) \left( w + \frac{v}{2} \right) + \left( w + \frac{v}{2} \right)^2 = \\ p_0^2 + 2 \cdot p_0 \cdot q_0 + q_0^2 = 1 \end{array}$$

Em populações com autofecundação o equilíbrio será atingido quando estiverem presentes apenas os dois homozigotos, e uma fórmula é dada que permite calcular quantas gerações são necessárias para atingir aproximadamente este resultado.

#### Frequência

Genotipo	Inicial	mª Geração	Final
AA	u	$u + \frac{2^m - 1}{2^{m+1}} v$	$u + \frac{1}{2} v$
Aa	v	$\frac{2}{2^{m+1}} v$	—
aa	w	$w + \frac{2^m - 1}{2^{m+1}} v$	$w + \frac{1}{2} v$

Finalmente, em populações com **reprodução mista**, obtemos um equilíbrio com valores intermediários, conforme Quadro 1.

4) Os índices de sobrevivência. Para poder chegar a fórmulas matemáticas simples, é necessário introduzir índices de sobrevivência para medir a viabilidade e fertilidade dos homozigotos, em relação à sobrevivência dos heterozigotos. Designamos a sobrevivência absoluta de cada um dos três genótipos com  $x$ ,  $y$  e  $z$ , e teremos então:

$$\begin{aligned} x [AA] & : y [Aa] & : z [aa] \\ = \frac{x}{y} [AA] & : 1 [Aa] & : \frac{z}{y} [aa] \\ = R_A [AA] & : 1 [Aa] & : R_a [aa] \end{aligned}$$

É evidente que os índices  $R$  poderão ter qualquer valor desde zero, quando haverá uma eliminação completa dos homozigotos, até infinito quando os heterozigotos serão completamente eliminados. Os termos  $(1-K)$  de Haldane e  $(1-S)$  ou  $W$  de Wright não têm esta propriedade matemática, podendo variar apenas entre zero e um.

É ainda necessário distinguir índices parciais, de acordo com a marcha da eliminação nas diferentes fases da ontogenia dos indivíduos. Teremos que distinguir em primeiro lugar entre a eliminação durante a fase vegetativa e a eliminação na fase reprodutiva. Estas duas componentes são ligadas pela relação matemática.

$$R = RV \cdot RR$$

5) Populações com reprodução cruzada e eliminação. — Considerações gerais.

a) O equilíbrio final, independente da frequência inicial dos genes e dos genótipos para valores da sobrevivência diferentes de um, é atingido quando os gens e os genótipos estão presentes nas proporções seguintes: (Quadro 2).

$$\frac{p_0}{q_0} = \frac{1-R_a}{1-R_A}$$

$$\frac{[AA]}{[Aa]} = \frac{(1-R_a)^2 \cdot R_{AV}}{2(1-R_a)(1-R_A)}$$

$$\frac{[aa]}{[Aa]} = \frac{(1-R_A)^2 \cdot R_{aA}}{2(1-R_a)(1-R_A)}$$

b) Fórmulas foram dadas que permitem calcular as frequências dos genótipos em qualquer geração das populações. Não foi tentado obter fórmulas gerais, por processos de integração, pois trata-se de um processo descontínuo, com saltos de uma e outra geração, e de duração curta.

#### 6) Populações com reprodução cruzada e eliminação.

Podemos distinguir os seguintes casos:

a) Heterosis — (Quadro 3 e Fig. 1).

$$R_A < 1; R_a < 1$$

Inicial:

Final:

$$\frac{p(A)}{q(a)} \longrightarrow \frac{1-R_a}{1-R_A} = \frac{\text{positivo}}{\text{positivo}}$$

Os dois gens e assim os três genótipos zigóticos permanecem na população. Quando as frequências iniciais forem maiores do que as do equilíbrio elas serão diminuídas, e quando forem menores, serão aumentadas.

b) Gens recessivos letais ou semiletais. (Quadro 1 e Fig. 2).

$$R_A = 1; 0 \leq R_a < 1$$

Inicial:

Final:

$$\frac{p(A)}{q(a)} \longrightarrow \frac{1-R_a}{1-R_A} = \frac{\text{positivo}}{\text{zero}} = \text{infinito}$$

O equilíbrio será atingido quando o gen, que causa a redução da viabilidade dos homozigotos, for eliminado da população.

c) Gens parcialmente dominantes semiletais. (Quadro 5 e Fig. 3).

$$R_A > 1 ; 0 \bar{z} R_a < 1$$

<i>Inicial:</i>	<i>Equilíbrio biológico</i>	<i>Equilíbrio matemático</i>	
$\frac{p(A)}{q(a)}$	$\frac{\text{positivo}}{\text{zero}}$	$\frac{1-R_A}{1-R_A}$	$= \frac{\text{positivo}}{\text{negativo}}$
→	→		

d) Genes incompatíveis.

$$R_A > 1 ; R_a > 1 ; R_A > R_a$$

$\frac{p(A)}{q(a)}$	<i>Equilíbrio biológico</i>	<i>Equilíbrio matemático</i>
→	$\frac{\text{positivo}}{\text{zero}}$	$\frac{1-R_A}{1-R_A} = \frac{\text{negativo}}{\text{negativo}}$
	→	
	$\frac{\text{positivo}}{\text{negativo}}$	$\frac{\text{zero}}{\text{negativo}}$
	→	

Nestes dois casos devemos distinguir entre o significado matemático e biológico. A marcha da eliminação não pode chegar até o equilíbrio matemático quando um dos gens alcança antes a frequência zero, isto é, desaparece.

Nos três casos teremos sempre uma eliminação relativamente rápida de um dos gens e com isso do homozigoto respectivo e dos heterozigotos.

e) Foram discutidos mais dois casos especiais: **eliminação reprodutiva diferencial** dos dois valores do sexo feminino e masculino, e **gens para competição gametofítica**. (Quadros 6 e 7 e Figs. 4 a 6).

7) População com autofecundação e seleção.

O equilíbrio será atingido quando os genótipos estiverem presentes nas seguintes proporções: (Quadro 8).

$$\frac{[AA]}{[Aa]} = \frac{(0,5-R_a) \cdot R_{AV}}{4 \cdot (0,5-R_a) \cdot (0,5-R_A)}$$

$$\frac{[aa]}{[Aa]} = \frac{(0,5-R_A) \cdot R_{aV}}{4 \cdot (0,5-R_a) \cdot (0,5-R_A)}$$

Também foram dadas fórmulas que permitem calcular as proporções genotípicas em cada geração e a marcha geral da eliminação dos genótipos.

8) **Casos especiais.** Podemos notar que o termo  $(0,5-R)$  nas fórmulas para as populações autofecundadas ocupa mais ou menos a mesma importância do que o termo  $(1-R)$  nas fórmulas para as populações cruzadas.

a) **Heterosis.** (Quadro 9 e Fig. 7).

Quando  $R_A$  e  $R_a$  têm valores entre 0 e 0,5, obtemos o seguinte resultado:

No equilíbrio ambos os gens estão presentes e os três heterozigotos são mais frequentes do que os homozigotos.

b) Em todos os demais casos, quando  $R_A$  e  $R_a$  forem iguais ou maiores do que 0,5, o equilíbrio é atingido quando estão representados na população apenas os homozigotos mais viáveis e férteis. (Quadro 10).

9) Foram discutidos os efeitos de alterações dos valores da sobrevivência (Fig. 9), do modo de reprodução (Fig. 10) e das frequências iniciais dos gens (Fig. 8).

#### 10) Algumas aplicações à genética aplicada..

Depois de uma discussão mais geral, dois problemas principais foram tratados: a) A **homogeneização**: Ficou demonstrado que a reprodução por cruzamento livre representa um mecanismo muito ineficiente, e que se deve empregar sempre ou a autofecundação ou pelo menos uma reprodução mista com a maior frequência possível de acasalamentos consanguíneos. Fórmulas e dados (Quadro 11 e 12), permitem a determinação do número de gerações necessárias para obter um grau razoável de homozigotia.

b) **Heterosis.** Existem dois processos, para a obtenção de um alto grau de heterozigotia e com isso de heterosis:

- a) O método clássico do "inbreeding and outbreeding".
- b) O método novo das populações balanceadas, baseado na combinação de gens que quando homozigotos dão uma menor sobrevivência do que quando heterozigotos.

11) **Algumas considerações sobre a teoria de evolução:**

a) **Heterosis.** Os gens com efeito "heterótico", isto é, nos casos onde os heterozigotos são mais viáveis e férteis, do que os homozigotos, oferecem um mecanismo especial de evolução, pois nestes casos a frequência dos gens, apesar de seu efeito negativo na fase homozigota, tem a sua frequência aumentada até que seja atingido o valor do equilíbrio.

b) **Gens letais e semiletais recessivos.** Foi demonstrado que estes gens devem ser eliminados automaticamente das populações. Porém, ao contrário do esperado, não são raros por exemplo em milho e em *Drosophila*, gens que até hoje foram classificados nesta categoria. Assim, um estudo detalhado torna-se necessário para resolver se os heterozigotos em muitos destes casos não serão de maior sobrevivência do que ambos os homozigotos, isto é, que se trata realmente de genes heteróticos.

c) **Gens semiletais parcialmente dominantes.** Estes gens serão sempre eliminados nas populações, e de fato eles são encontrados apenas raramente.

d) **Gens incompatíveis.** São também geralmente eliminados das populações. Apenas em casos especiais eles podem ter importância na evolução, representando um mecanismo de isolamento.

