



ISSN 0103-9865
Julho, 2007

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro de Pesquisa Agroflorestal de Rondônia
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Documentos 118

Conceitos básicos de genética de populações

Ana Karina Dias Salman

Porto Velho, RO
2007

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Rondônia

BR 364 km 5,5, Caixa Postal 406, CEP 78900-970, Porto Velho, RO
Telefones: (69) 3901-2510, 3225-9387, Fax: (69) 3222-0409
www.cpafrro.embrapa.br

Comitê de Publicações

Presidente: *Cléberon de Freitas Fernandes*

Secretária: *Marly de Souza Medeiros*

Membros:

Abadio Hermes Vieira

André Rostand Ramalho

Luciana Gatto Brito

Michelliny de Matos Bentes Gama

Vânia Beatriz Vasconcelos de Oliveira

Normalização: *Daniela Maciel*

Editoração eletrônica: *Marly de Souza Medeiros*

Revisão gramatical: *Wilma Inês de França Araújo*

1ª edição

1ª impressão: 2007. Tiragem: 100 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

CIP-Brasil. Catalogação-na-publicação.
Embrapa Rondônia

Salman, Ana Karina Dias

Conceitos básicos de genética de populações / Ana Karina Dias

Salman. – Porto Velho, RO: Embrapa Rondônia, 2007.

27 p. : il. color. (Documentos / Embrapa Rondônia, ISSN 0103-9865; 118).

1. Genética animal. 2. Melhoramento genético. I. Título. II. Série.

CDD(21.ed.)636.082

© Embrapa - 2007

Autores

Ana Karina Dias Salman

Zootecnista, D.Sc. em Zootecnia, pesquisadora da Embrapa Rondônia, Porto Velho, RO, aksalman@cpafro.embrapa.br

Sumário

Introdução	7
Conceitos de genética básica	8
Moléculas de DNA	8
Conceitos de genética de populações	14
População genética ou mendeliana	15
Frequência genotípica	15
Frequência gênica ou alélica	15
Teorema de Hardy-Weinberg (1908).....	15
Referências	27

Conceitos básicos de genética de populações

Ana Karina Dias Salman

Introdução

O melhoramento zootécnico consiste no aprimoramento dos animais domésticos visando aumento da produtividade, que é a produção de produtos de origem animal em maior quantidade e qualidade ao menor preço e demanda de tempo. Esse aprimoramento depende da melhoria simultânea do ambiente e do patrimônio genético dos animais. O melhoramento do ambiente é dependente do manejo alimentar, sanitário e de ambiência, enquanto o melhoramento genético consiste em aumentar a frequência de genes ou conjunto de genes desejáveis dentro da população de interesse. Para isso, devem ser utilizados mecanismos que induzam o aumento da proporção de animais aptos para apresentar desempenho de bom a ótimo.

Atualmente, por causa das pressões exercidas pelo mercado consumidor, o qual se apresenta cada dia mais exigente em relação à qualidade e o preço dos produtos de origem animal, o melhoramento genético vem recebendo grandes investimentos e contribuições em pesquisas. Nesse campo, os conceitos de genética quantitativa tiveram papel importante no melhoramento genético de características de interesse econômico e, mais recentemente, com o advento das técnicas de biologia molecular, os avanços a serem alcançados são ainda mais promissores.

Dentro de um programa de melhoramento genético, as principais ferramentas utilizadas para modificar a constituição genética de uma população são seleção e cruzamento. Pode-se definir seleção como sendo a escolha de indivíduos que participarão da reprodução, ou melhor, daqueles aos quais é dada a possibilidade de participar da formação do conjunto gênico que irá compor da geração seguinte. Já o cruzamento, pode-se entender como sendo o acasalamento entre indivíduos de raças ou espécies diferentes.

Como o melhoramento de um sistema de produção animal de interesse econômico envolve várias tomadas de decisões que acarretam em impactos na sustentabilidade econômica do negócio é importante o conhecimento de conceitos básicos de genética e de genética de populações para o melhor entendimento das conseqüências do uso de métodos de melhoramento genético animal.

Sendo assim, pretende-se nesse texto agrupar alguns conceitos de genética que estão relacionados com a constituição genética dos indivíduos isoladamente ou dentro de populações, assim como discorrer sobre os principais fatores que modificam a estrutura genética de uma população fornecendo exemplos esquemáticos e numéricos.

Conceitos de genética básica

Molécula de DNA

As informações genéticas dos indivíduos ficam armazenadas numa molécula chamada de DNA ou ADN (ácido desoxirribonucleico). Essa molécula tem a forma de um espiral duplo enrolado sobre si mesmo, semelhante a uma escada de caracol. Nela, dois ramos compostos por moléculas de açúcar (desoxirribose) e de fosfatos ligam-se devido ao pareamento de quatro moléculas denominadas bases nitrogenadas, que formam os degraus da escada. Nos degraus, a adenina (A) fica pareada com a timina (T) e a guanina (G) com a citosina (C). Deste modo, cada par de bases está unido por pontes de hidrogênio (Fig. 1).

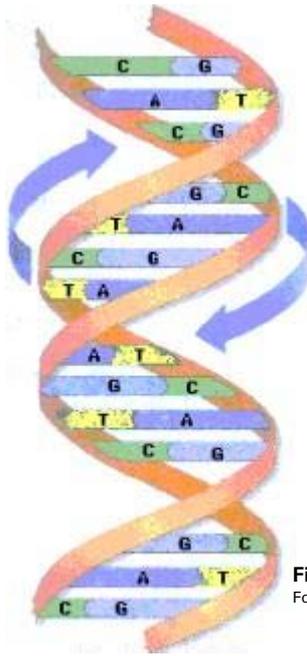


Fig. 1. Modelo da dupla hélice da molécula de DNA.
Fonte: <http://www.ajc.pt/ciencia/n23/avulso95.jpg>

Cromossomos

A molécula de DNA é organizada e armazenada em estruturas denominadas de cromossomos que ficam no núcleo das células dos animais domésticos (Fig. 2). Cada cromossomo apresenta-se em pares denominados de homólogos, um é herdado do pai e o outro da mãe. Todos os pares de cromossomos encontrados no núcleo de uma célula são denominados de autossomos, com exceção dos cromossomos sexuais. Cada par de cromossomo homólogo apresenta o mesmo comprimento e forma (exceto pelos dois cromossomos sexuais que determinam o sexo) e contém a informação genética para a mesma característica. O número de pares de cromossomos é típico de cada espécie e normalmente é abreviado pela letra "n". Por exemplo, em humanos têm $n = 23$, suínos $n = 19$ e em bovinos $n = 30$. Portanto, as células do corpo de humanos, suínos e bovinos contém $2n = 46$, 38 e 60 cromossomos, respectivamente.



Fig. 2. Organização do DNA no núcleo das células.
 Fonte: <http://www.geocities.com.br/resabio/genoma/cromjos.gif>

Cariótipo

Conjunto completo de cromossomos do indivíduo (Fig. 3). Cariótipos de diferentes espécies diferem quanto à forma, tamanho e número de cromossomos. Os cromossomos sexuais em mamíferos são definidos por um par de cromossomos desiguais (X e Y) nos machos, enquanto as fêmeas apresentam dois cromossomos iguais XX. Nas aves, os cromossomos sexuais recebem nomes diferentes e sua relação com o sexo é oposta, os machos são homogaméticos (ZZ) e as fêmeas heterogaméticas (ZW). Na Fig. 3 está ilustrado o cariótipo bovino.