## IX — ABSTRACT

1) The equilibrium in populations, initially composed of various genotypes depends essentially from the mode of reproduction the relative viability and fertility of the competing genotypes, and the initial frequencies.

2) We have to distinguish two main types of sexual reproduction: **Cross fertilization or random mating** where each individual has equal chances to be fertilized by any individual of the population, and **Self-fertilization** where each individuum is automatically selfed. Finally we encounter cases of a mixed reproduction where there is no free intercrossing nor an absolute selfing.

3) Populations, heterozygous for one pair of genes and without selection.

a) In cross fertilized populations equilibrium is reached in accordance with the Hardy-Weinberg rule, in the first generation:

$$\begin{array}{c} \text{AA} \qquad \qquad \text{Aa} \qquad \qquad \text{aa} \\ \hline \text{Inicial:} \quad u \quad + \quad v \quad + \quad w \quad = \quad 1 \end{array}$$

$$\begin{aligned} \text{Equilíbrio } \left(u + \frac{v}{2}\right)^2 + 2\left(u + \frac{v}{2}\right)\left(w + \frac{v}{2}\right) + \left(w + \frac{v}{2}\right)^2 &= \\ p_0^2 + 2 \cdot p_0 \cdot q_0 + q_0^2 &= 1 \end{aligned}$$

b) In self fertilized populations equilibrium will be reached thermiticially by the complete elimination of all heterozigotes, but a sufficient approach to equilibrium may be reached quickly:

### Frequência

	mª Geração	Final
AA	$u + \frac{2^m - 1}{2^{m+1}} v$	$u + \frac{1}{2} v$
Aa	$\frac{2}{2^{m+1}} v$	—
aa	$w + \frac{2^m - 1}{2^{m+1}} v$	$w + \frac{1}{2} v$

c) In populations with mixed reproduction, the equilibrium depends upon the relative frequencies of crossing and selfing, and the final values for some cases are given in Quadro 1.

4) Survival Indices — Mathematical formulas are simplified if we introduce special survival indices for the homozygotes in relation to the survival of the heterozygotes. If we designate the absolute survival values of the three ge-

notypes AA, Aa and aa, by x, y and z. we may give the following mathematical definition:

$$\begin{aligned} & x [AA] : y [Aa] : z [aa] \\ & = \frac{x}{y} [AA] : 1 [Aa] : \frac{z}{y} [aa] \\ & = R_A [AA] : 1 [Aa] : R_a [aa] \end{aligned}$$

Thus the value of R can have any value between zero, i. e. complete elimination of homozygotes, and infinite, i. e. complete elimination of heterozygotes. The terms (1—K) of Haldane and (1—S) or W of Wright do not have this mathematical property, and may have only values from zero to one.

Evidently, in accordance with the nature of the eliminatory process, we shall have to subdivide these indices of total survival R into at least two main components: the survival during the vegetative phase and the survival of gametes during the reproduction phase. These two componentes are united by the following equation

$$R = R_A \cdot R_R$$

##### 5) Populations with random mating and selection..

a) The final equilibrium, which is independent from the initial gene or genotype frequencies, is reached when the genes and the zygotic genotypes are present in the following proportions: (Quadro 2).

$$\frac{p_0}{q_0} = \frac{1 - R_a}{1 - R_A}$$

$$\frac{[AA]}{[Aa]} = \frac{(1 - R_a)^2 \cdot R_{AV}}{2(1 - R_a)(1 - R_A)}$$

$$\frac{[Aa]}{[aa]} = \frac{2(1 - R_a)(1 - R_A)}{(1 - R_A)^2 \cdot R_{aA}}$$

b) Formulas are given which permit the calculus of frequencies in intermediate generations.

6) Discussion of special cases.

a) Heterotic Genes. (Quadro 3 and Fig. 1).

$$R_A < 1; R_a < 1$$

Inicial:

Final:

$$\frac{p(A)}{q(a)} \longrightarrow \frac{1-R_a}{1-R_A} = \frac{\text{positivo}}{\text{positivo}}$$

At equilibrium both genes remain present in the population, and their frequency will be increased or decreased whenever the initial frequencies were bigger or smaller than the values expected at equilibrium.

b) Letals or semiletal, recessives genes. (Quadro 4 and Fig. 2).

$$R_A = 1; 0 \leq R_a < 1$$

Inicial:

Final:

$$\frac{p(A)}{q(a)} \longrightarrow \frac{1-R_a}{1-R_A} = \frac{\text{positivo}}{\text{zero}} = \text{infinito}$$

Equilibrium will be reached when the gene which causes the reduction of viability or fertility of homozigotes, is eliminated from the population.

c) Semiletals, and parcially dominant genes. (Quadro 5 and Fig. 3).

$$R_A > 1; 0 \leq R_a < 1$$

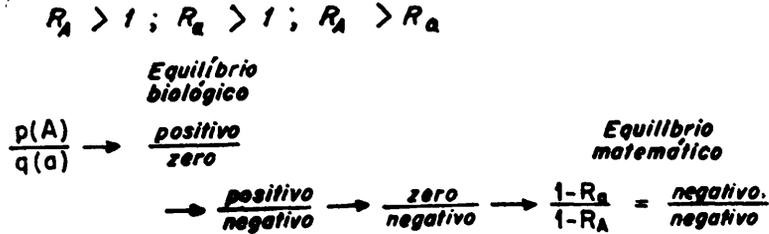
Inicial:

Equilíbrio biológico

Equilíbrio matemático

$$\frac{p(A)}{q(a)} \longrightarrow \frac{\text{positivo}}{\text{zero}} \longrightarrow \frac{1-R_a}{1-R_A} = \frac{\text{positivo}}{\text{negativo}}$$

**d) Incompatible Genes.**



In these two cases we have to distinguish between the biological and the mathematical equilibrium. The first will be reached when one of the genes has a frequency equal to zero, while negative values can have a mathematical meaning only. Thus biological equilibrium will be reached with the elimination of the gene which causes a relatively lower viability of the respective homozygotes.

Howenwer we must note still one exception in the last case of incompatible genes: When both genes have the same initial frequency and when the respective survival values are also equal and larger than one, both the genes will remain in the population, and the homozygotes will become more frequent than the heterozygotes, thus furnishing an isolating mechanism.

e) Two special cases were discussed in some detail: differential elimination in the two sexes, and gametophite competition. (Quadro 6 e 7 e Fig. 4 a 6).

**7) Populations with self-fertilization.**

a) Equilibrium will be reached when the three genotypes are present in the following proportions. (Quadro 8).

$$\frac{[AA]}{[Aa]} = \frac{(0,5-R_a) \cdot R_{AV}}{4 \cdot (0,5-R_a) \cdot (0,5-R_A)}$$

$$\frac{[aa]}{[Aa]} = \frac{(0,5-R_A) \cdot R_{aV}}{4 \cdot (0,5-R_a) \cdot (0,5-R_A)}$$

b) Formulas are given which permit the determination of genotype frequencies in intermediate generations.

### 8) Special cases.

We may say that, in a general way, the differences (1—R) in the formulas for populations with random mating and (0.5—R) in selfed populations, occupy corresponding positions.

#### a) Heterotic Genes. (Quadro 9 and Fig. 7).

RA menor do que 0,5

Ra menor do que 0,5

At equilibrium both genes remain in the populations and the three zygotic genotypes reach standard values, independent from the initial frequencies.

b) In all other cases, i. e. where one or both values of the survival indices are equal or bigger than 0,5, the following situation arises: When the survival values for both homozygotes are equal, equilibrium will be reached when the population contains only these homozygotes with identical. When the survival values are different, equilibrium will be reached when only the homozygotes of the genotype with the higher survival value remain in the population, while the other homozygotes and all heterozygotes have disappeared.

9) The result of variations in the initial gene frequencies (Fig. 8), of sudden changes in survival values (Fig. 9) and of the mode of reproduction (Fig. 10) are discussed in some detail.

### 10) References to problems of applied genetics.

After some general observations on population genetics and applied genetics, two problems were discussed in some detail:

a) **Homogenization:** — Formulas and data (Quadros 11 e 12) are given which show that random mating systems are very inefficient means to obtain homozygous populations, and that either selfing or some system of consanguineous matings should always be applied. These tables may also serve to obtain estimates as to the number of inbred generations necessary to obtain certain levels of homozygosis.

b) **Heterosis** may evidently be obtained by the classical method of "inbreeding and outbreeding" or by the establishment of balanced populations containing genes with a heterotic effect, both with regards to their general vigor and productivity, as to their survival values.