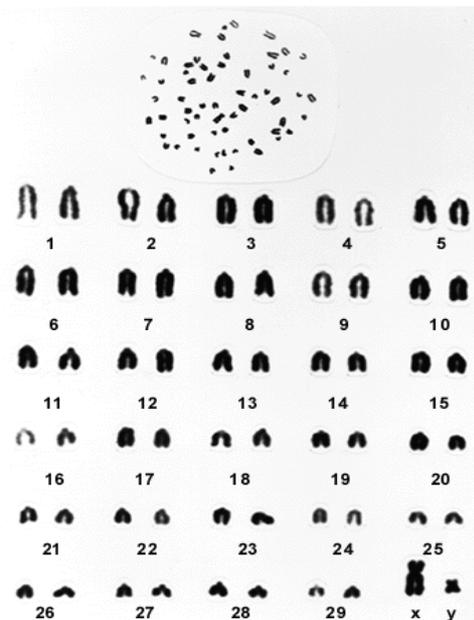


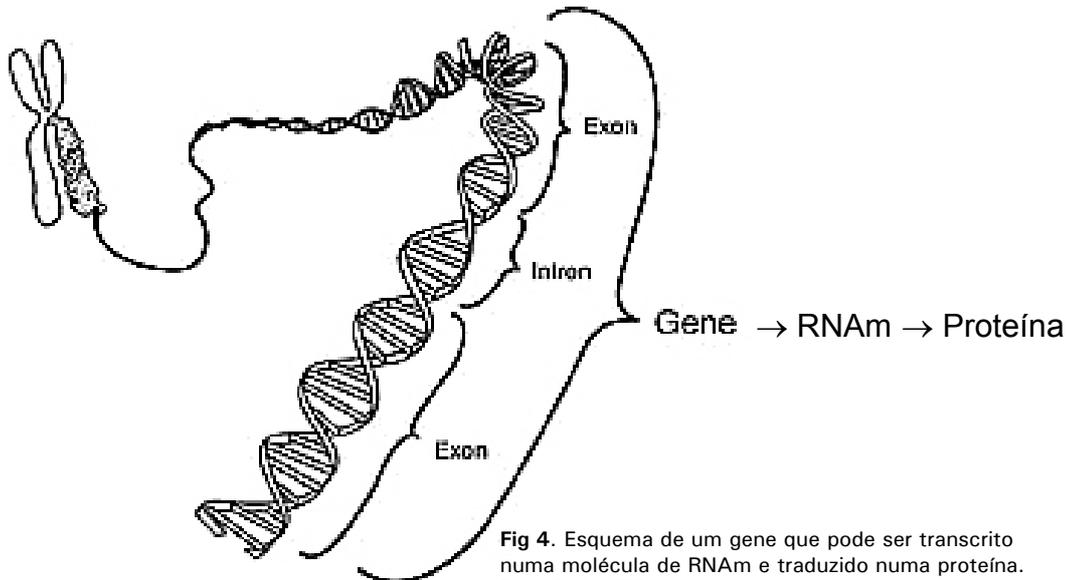
Fig. 3. Cariótipo de bovinos ($2n = 60$; 29 pares de cromossomos autossomos e dois cromossomos sexuais).
 Fonte: Brito e Mello, 1999.

Genoma

É todo o material genético de uma célula (cromossomos sexuais + autossomos). O genoma em que os cromossomos aparecem aos pares é o *diploide* ($2n$). Nos gametas o número de cromossomos ocorre pela metade e o genoma dessas células é dito como *haploide* (n).

Gene

Segmento de DNA situado numa posição específica de um determinado cromossomo e que participa da manifestação fenotípica de uma determinada característica. Do ponto de vista molecular, é um segmento de DNA com potencial para ser transcrito em um RNA funcional (mensageiro, transferência ou ribossômico). O local específico de um gene no cromossomo é chamado de loco e o plural de locos (*locus* e *loci*, respectivamente, em latim). Na Fig. 4 está esquematizado um gene com as regiões codificadas (éxon) e não-codificadas (íntron)

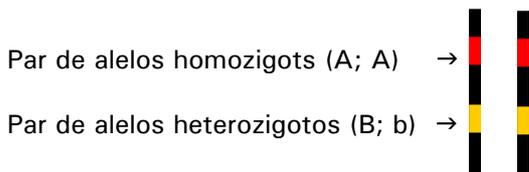


Alelos

São formas alternativas (que apresentam pequenas diferenças na seqüência de bases) de um mesmo gene que ocupam o mesmo loco em cromossomos homólogos e que podem afetar a mesma característica de maneiras diferentes. Animais com dois alelos diferentes em um determinado loco são ditos heterozigotos naquele loco. Em contraste, se um animal tem as duas cópias do mesmo alelo ele é homozigoto no loco.

Embora qualquer animal possa ter no máximo apenas dois alelos diferentes em um loco, o número de alelos diferentes em uma população de animais pode ser muito maior do que dois. Se existem mais de dois alelos em uma população para um determinado loco, diz-se que nesse loco há *alelos múltiplos*.

Ex. Par de cromossomos homólogos com genótipo homozigoto no *loco* do gene A e genótipo heterozigoto no *loco* do gene B:



Genótipo

É a combinação de genes alelos provenientes das células germinativas feminina (♀) e masculina (♂). Por exemplo, para o gene A que possui um alelo a, existem três genótipos possíveis de serem formados quando há a união dos gametas: (AA, Aa e aa).

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Existe uma importante diferença entre genótipo e fenótipo. O genótipo é essencialmente uma característica fixa de um organismo e fica constante durante toda a vida e não é mudada por fatores do ambiente. Quando apenas um ou alguns poucos genes são responsáveis por uma característica, o fenótipo normalmente não muda durante a vida (ex: presença de chifres). Neste caso, o fenótipo fornece uma boa indicação da composição genética de um indivíduo. Porém, para algumas características, o fenótipo muda continuamente durante a vida de um indivíduo em resposta a fatores ambientais. Neste caso, o fenótipo não é um indicador confiável do genótipo. Isto normalmente ocorre quando muitos genes estão envolvidos na expressão de uma característica como, por exemplo, as de interesse econômico como a produção de leite ou o ganho de peso diário.

Hereditariedade

É a transmissão de características dos pais para seus filhos por meio do material genético. Esta transmissão ocorre no momento da fertilização (quando o espermatozóide do macho se funde com o óvulo da fêmea para produzir uma única célula com material genético único, Fig. 5) durante o processo da reprodução.

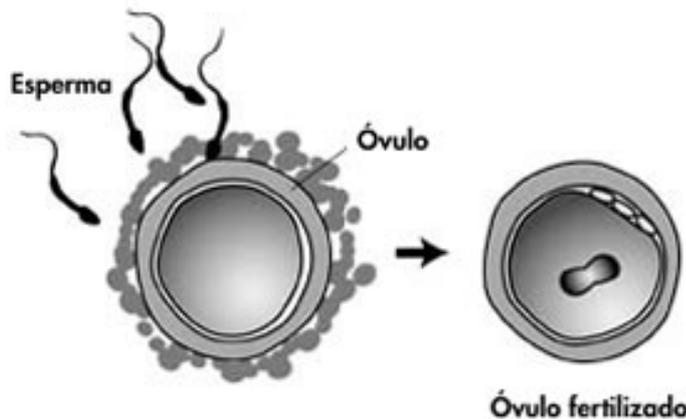


Fig. 5. Fertilização do óvulo.
Fonte: Espinosa, [s.d.]

Os dois princípios básicos da transmissão de características são:

1. Separação dos pares de cromossomos durante a formação das células reprodutivas (meiose).
2. União do espermatozóide com um óvulo para criar uma célula com um único material genético (zigoto ou célula-ovo) (Fig. 6).

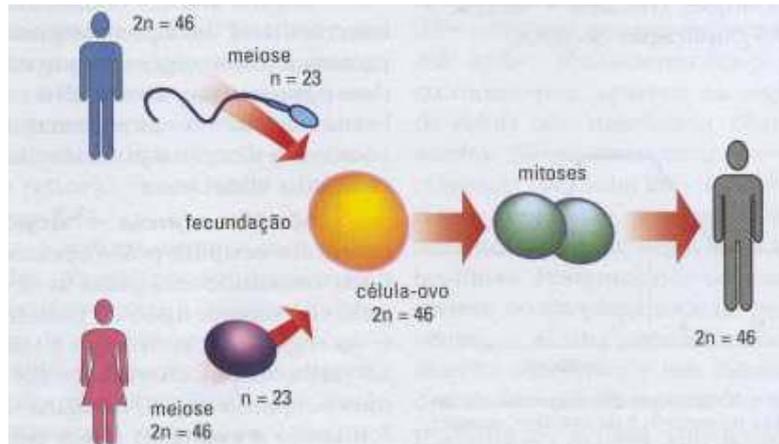


Fig. 6. Durante a formação das células germinativas, tanto feminina quanto masculina, o número de cromossomos das células é reduzido pela metade (meiose) o que garante a manutenção do genoma diplóide (2n) da espécie após a fecundação. O desenvolvimento do embrião se dará a partir de múltiplas divisões celulares (mitoses).
 Fonte: Souza. Is.d.l

Segregação gênica (Primeira Lei de Mendel)

A separação dos alelos de um *loco* durante a meiose é chamada de segregação. Quando os dois alelos de um gene segregam (separam) um do outro durante a formação das células sexuais a metade dos gametas carrega um dos alelos e outra metade carrega o outro alelo. Logo, os pais transmitem os alelos (genes) para os seus filhos e não os genótipos.

Herança simples ou mendeliana

É passagem de genes de uma geração para outra. Um dos maiores achados da ciência foi a descoberta de que essa herança podia ser prevista. A primeira pessoa a formular essas previsões foi o monge agostiniano Gregor Mendel em meados do século XIX.