#### 11) Considerations on the evolutionary mechanisms.

a) The importance of heterotic survival values is discussed, and references are made to a special publication on the subject (Brieger, 1948).

b) **Recessive lethals and semilethals.** It is evident from the discussions that genes of this nature should be eliminated from the populations. But observations in corn, and in *Drosophila*, leave little doubt that genes such as tassel-seed, barren-stalk, numerous types of defective seeds, etc., are relatively frequent in populations which have not been subjected previously to a scientific selection. In order to explain this discrepancy, new studies are necessary in order to find out whether survival in homozygotes, are not at the same time heterotic for the survival values.

c) **Dominant semilethals** — It must be expected that these genes are speedily eliminated from the populations, and in fact, they are rare in natural populations.

b) **Incompatible genes** — These genes also should be very rare, except perhaps in the special case where they serve to establish an isolating mechanism. Very little is known however with respect of them.

#### LITERATURA

- BATEMAN, A. J. — 1947 — Contamination of seed crops.  
I. Insect Pollination. — *Jour. Genetics* 48: 257 — 275.  
BATEMAN, A. J. — 1947 — Contamination of seed crops.  
II. Wind Pollination. — *Heredity* 1: 235 — 246.  
BRIEGER, F. G. — 1935 — Self and Crosspollination in *Zea Mayz* and *Nicotiana Tabacum*. — 6. Internat. Bot. Congress Amsterdam pp. 51 — 53.

- BRIEGER F. G. — 1943 — Considerações sobre o mecanismo da evolução. — Anais da E. S. A. "Luiz de Queiroz" 1: 175 — 211.
- BRIEGER, F.G. — 1945 — A ação dos gens gametofíticos, com referência especial ao milho. — Anais da E. S. A. "Luiz de Queiroz" 3: 269 — 297.
- BRIEGER, F. G. — 1947 — A determinação dos números de indivíduos mínimos necessários na experimentação genética. — Anais da E. S. A. "Luiz de Queiroz" 4: 217 — 262.
- BRIEGER, F. G. — 1948 — Heterosis as an evolutionary mechanism. — Pallanza. Symposium (in press).
- DOBZHANSKY, TH. — 1947 — Genetics and the origin of species. — Columbia Univ. Press. 446 pp.
- DOBZHANSKY, TH. and
- EAST, E. M. and D. F. JONES — 1918 — Inbreeding and outbreeding — Philadelphia, Lipincott Co. 285 pp.
- HALDANE, J. B. S. — 1926 — A mathematical theory of natural and artificial selection. Part III. — Trans. Cambr. Phil. Soc. 23: 19 — 41.
- GURGEL, J. T. A. — 1945
- HOGBEN, L. — 1946 — An introduction to mathematical genetics. — New York — Norton Co. 260 pp.
- KRUG, C. A.
- MATHER, K.
- PATTERSON, J. T. — 1947 — Studies in the genetics of *Drosophila* V — Isolating Mechanism. — Univ. Texas Publ. 4720.
- STERN, C. — 1943 — The Hardy-Weinberg Law. — A. Nat. 97: 137 — 138.
- WRIGHT, S. — 1939 — Statistical Genetics in Relation to Evolution. — Paris, Hermann e Cia. Editeurs: 63 pp.
- WRIGHT, S. and TH. DOBZHANSKY — 1946 — Genetics of Natural Populations XII. Experimental reproductions of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 31: 125 — 156.

## QUADRO 1

## Combinação de Cruzamento livre e Autofecundação

Proporção		Geração	AA	Aa	aa
Cruzamento livre	Autofecundação				
1,0	—	1	25,00	50,00	25,00
0,9	0,1	3	26,32	47,37	26,32
0,7	0,3	5	29,41	41,18	29,41
0,5	0,5	8	33,33	33,33	33,33
0,3	0,7	10	38,46	23,08	38,46
0,1	0,9	13	45,45	9,09	45,45
—	1,0	inf.	50,00	—	50,00

**QUADRO 2**  
**Equilíbrio final com eliminação de homórigotos em população com reprodução cruzada**

Sobrevivência global		Eliminação Repr.			Eliminação Míxta			Eliminação Veg.			Gâmetas	
SA	Sa	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa	A	a
0,8	0,8	25,00	50,00	25,00	23,68	52,63	23,68	22,22	55,56	22,22	50,00	50,00
	0,6	44,44	44,44	11,11	42,86	47,62	9,52	41,03	51,26	7,69	66,67	33,33
	0,4	56,25	37,50	6,25	55,10	40,82	4,08	52,94	44,12	2,94	75,00	25,00
	0,2	64,00	32,00	4,00	63,16	35,09	1,75	60,95	38,10	0,95	80,00	20,00
	0	69,44	27,78	2,78	—	—	—	66,67	33,33	—	83,33	16,67
0,6	0,6	25,00	50,00	25,00	22,22	55,56	22,22	18,75	62,50	18,75	50,00	50,00
	0,4	36,00	48,00	16,00	33,33	55,56	11,11	28,42	63,16	8,42	60,00	40,00
	0,2	44,44	44,44	11,11	42,11	52,63	5,26	36,36	60,61	3,03	66,66	33,33
	0	51,02	40,82	8,16	—	—	—	42,85	57,15	—	71,43	28,57
0,4	0,4	25,00	50,00	25,00	18,75	62,50	18,75	14,29	71,43	14,29	50,00	50,00
	0,2	32,65	48,98	18,37	25,80	64,52	9,68	19,88	74,54	5,59	57,14	42,86
	0	39,06	46,88	14,06	—	—	—	24,99	75,01	—	62,50	37,50
0,2	0,2	25,00	50,00	25,00	14,29	71,43	14,29	8,33	83,33	8,33	50,00	50,00
	0,1	28,02	49,83	22,15	16,76	73,30	9,93	9,72	86,43	3,84	52,94	47,06
	0	30,86	49,38	19,75	—	—	—	11,11	88,89	—	55,56	44,44
0,1	0,1	25,00	50,00	25,00	11,54	76,92	11,54	4,55	90,90	4,55	50,00	50,00
	0,5	26,37	49,96	23,67	12,63	79,81	7,56	4,90	92,90	2,20	51,35	48,65
	0	27,70	49,86	22,44	14,02	84,09	1,89	5,26	94,74	—	52,63	47,37

Resultado da eliminação diferencial de homozigotos em populações com reprodução cruzada