Proporção de segregação

Como o acasalamento entre dois indivíduos com composição genética distinta é um processo amplamente aleatório, as proporções de genótipos esperadas nas gerações seguintes são dadas em termos de probabilidades.

Proporção de segregação (um loco)

A proporção de segregação de um único *loco* é facilmente prevista utilizando-se esse mesmo raciocínio. Por exemplo, do cruzamento entre um macho heterozigoto para o *loco* B (Bb) e uma fêmea homozigota (bb), poderemos esperar uma proporção igual de descendentes dos genótipos Bb e bb:

	♂	0,5 B	0,5 b
♀	1 bb	0,5 Bb	0,5 bb

Proporção de segregação (vários locos)

A segunda lei de Mendel refere-se a segregação independente dos genes presentes em locos diferentes, que é particularmente verdadeira em casos em que não há ligação gênica entre locos muito próximos dentro de um mesmo cromossomo.

No caso da segregação independente, a probabilidade de obtenção de um gameta com determinado alelo (por exemplo, B) de um *loco* e outro alelo (por exemplo, d) de outro *loco* é dada pelo produto das probabilidades de cada alelo independentemente.

Exemplos:

- Indivíduo heterozigoto em 2 locos (BdDd) tem a possibilidade de formar 4 tipos diferentes de gametas: BD, Bd, bD e bd.
- Indivíduo homozigoto nos dois locos (BBDD) só produzirá um tipo de gameta: BD.
- Indivíduo homozigoto para um *loco* (BB) e heterozigoto para outro (Dd) poderá produzir 2 tipos de gameta: BD e Bd.

Uma maneira prática de calcularmos o número provável de gametas diferentes produzidos por um indivíduo:

Número de gametas = 2^n , em que n = no. locos heterozigotos

Ex.

DDBB → $2^0 = 1$ gameta (DB)

DDBb → $2^1 = 2$ (DB e Db)

DdBb → $2^2 = 4$ (DB, Db, dB e db)

A proporção de segregação de dois locos após o acasalamento também pode ser demonstrada utilizando o quadro de *Punnett*:

	¼ BD	¼ Bd	¼ bD	¼ bd
¼ BD	BBDD	BBDd	BbDD	BbDd
¼ Bd	BBDd	BBdd	BbDd	Bbdd
¼ bD	BbDD	BbDd	bbDD	bbDd
¼ bd	BbDd	Bbdd	bbDd	bbdd

Proporção dos 9 genótipos esperados:

1BBDD:2BBDd:2BbDD:4BbDd:1BBdd:2Bbdd:1bbDD:2bbDd:1bbdd

Freqüência esperada de cada genótipo = $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = 1/16$

Também existe uma maneira prática de se determinar o número de genótipos diferentes:

Número de genótipos diferentes = $3^n + 2^m$, em que:

n = no. locos para os quais os dois pais são heterozigotos

m = no. locos para os quais apenas um dos pais é heterozigoto

Ex. JjBb x JJBb → $3^1 \times 2^1 = 6$ genótipos diferentes

AaBBcCdee (pai) x AABbCcDdEe (mãe)

a) No. gametas (pai): $2^3 = 8$

b) No. gametas (mãe): $2^4 = 16$

c) No. genótipos ou zigoto diferentes: $3^2 + 2^3 = 72$

Contribuição dos pais na composição do genótipo dos filhos.

Uma vez que todo o gameta produzido pela fêmea contém pelo menos um cromossomo X, então, a probabilidade de um dos gametas produzido pela fêmea conter o cromossomo X é igual a 1. Por outro lado, os machos podem produzir gametas com cromossomo X ou Y e a probabilidade de um espermatozóide conter um cromossomo X ou Y é igual a 1/2 (50%). A definição do sexo de um zigoto é de 50% ($1 \times 1/2 = 0,5$). Esta situação pode ser ilustrada no quadro de Punnet:

	♂	0,5 X	0,5 Y
♀		0,5XX	0,5XY

Cada um dos pais contribui com a metade dos genes na composição do genótipo da progênie. Porém, quando se considera a manifestação do fenótipo, a contribuição da mãe é maior do que a do pai por causa do efeito materno, que interfere no fenótipo da prole tanto na fase de desenvolvimento embrionário (ambiente citoplasmático da célula-ovo e ambiente intra-uterino) quanto no período pós-natal (fase de aleitamento, por exemplo). E, no caso da composição genotípica de uma população em que um único macho é utilizado para cobrir várias fêmeas, a contribuição do macho na composição genotípica da população é muito maior do que da fêmea.