Geração	Eliminação Reprodutiva			Eliminação Mixta			Eliminação Vegetativa		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,10 Ra = 0,05					
Reprodutiva	RA = 0,10	Ra = 0,05		RA = 0,33	Ra = 0,25		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 0,30	Ra = 0,20		RA = 0,10	Ra = 0,05	
1	25,00	50,00	25,00	12,00	80,00	8,00	4,65	93,02	2,33
2	26,18	49,97	23,85	12,55	79,83	7,62	4,87	92,91	2,22
3	26,34	49,97	23,69	12,62	79,81	7,57	4,90	92,90	2,20
4	26,37	49,96	23,67	12,64	79,80	7,56	4,90	92,90	2,20
Equilíbrio	26,37	49,96	23,67	12,64	79,80	7,56	4,90	92,90	2,20
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,20 Ra = 0,10					
Reprodutiva	RA = 0,20	Ra = 0,10		RA = 0,50	Ra = 0,33		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 0,40	Ra = 0,30		RA = 0,20	Ra = 0,10	
1	25,00	50,00	25,00	14,81	74,07	11,11	8,70	86,96	4,34
2	27,23	49,90	22,87	16,10	73,76	10,14	9,45	86,58	3,97
3	27,81	49,85	22,34	16,44	73,66	9,90	9,65	86,48	3,87
4	27,97	49,83	22,20	16,53	73,63	9,84	9,70	86,44	3,86
5	28,01	49,83	22,16	16,55	73,62	9,82	9,72	86,44	3,84
Equilíbrio	28,02	49,83	22,15	16,56	73,62	9,82	9,72	86,44	3,84
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,40 Ra = 0,20					
Reprodutiva	RA = 0,40	Ra = 0,20		RA = 0,67	Ra = 0,50		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 0,60	Ra = 0,40		RA = 0,40	Ra = 0,20	
1	25,00	50,00	25,00	20,00	66,67	13,33	15,38	76,92	7,69
2	28,99	49,70	21,30	23,00	65,73	11,27	17,69	75,81	6,50
3	30,91	49,37	19,71	24,47	65,13	10,40	18,83	75,17	6,00
4	31,82	49,17	19,01	25,17	64,81	10,02	19,37	74,84	5,79
5	32,26	49,08	18,67	25,50	64,66	9,84	19,64	74,68	5,68
6	32,46	49,03	18,51	25,66	64,59	9,75	19,76	74,61	5,63
7	32,56	49,00	18,44	25,74	64,54	9,72	19,82	74,57	5,61
8	32,61	48,99	18,40	25,77	64,53	9,69	19,85	74,55	5,60
9	32,63	48,99	18,38	25,79	64,53	9,68	19,86	74,55	5,60
10	32,64	48,99	18,38	25,79	64,52	9,68	19,87	74,54	5,59
Equilíbrio	32,65	48,98	18,37	25,80	64,52	9,68	19,88	74,54	5,59
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,60 Ra = 0,40					
Reprodutiva	RA = 0,60	Ra = 0,40		RA = 0,75	Ra = 0,67		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 0,80	Ra = 0,60		RA = 0,60	Ra = 0,40	
1	25,00	50,00	25,00	23,53	58,82	17,65	20,00	66,67	13,33
2	28,44	49,78	21,78	26,58	58,15	15,27	22,59	65,88	11,53
3	34,84	49,39	19,77	28,71	57,48	13,81	24,41	66,16	10,44
4	32,47	49,02	18,51	30,17	56,94	12,89	25,67	64,59	9,74
5	33,59	48,73	17,67	31,17	56,53	12,30	26,54	64,16	9,30
6	34,36	48,52	17,12	31,86	56,23	11,91	27,13	63,85	9,02
7	34,88	48,36	16,76	32,32	56,02	11,66	27,54	63,64	8,82
8	35,23	48,25	16,52	32,64	55,88	11,48	27,82	63,49	8,69
9	35,48	48,17	16,35	32,86	55,78	11,36	22,01	63,39	8,60
10	35,64	48,12	16,24	33,01	55,71	11,28	28,14	63,31	8,55
Equilíbrio	36,00	48,00	16,00	33,33	55,56	11,11	28,42	63,16	8,42
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,80 Ra = 0,60					
Reprodutiva	RA = 0,80	Ra = 0,60		RA = 0,89	Ra = 0,75		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 0,90	Ra = 0,80		RA = 0,80	Ra = 0,60	
1	25,00	50,00	25,00	24,32	54,05	21,62	23,53	58,82	17,65
2	28,03	49,83	22,15	27,19	53,71	19,10	26,21	58,25	15,54
3	30,62	49,43	19,95	29,65	53,18	17,17	28,53	57,56	13,91
4	32,83	48,93	18,24	31,75	52,57	15,68	30,49	56,80	12,71
5	34,68	48,42	16,90	33,51	51,98	14,51	32,15	56,10	11,75
6	36,24	47,92	15,84	34,99	51,41	13,60	33,55	55,45	11,00
7	37,54	47,46	15,00	36,23	50,90	12,87	34,72	54,87	10,41
8	38,65	47,04	14,31	37,29	50,43	12,27	35,73	54,35	9,92
9	39,56	46,63	13,81	38,17	49,99	11,84	36,59	53,85	9,56
10	40,21	46,47	13,32	38,78	49,80	11,42	37,13	53,64	9,23
Equilíbrio	44,44	44,44	11,11	42,86	47,62	9,52	41,03	51,26	7,69



QUADRO 5

Resultado da eliminação diferencial dos heterozigotos e de um dos homozigotos em população com reprodução cruzada

Geração	Eliminação Reprodutiva		Eliminação Mista		Eliminação Vegetativa	
	AA	Aa aa	AA	Aa aa	AA	Aa aa
<b>Eliminação Total</b>						
Reprodutiva Vegetativa	RA = 2,50	Ra = 0,50	RA = 1,56	Ra = 0,71	SA = 1,00	Sa = 1,00
	SA = 1,00	Sa = 1,00	RA = 1,60	Ra = 0,75	RA = 2,50	Ra = 0,50
1	25,00	50,00	25,00	25,00	50,00	40,00
2	49,00	42,00	46,51	16,28	72,49	24,85
3	72,10	25,02	33,15	4,97	87,07	12,38
4	86,98	12,57	80,91	1,12	94,44	5,47
5	95,01	4,91	91,53	0,20	97,96	2,02
6	97,95	2,03	96,84	0,03	99,18	0,82
<b>Eliminação Total</b>						
Reprodutiva Vegetativa	RA = 1,25	Ra = 0,75	RA = 1,14	Ra = 0,83	SA = 1,00	Sa = 1,00
	SA = 1,00	Sa = 1,00	RA = 1,10	Ra = 0,90	RA = 1,25	Ra = 0,75
1	25,00	50,00	25,00	25,00	31,25	50,00
2	31,64	49,22	34,38	17,01	38,35	47,72
3	38,70	47,02	41,55	12,55	45,59	44,31
4	45,00	43,70	48,76	9,04	52,70	40,14
5	52,96	39,63	55,72	6,38	59,43	35,58
6	59,63	35,18	62,21	4,43	65,61	30,97
7	65,75	30,67	68,09	3,03	71,13	26,54
8	71,21	26,35	73,29	2,05	75,95	22,48
9	76,03	22,33	77,84	1,37	80,13	18,83
10	80,22	18,69	81,77	0,91	83,71	15,60

QUADRO 6

Efeito da eliminação reprodutiva, diferente nos dois sexos de um dos homozigotos

Geração	AA	Aa	aa
	$S_{\text{♀}} = 0,50$		$S_{\text{♂}} = 0$
1	25,00	50,00	25,00
2	38,10	47,62	14,28
3	48,15	42,59	9,26
4	55,73	37,89	6,38
5	61,52	33,85	4,63
6	66,06	30,45	3,49
7	69,68	27,59	2,72
8	72,63	25,19	2,18
9	75,07	23,15	1,78
10	77,12	22,40	1,48
	$S_{\text{♀}} = 1,00$		$S_{\text{♂}} = 0$
1	25,00	50,00	25,00
2	33,33	50,00	16,67
3	40,83	46,67	12,50
4	47,06	43,39	9,55
5	52,26	40,24	7,50
6	56,64	37,36	6,00
7	60,35	34,75	4,90
8	63,52	32,41	4,07
9	66,26	30,32	3,42
10	68,64	28,44	2,92
	$S_{\text{♀}} = 1,00$		$S_{\text{♂}} = 0,20$
1	25,00	50,00	25,00
2	31,25	50,00	18,75
3	37,22	47,98	14,80
4	42,50	45,64	11,86
5	47,14	43,21	9,65
	$S_{\text{♀}} = 1,00$		$S_{\text{♂}} = 0,50$
1	25,00	50,00	25,00
2	28,57	50,00	21,43
3	32,14	49,29	18,57
4	35,54	48,29	16,17
5	38,76	47,10	14,13

## QUADRO 7

## Eliminação gonofásica (gametofítica)

Geração	Eliminação em um dos sexos			Eliminação em ambos os sexos		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
	Ra = 0,20			Ra = 0,20		
1	41,67	50,00	8,33	69,44	27,78	2,78
2	60,61	36,36	3,03	92,46	7,40	2,78
3	75,50	23,49	1,01	98,41	1,57	0,01
4	81,84	17,63	0,53	99,68	0,32	—
5	88,82	10,99	0,19	99,94	0,06	—
6	93,20	6,74	0,07			
7	95,88	4,09	0,02			
8	97,52	2,48	—			
9	98,50	1,50	—			
10	99,10	0,90	—			
	Ra = 0,50			Ra = 0,50		
1	33,33	50,00	16,67	40,00	40,00	20,00
2	42,98	46,05	10,96	61,54	30,77	7,69
3	52,49	40,55	6,96	78,05	19,51	2,44
4	61,30	34,41	4,29	88,28	11,03	0,69
5	69,04	28,36	2,59	93,94	5,87	0,18
6	75,61	22,85	1,54	96,92	3,03	0,05
7	81,01	18,10	0,89	98,44	1,54	0,01
8	85,34	14,14	0,52	99,22	0,78	—
9	89,09	10,63	0,28	99,61	0,39	—
10	91,69	8,15	0,16	99,80	0,20	—
	Ra = 0,80			Ra = 0,80		
1	27,78	50,00	22,22	30,86	49,38	19,75
2	30,76	49,54	19,60	37,18	47,59	15,23
3	33,85	48,79	17,37	43,74	44,79	11,47
4	37,00	47,77	15,23	50,33	41,23	8,44
5	40,22	46,50	13,28	56,73	37,18	6,09
6	43,46	45,02	11,52	62,80	32,93	4,27
7	46,70	43,36	9,94	68,36	28,67	2,97
8	49,91	41,54	8,54	73,35	24,61	2,04
9	53,08	39,62	7,30	77,75	20,87	1,38
10	56,17	37,61	6,22	81,56	17,51	0,93

QUADRO 8

Equilíbrio em populações autofecundadas com eliminação diferente dos dois homocigotos

Sobrevivência		Eliminação reprodutiva			Eliminação mista			Eliminação vegetativa		
RA	Ra	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
0,5	0,5	50,00	—	50,00	50,00	—	50,00	50,00	—	50,00
	0,4	100,00	—	—	100,00	—	—	100,00	—	—
	0	100,00	—	—	100,00	—	—	100,00	—	—
0,4	0,4	41,67	16,67	41,67	37,50	25,00	37,50	33,33	33,33	33,33
	0,3	52,63	21,05	26,32	48,00	32,00	20,00	42,11	42,11	15,79
	0,2	57,69	23,08	19,23	52,94	35,30	11,76	46,15	46,15	7,69
	0,1	60,61	24,24	15,15	55,82	37,21	6,97	48,48	48,48	3,03
	0	62,50	25,00	12,50	—	—	—	50,00	50,00	—
0,3	0,3	35,71	28,57	35,71	27,78	44,45	27,78	21,43	57,14	21,43
	0,2	40,54	32,43	27,03	31,92	51,06	17,02	24,32	64,86	10,82
	0,1	43,48	34,78	21,74	34,48	55,17	10,35	26,09	69,56	4,35
	0	45,45	36,36	18,18	—	—	—	27,27	72,73	—
0,2	0,2	31,25	37,50	31,25	20,00	60,00	20,00	12,50	75,00	12,50
	0,1	33,90	40,68	25,42	21,92	65,76	12,33	13,56	81,36	5,08
	0	35,76	42,83	21,43	—	—	—	14,31	85,69	—
0,1	0,1	27,78	44,44	27,78	13,64	72,72	13,64	5,56	88,89	5,56
	0	29,41	47,06	23,53	—	—	—	5,88	94,12	—

Quando um ou ambos os valores RA e Ra são desiguais, mas maiores do que 0,5, o equilíbrio é atingido quando os homocigotos com a maior sobrevivência perfazem 100% da população.

QUADRO 9

Resultado da eliminação diferencial dos dois homocigotos em populações com autofecundação

Geração	Eliminação Reprodutiva			Eliminação Mixta			Eliminação Vegetativa		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,20	Ra = 0,10				
Reprodutiva	RA = 0,20		Ra = 0,10	RA = 0,50	Ra = 0,33		RA = 1,00		Ra = 1,00
Vegetativa	RA = 1,00		Ra = 1,00	RA = 0,40	Ra = 0,30		RA = 0,20		Ra = 0,10
1	25,00	50,00	25,00	14,81	74,07	11,11	8,69	86,96	4,35
2	30,43	43,48	26,09	19,18	68,49	12,33	11,67	83,33	5,00
3	32,50	41,67	25,83	20,69	66,31	13,00	12,81	82,10	5,09
4	33,33	41,05	25,62	21,48	66,14	12,38	13,26	81,65	5,09
5	33,67	40,82	25,51	21,75	65,90	12,35	13,44	81,47	5,09
6	33,81	40,74	25,46	21,85	65,81	12,34	13,51	81,40	5,09
7	33,86	40,70	25,44	21,89	65,78	12,33	13,54	81,37	5,09
8	33,88	40,69	25,43	21,91	65,76	12,33	13,55	81,36	5,09
Equilíbrio	33,90	40,68	25,42	21,91	65,75	12,33	13,56	81,36	5,08
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,40	Ra = 0,20				
Reprodutiva	RA = 0,40		Ra = 0,20	RA = 0,67	Ra = 0,50		RA = 1,00		Ra = 1,00
Vegetativa	RA = 1,00		Ra = 1,00	RA = 0,60	Ra = 0,40		RA = 0,40		Ra = 0,20
1	25,00	50,00	25,00	20,00	66,67	13,33	15,38	76,92	7,69
2	34,62	38,46	26,92	29,67	54,95	15,38	24,00	66,67	9,33
3	40,67	33,33	26,00	35,81	48,92	15,27	29,68	60,83	9,49
4	44,89	30,41	24,70	40,07	45,24	14,69	33,68	57,05	9,27
5	47,94	28,53	23,53	43,13	42,76	14,11	36,59	54,43	8,89
6	50,20	27,21	22,59	45,39	41,00	13,61	38,75	52,53	8,72
7	51,89	26,26	21,85	49,10	38,19	12,71	40,39	51,11	8,50
8	53,17	25,55	21,28	48,36	38,74	12,90	41,64	50,03	8,33
9	54,14	25,02	20,84	49,34	38,00	12,66	42,60	49,20	8,20
10	54,90	24,60	20,50	50,11	37,42	12,47	43,35	48,57	8,09
Equilíbrio	57,69	23,08	19,23	52,95	35,31	11,77	46,15	46,16	7,69
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,60	Ra = 0,40				
Reprodutiva	RA = 0,60		Ra = 0,40	RA = 0,75	Ra = 0,67		RA = 1,00		Ra = 1,00
Vegetativa	RA = 1,00		Ra = 1,00	RA = 0,80	Ra = 0,60		RA = 0,60		Ra = 0,40
1	25,00	50,00	25,00	23,53	58,82	17,65	20,00	66,67	13,33
2	33,67	33,33	30,00	36,36	41,32	22,31	32,68	49,50	17,82
3	45,05	24,75	30,20	45,67	31,37	22,96	42,33	38,76	18,91
4	52,02	19,38	28,60	53,24	24,80	21,96	50,31	31,24	18,45
5	58,12	15,62	26,26	59,72	20,06	20,23	57,16	25,61	17,22
6	63,58	12,80	23,62	65,35	16,45	18,20	63,16	21,20	15,64
7	68,46	10,60	20,94	70,27	13,60	16,12	68,39	17,65	13,95
8	72,81	8,83	18,36	74,59	11,30	12,11	72,98	14,75	12,27
9	76,67	7,37	15,96	78,35	9,42	12,23	76,98	12,34	10,68
10	80,05	6,17	13,78	81,62	7,86	10,52	80,45	10,33	9,22
Equilíbrio	100,00	—	—	100,00	—	—	100,00	—	—
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 0,80	Ra = 0,60				
Reprodutiva	RA = 0,80		Ra = 0,60	RA = 0,89	Ra = 0,75		RA = 1,00		Ra = 1,00
Vegetativa	RA = 1,00		Ra = 1,00	RA = 0,90	Ra = 0,80		RA = 0,80		Ra = 0,60
1	25,00	50,00	25,00	24,32	54,05	21,62	23,53	58,82	17,64
2	38,24	29,41	32,35	38,36	32,87	28,85	38,52	37,04	24,44
3	18,52	47,78	33,70	48,60	20,93	30,47	49,66	24,06	26,28
4	55,68	12,03	32,29	56,96	13,68	29,36	58,65	15,84	25,51
5	62,61	7,92	29,47	64,15	9,02	26,84	66,17	10,46	23,36
6	68,79	5,23	25,98	70,41	5,95	23,64	72,55	6,90	20,55
7	74,28	3,45	22,27	75,86	3,91	20,22	77,95	4,52	17,52
8	79,08	2,26	18,66	80,54	2,56	16,90	82,46	2,95	14,59
9	83,20	1,40	15,31	84,50	1,66	13,84	86,18	1,81	11,91
10	86,66	0,95	12,38	87,77	1,07	11,15	89,21	1,23	9,56
Equilíbrio	100,00	—	—	100,00	—	—	100,00	—	—