Na Fig. 7 está exemplificado como se dá a definição do sexo em bovinos. Todos os óvulos contêm o cromossomo X, mas o espermatozóide pode carregar tanto o X como o Y. Durante a divisão celular para a formação das células reprodutivas, cada membro do par de cromossomos vai para uma célula diferente. Deste modo, 50% dos espermatozóides vão carregar o cromossomo X e os outros 50% vão carregar o cromossomo Y. Se um espermatozóide carregando o cromossomo Y fertiliza um óvulo, o filhote será macho; porém, se for um espermatozóide carregando um X, o zigoto originará uma fêmea.

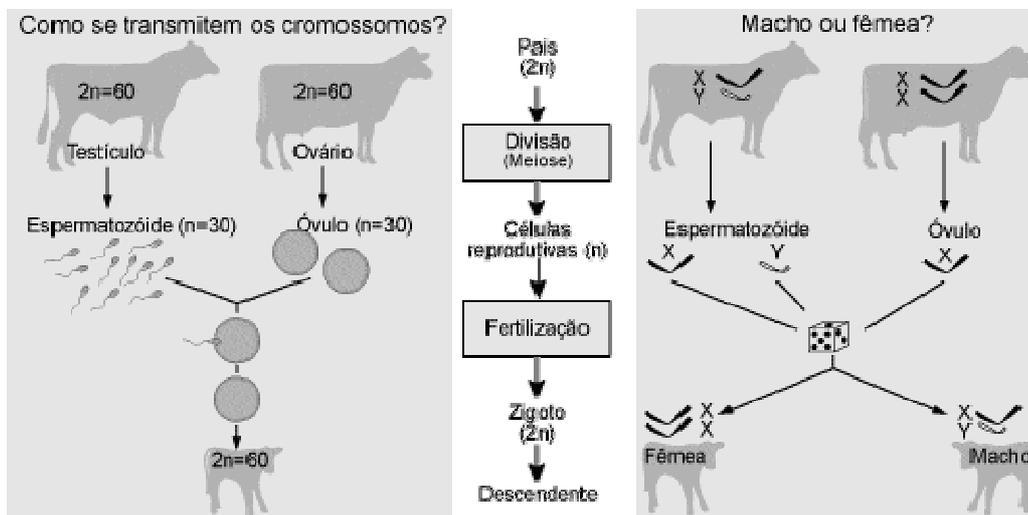


Fig. 7. Os cromossomos são transmitidos pelas células reprodutivas que contêm somente metade do número total de cromossomos da espécie. As combinações de cromossomos na ocasião da fertilização são responsáveis pelas características herdadas pela prole (ex: sexo).
 Fonte: Wattiaux, [s.d.].

Conceitos de genética de populações

A genética de populações estuda a hereditariedade (Leis de Mendel) em um grupo de indivíduos, ou seja, estuda o fenômeno hereditário em nível populacional.

População genética ou mendeliana

Pode ser definida como um grupo de indivíduos de mesma espécie que se reproduzem entre si e por isso apresentam propriedades comuns numa dimensão de espaço e tempo. Refere-se à composição genética. Logo, uma população de animais pode ser considerada um população de genes.

A descrição da composição genética de um grupo de indivíduos depende das proporções de genótipos e de genes (alelos) dentro da população, ou seja, a descrição genética de um grupo de indivíduos é dada pelo conhecimento de suas frequências gênicas e genotípicas.

Frequência genotípica

Porcentagem ou proporção de ocorrência de determinado genótipo em relação aos outros genótipos observados dentro de uma população

$$f(AA) = \frac{\text{No. genótipos } AA}{\text{No. total genótipos}}$$

Exemplo: considerando-se o loco A com 2 alelos (A_1 e A_2) em que 3 genótipos são possíveis ($A_1 A_1$, $A_1 A_2$ e $A_2 A_2$). Se metade da população apresentar o genótipo $A_2 A_2$, então este terá frequência igual a 50%. O somatório das frequências de todos os genótipos perfazem 100% ou 1.

Frequência gênica ou alélica

É importante ressaltar que, em se tratando de uma população genética, a preocupação não é só com sua constituição genética, mas também com a transmissão dos genes de uma geração para outra. No processo de transmissão de genes, os genótipos dos pais são separados para a formação dos gametas e estas transmitirão os alelos de cada um dos locos para uma nova composição nos filhos.