Efeito da eliminação de um dos homozigotos em populações com autofecundação

Geração	Eliminação Reprodutiva			Eliminação Mixta			Eliminação Vegetativa		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 1,00	Ra = 0,00				
Reprodutiva	RA = 1,00	Ra = 0,00		RA = 1,00	Ra = 0,00		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 1,00	Ra = 0,50		RA = 1,00	Ra = 0,00	
1	25,00	50,00	25,00	—	—	—	33,33	66,67	—
2	50,00	33,33	16,67	—	—	—	60,00	40,00	—
3	70,00	20,00	10,00	—	—	—	77,78	22,22	—
4	83,33	11,11	5,56	—	—	—	88,24	11,76	—
5	91,18	5,88	2,94	—	—	—	93,94	6,06	—
6	95,45	3,03	1,52	—	—	—	96,92	3,08	—
7	97,69	1,54	0,77	—	—	—	98,45	1,55	—
8	98,84	0,78	0,38	—	—	—	99,22	0,78	—
9	99,42	0,39	0,19	—	—	—	99,80	0,20	—
10	99,70	0,20	0,10	—	—	—	99,80	0,20	—
Equilíbrio	100,00	—	—	—	—	—	100,00	—	—
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 1,00	Ra = 0,20				
Reprodutiva	RA = 1,00	Ra = 0,20		RA = 1,00	Ra = 0,50		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 1,00	Ra = 0,40		RA = 1,00	Ra = 0,20	
1	25,00	50,00	25,00	29,41	58,82	11,77	31,25	62,50	6,25
2	46,88	31,25	21,88	53,96	35,97	10,07	56,82	37,88	5,30
3	66,29	18,94	14,77	72,73	20,78	6,48	75,17	21,48	3,35
4	80,54	10,74	8,72	84,99	11,33	3,68	86,58	11,54	1,88
5	89,47	5,77	4,76	92,10	5,94	1,96	93,01	6,00	0,99
6	94,51	3,00	2,49	95,94	3,05	1,01	96,43	3,06	0,51
7	97,20	1,53	1,27	97,94	1,54	0,52	98,20	1,55	0,25
8	98,58	0,77	0,65	98,97	0,78	0,25	99,09	0,78	0,13
9	99,29	0,39	0,32	99,48	0,39	0,13	99,55	0,40	0,06
10	99,63	0,20	0,17	99,74	0,20	0,06	99,77	0,20	0,03
Equilíbrio	100,00	—	—	100,00	—	—	100,00	—	—
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 1,00	Ra = 0,50				
Reprodutiva	RA = 1,00	Ra = 0,50		RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 1,00	Ra = 0,70		RA = 1,00	Ra = 0,50	
1	25,00	50,00	25,00	27,03	54,05	18,92	28,57	57,14	14,29
2	42,86	28,57	28,57	46,88	31,25	21,87	50,00	33,33	16,67
3	58,33	16,67	25,00	63,06	18,02	18,92	66,67	19,05	14,28
4	71,43	9,52	19,05	75,76	10,10	14,14	78,95	10,53	10,53
5	81,57	5,26	13,16	84,93	5,48	9,59	87,32	5,63	7,05
6	88,73	2,82	8,45	91,04	2,89	6,07	92,65	2,94	4,41
7	93,38	1,47	5,15	94,85	1,49	3,66	95,85	1,51	2,64
8	96,23	0,75	3,02	97,11	0,76	2,13	97,70	0,77	1,53
9	97,89	0,38	1,72	98,40	0,39	1,21	98,74	0,39	0,87
10	98,83	0,20	0,97	99,12	0,20	0,68	99,31	0,20	0,49
Equilíbrio	100,00	—	—	100,00	—	—	100,00	—	—
<b>Sobrevivência :</b>									
Total				RA = 1,00	Ra = 0,80				
Reprodutiva	RA = 1,00	Ra = 0,80		RA = 1,00	Ra = 0,89		RA = 1,00	Ra = 1,00	
Vegetativa	RA = 1,00	Ra = 1,00		RA = 1,00	Ra = 0,90		RA = 1,00	Ra = 0,86	
1	25,00	50,00	25,00	25,64	51,28	23,08	26,32	52,63	21,05
2	39,47	26,32	34,21	40,87	27,25	31,88	42,37	28,25	29,38
3	49,44	14,12	36,44	51,30	14,66	34,04	53,32	15,23	31,45
4	57,13	7,62	35,25	59,22	7,90	32,88	61,46	8,20	30,34
5	63,51	4,10	32,39	65,64	4,23	30,13	67,91	4,38	27,71
6	69,01	2,19	28,80	71,05	2,26	26,69	73,22	2,32	24,46
7	73,81	1,16	25,03	75,70	1,19	23,11	77,70	1,22	21,08
8	78,00	0,61	21,39	79,71	0,63	19,66	81,49	0,64	17,87
9	81,65	0,32	18,03	83,15	0,33	16,52	84,70	0,33	14,97
10	84,66	0,17	15,17	85,96	0,17	13,87	87,31	0,17	12,52
Equilíbrio	100,00	—	—	100,00	—	—	100,00	—	—

QUADRO 11

Frequên- cia final qm.	Frequências iniciais :					
	q = 0,9		q = 0,5		q = 0,1	
	Cruza- mentos	auto fecund.	Cruza- mentos	auto fecund.	Cruza- mentos	auto fecund.
	Número de gerações :					
0,10	9	7	8	3	—	—
0,05	19	8	18	4	10	1
0,01	99	10	98	7	90	4
0,001	199	14	198	10	190	7

QUADRO 12

Pares de fatores	3a. Geração	4a. Geração	5a. Geração	6a. Geração
	Porcentagem de homozigotos completos			
5	51,3	72,4	85,3	92,4
10	26,3	52,4	72,8	85,4
20	6,9	27,6	53,0	73,0
30	1,8	14,4	38,6	62,3

QUADRO 13

Gens Heterozigotos	2a. Geração		3a. Geração		6a. Geração	
	Freq. % simples	Freq. % acumul.	Freq. % simples	Freq. % acumul.	Freq. % simples	Freq. % acumul.
<b>30 pares de fatores mendelianos</b>						
0	—	—	1,8	1,8	62,3	62,3
1	0,2	0,2	7,8	9,6	29,7	92,0
2	0,9	1,1	16,2	25,8	6,8	98,8
3	2,7	3,8	21,6	47,4	—	—
4	6,0	9,8	20,8	68,2	—	—
5	10,5	20,3	15,4	83,6	—	—
6	14,6	34,9	9,2	92,8	—	—
7	16,6	51,5	4,5	97,3	—	—
8	15,9	67,4	—	—	—	—
9	13,0	80,4	—	—	—	—
10	9,1	89,5	—	—	—	—
11	5,5	95,0	—	—	—	—
12	2,9	97,9	—	—	—	—
<b>20 pares de fatores mendelianos</b>						
0	0,3	0,3	6,9	6,9	73,0	73,0
1	2,1	2,4	19,5	26,4	23,2	96,2
2	6,7	9,1	26,8	53,2	3,5	99,7
3	13,4	22,5	23,0	76,2	—	—
4	19,0	41,5	14,0	90,2	—	—
5	20,2	61,7	6,4	96,6	—	—
6	16,9	78,6	—	—	—	—
7	11,2	89,8	—	—	—	—
8	6,1	95,9	—	—	—	—
<b>10 pares de fatores mendelianos</b>						
0	5,6	5,6	26,3	26,3	85,4	85,4
1	18,8	24,4	37,6	63,9	13,6	99,0
2	28,2	52,6	23,1	87,0	—	—
3	25,0	77,6	9,3	96,3	—	—
4	14,6	92,2	—	—	—	—
5	5,8	98,0	—	—	—	—
<b>5 pares de fatores mendelianos</b>						
0	23,7	23,7	51,3	51,3	92,4	92,4
1	39,6	63,3	36,6	87,9	7,3	99,7
2	26,4	89,7	10,5	98,4	—	—
3	8,8	98,5	—	—	—	—