Assim, a constituição genética de uma população com respeito aos genes que ela possui é descrita pela frequência gênica, que nada mais é que a descrição de quais são os alelos presentes em cada um dos locos e suas proporções.

Exemplo, considerando-se A_1 como sendo um alelo do loco A, a frequência do gene A_1 é a proporção, ou a porcentagem de todos os genes, deste loco, que são A_1 . Neste caso, a frequência de todos os alelos em qualquer loco perfaz a unidade ou 100%.

$$f(A_1) = \frac{\text{No. alelos } A_1}{\text{No. total alelos}}$$

Teorema de Hardy-Weinberg (1908)

Explica a dinâmica dos genes na população e propõe que em uma população infinitamente grande sob acasalamento ao acaso, na ausência de migração, mutação e seleção, as frequências gênicas e genotípicas permanecem constantes na população de uma geração para outra. Logo, as frequências gênicas podem ser determinadas a partir das frequências genotípicas.

Demonstração

Considerando os alelos A_1 e A_2 dentro de uma população com a seguinte distribuição de fenótipos: 30 A_1A_1 , 40 A_1A_2 e 30 A_2A_2

a) Determinar as freqüências gênicas e genotípicas nessa população (I):

Genótipos	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	Total
No. Indivíduos	30	40	30	100
No. Genes	60	80	60	200

$$\text{Freqüência de } A_1 = p = \frac{60 + 80/2}{200} = \frac{100}{200} = 0,5$$

$$\text{Freqüência de } A_2 = q = \frac{60 + 80/2}{200} = \frac{100}{200} = 0,5$$

b) Determinar nova freqüência gênica e genotípica após uma geração de acasalamento ao acaso:

	♂	0,5 A_1	0,5 A_2
♀	0,5 A_1	0,25 A_1A_1	0,25 A_1A_2
	0,5 A_2	0,25 A_1A_2	0,25 A_2A_2

Distribuição de genótipos na nova população: 25 A_1A_1 , 50 A_1A_2 , 25 A_2A_2

Genótipos	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	Total
No. indivíduos	25	50	25	100
No. Genes	50	100	50	200

$$p = \frac{50 + 100/2}{200} = \frac{100}{200} = 0,5$$

$$q = \frac{50 + 100/2}{200} = \frac{100}{200} = 0,5$$

} Não houve alteração nas freqüências gênicas

Conclusões

- 1) Independente da constituição genotípica da população inicial, na ausência de seleção, mutação, deriva genética e acasalamento preferencial, em uma população em equilíbrio de Hardy-Weinberg a distribuição genotípica: p^2 , $2pq$, q^2
- 2) O acasalamento ao acaso não altera as freqüências gênicas de uma geração para outra.
- 3) A condição de equilíbrio é alcançada em apenas uma geração de acasalamento ao acaso.

Fatores que alteram a constituição genética da população

As propriedades genéticas da população dependem da freqüência gênica e são modificadas por qualquer alteração que ocorra no processo de transmissão dos genes de uma geração para

outra. Vários são os agentes capazes de alterar as propriedades genéticas de uma população, dentre os quais pode-se citar:

- Deriva genética ou oscilação genética.
- Seleção.
- Migração.
- Mutação.
- Sistemas de acasalamento.

Deriva genética ou oscilação genética

Ocorre apenas em populações pequenas quando qualquer alteração aleatória pode produzir alterações na frequência genotípica, o que não ocorre em populações grandes. Assim, os desvios estatísticos adquirem importância especial quando se verificam em populações pequenas, pois podem até mesmo eliminar determinados genótipos.

Para melhor entendimento de seu efeito sobre a frequência gênica, deve-se levar em consideração que a população é uma amostra de genes que são transmitidos de uma geração pra outra. No caso de populações grandes (teoricamente infinitas) as probabilidades não sofrem grandes desvios em virtude do acaso ao longo das gerações. Assim, a frequência gênica na progênie é influenciada pela variação amostral que será tanto maior quanto menor for o número de pais. Em uma população grande, os gametas são amostras mais representativas da composição genética dos pais que em uma população pequena. Por exemplo, supondo um alelo com frequência de 0,01 em uma população de 50 indivíduos. Isto significa que existe apenas um alelo nessa população (50 indivíduos = 100 alelos) em um único indivíduo. Se este indivíduo não se reproduzir ou se deixar um número pequeno de filhos, os quais podem não sobreviver ou podem não herdar esse alelo dos pais, o alelo pode desaparecer da população. Na Fig. 9 é apresentado um outro exemplo do efeito da deriva ou oscilação genética sobre as frequências gênicas de populações grandes e pequenas.