**Eliminação diferencial dos dois homocigotos**  
**Populações com reprodução cruzada**

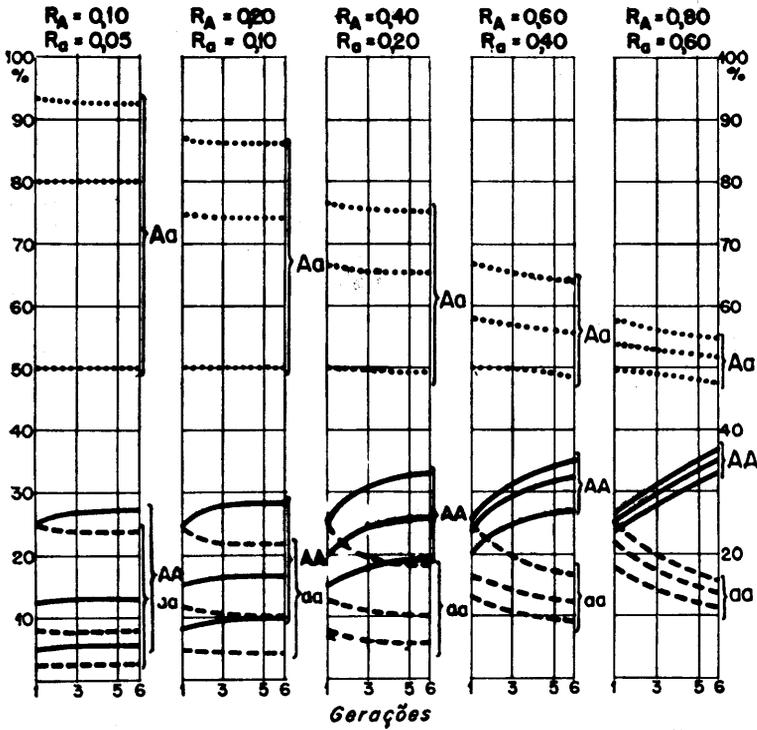


Figura 1

Eliminação de um dos homozigotos (aa)  
Populações com reprodução cruzada

fig. 2

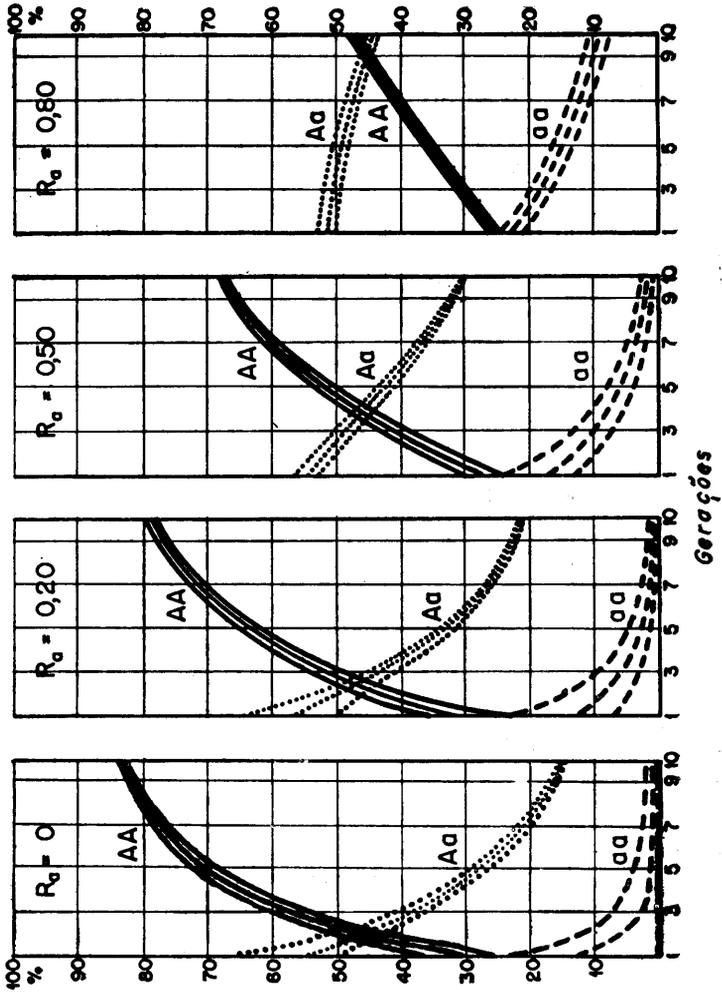


Fig. 2

### Eliminação dos heterozigotos e um dos homozigotos

$$R_A = 2,50$$

$$R_A = 1,25$$

$$R_a = 2,50$$

$$R_a = 0,75$$

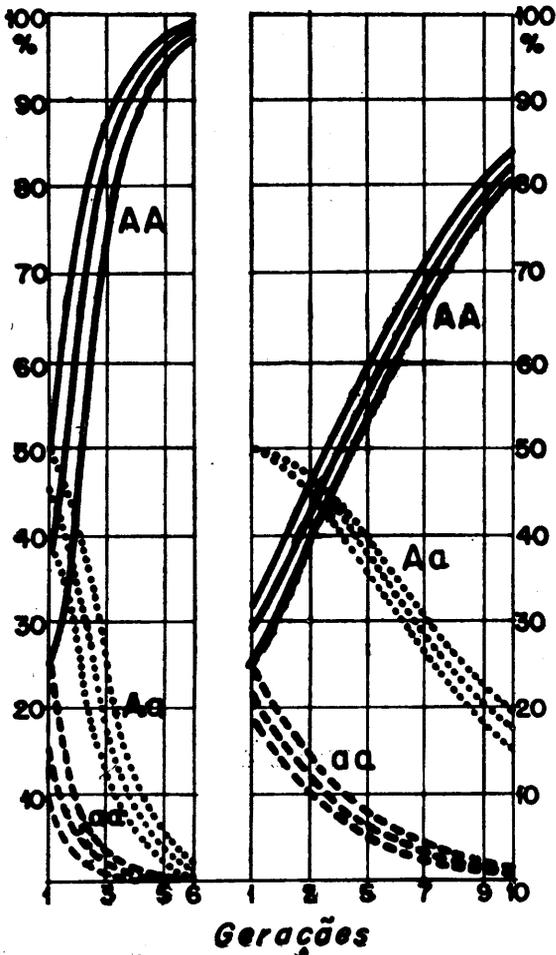


Figura 3

**Eliminação diferencial dos dois sexos**  
**Populações com reprodução cruzada**

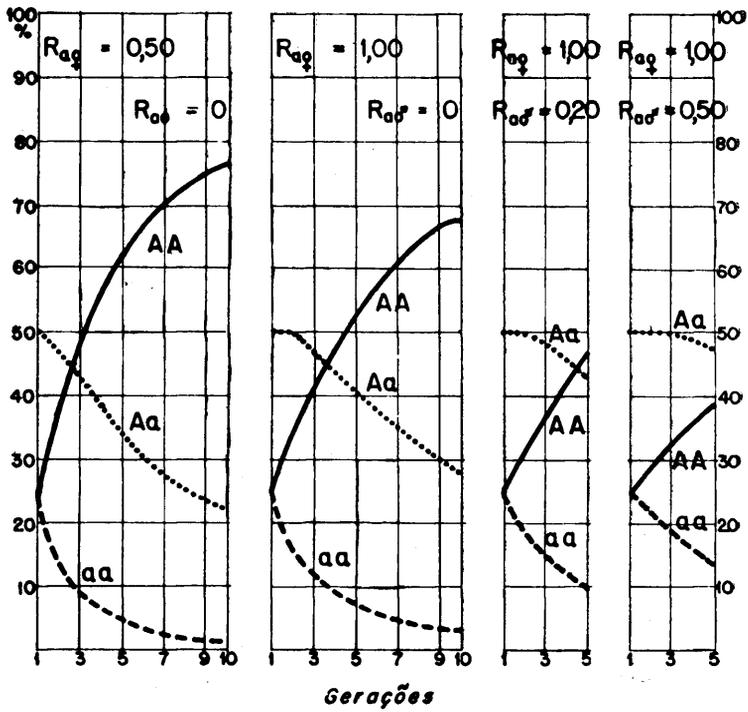


Figura 4

Eliminação gonofásica em um dos sexos  
População com reprodução cruzada

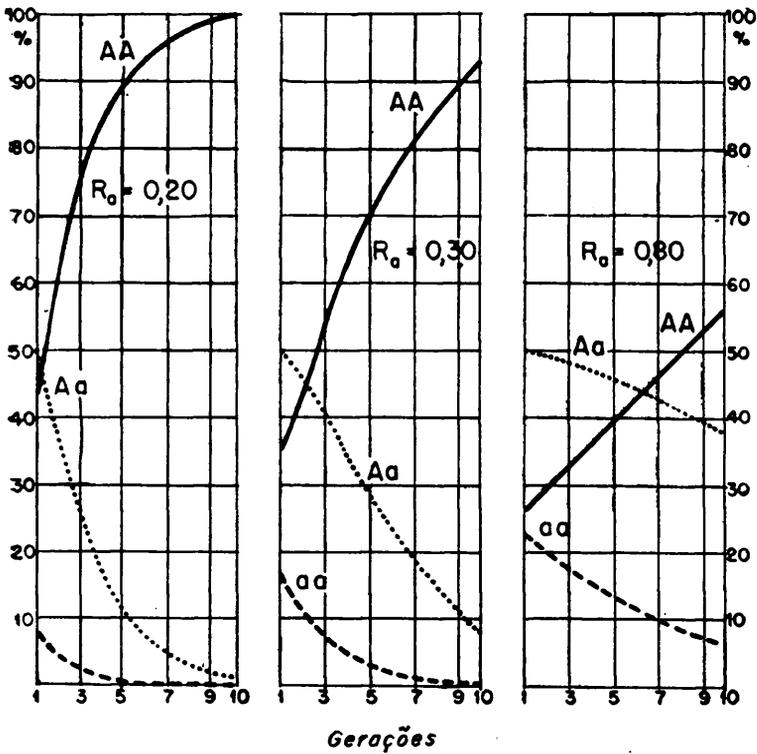


Figura 5

Eliminação gonofásica em ambos os sexos  
População com reprodução cruzada

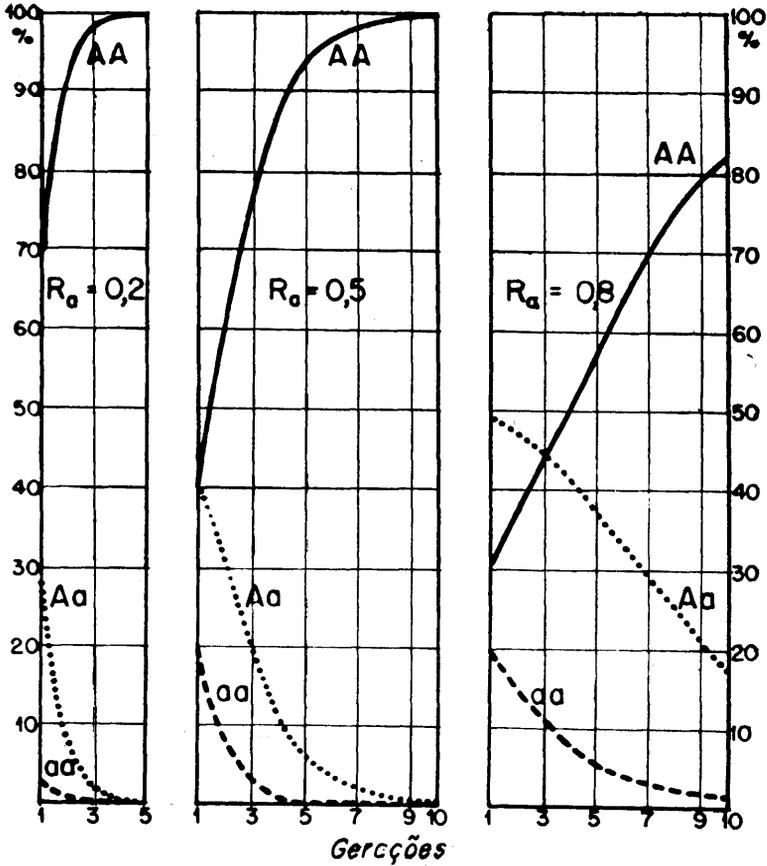


Figura 6

fig.7

Eliminação diferencial dos dois homozigotos  
Populações com autofecundação

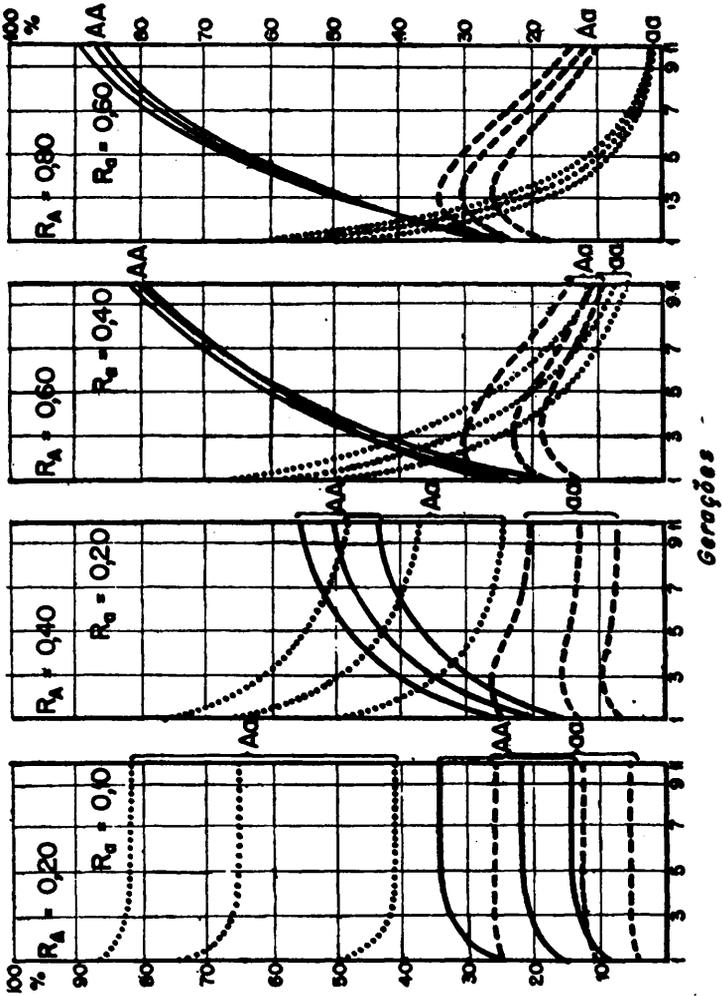


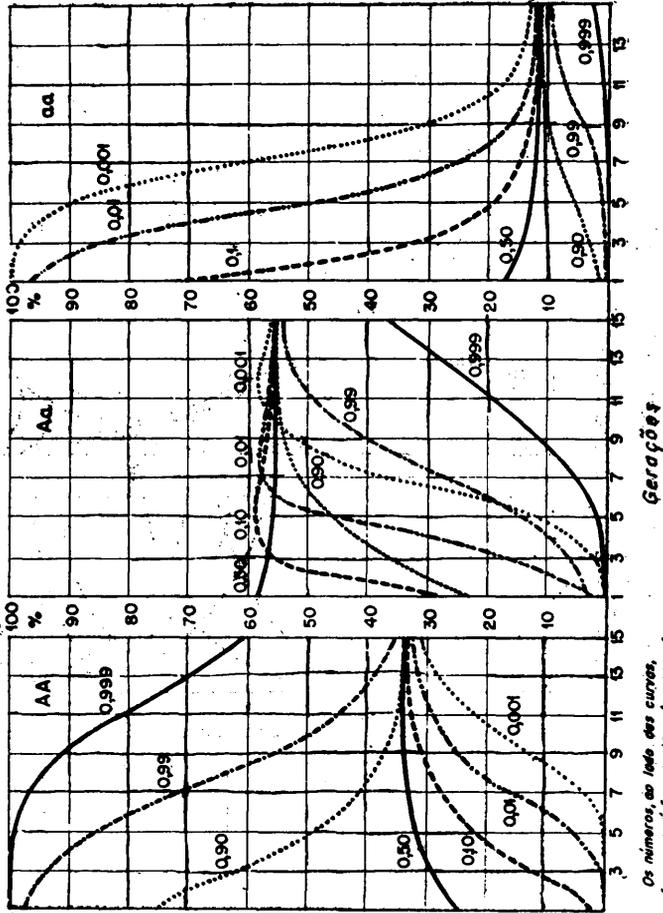
fig. 3

*Efeito das variações das frequências iniciais*

Eliminação de dois homozigotos em populações cruzadas

$R_{AV} = 0,80$     $R_{AR} = 0,75$     $R_A = 0,60$

$R_{AV} = 0,60$     $R_{AR} = 0,60$     $R_a = 0,40$



Os números, ao lado das curvas, referem-se à frequência  $P_1$  dos genes A

*Efeito das variações de sobrevivência*

Populações com reprodução cruzada

Interval:  $p[A] = 0,90$   $q[a] = 0,10$

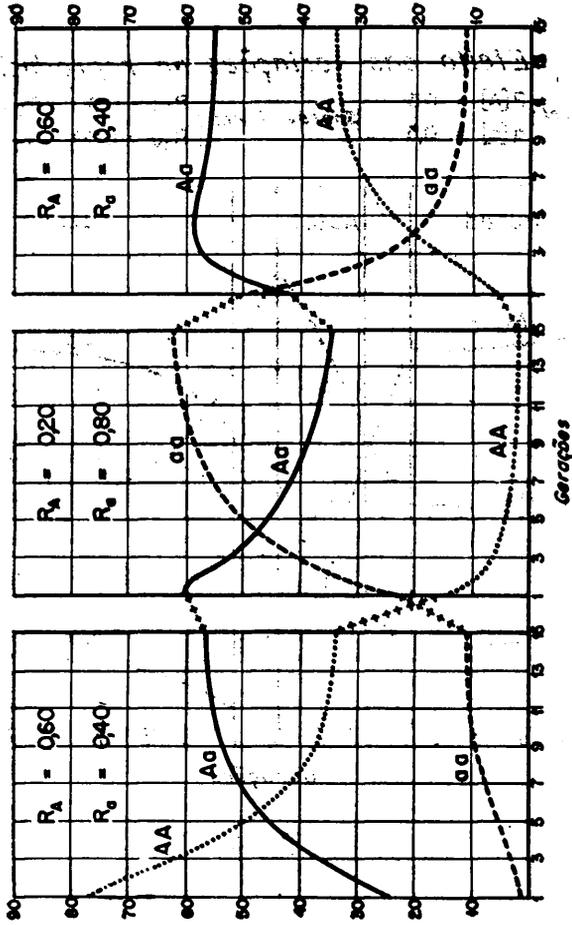


Figura 9

**Efeito das variações na reprodução**

**Inteio:**  $P[A] = 0,5$   
 $q[a] = 0,5$

**Sobrevivência:**  $R_{AV} = 0,80$   $R_A = 0,60$   
 $R_{av} = 0,80$   $R_a = 0,40$

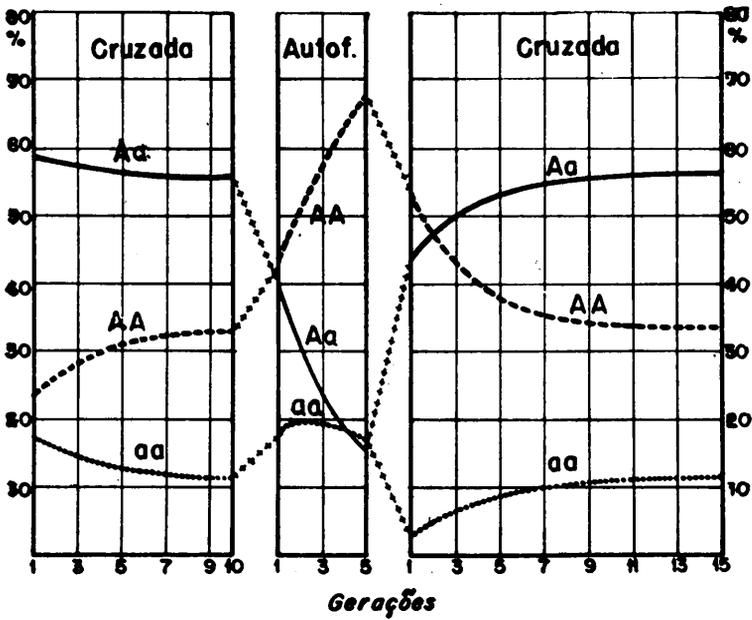


Figura 10