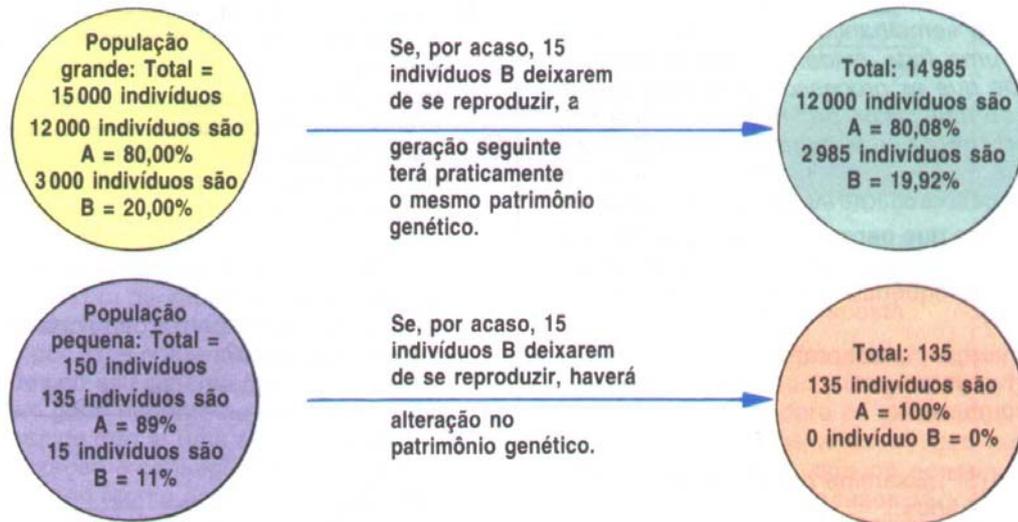


Fig. 8. Exemplo do efeito do acaso sobre as frequências gênicas de populações grandes e pequenas (oscilação ou deriva genética).
Fonte: EVOLUÇÃO..., [s.d.].

Seleção

A seleção, por influenciar na determinação dos genótipos que participam na formação da geração subsequente, pode alterar a amostra de genes capazes de serem encontrados na progênie. A frequência gênica da progênie pode ser alterada pela ação da seleção, que é a principal prática utilizada em programas de melhoramento genético para obtenção de ganhos de desempenho dentro de populações. Nesse caso, pela ação do homem somente os indivíduos melhores para os atributos de interesse são utilizados para reprodução e para deixarem descendentes. É uma das principais forças que altera as frequências gênicas. Pode ser dividida em dois grandes grupos:

Seleção natural: refere-se à influência do ambiente sobre a probabilidade de sobrevivência e reprodução de um determinado fenótipo (genótipo), que define seu valor adaptativo ou "*fitness*". A ação da seleção natural consiste em selecionar genótipos mais bem adaptados a uma determinada condição ecológica, eliminando aqueles desvantajosos para essa mesma condição. O valor adaptativo ou "*fitness*" refere-se à maior probabilidade de, em um determinado ambiente, um determinado indivíduo deixar descendentes, ou seja, indivíduos mais bem adaptados a um determinado ambiente têm chance maior de sobreviver e de deixar descendentes.

Seleção artificial: conjunto de requisitos impostos pelo homem para dirigir a probabilidade de um indivíduo se reproduzir. Em geral, os indivíduos são escolhidos com base no seu valor genético, estimado a partir do seu próprio desempenho ou de sua família ou ambos para uma determinada característica.

A influência da seleção pode ser exemplificada considerando-se um único loco com dois alelos (A e a) e o valor adaptativo relativo do heterozigoto:

Caso 1: Valor adaptativo do heterozigoto igual ao dos homozigotos (Dominância Completa)
AA e Aa → mesmo fenótipo e valor adaptativo

Considerando uma população com as seguintes frequências gênicas p e q e genotípicas p^2 , $2pq$ e q^2 para o gene A com dois alelos (A e a):

Genótipo	Frequência genotípica	Valor adaptativo relativo
AA	p^2	1
Aa	$2pq$	1
aa	q^2	$1 - s$

O valor adaptativo é uma medida referente ao genótipo que expressa maior probabilidade de sobrevivência e reprodução. Por definição, nesse caso, os valores adaptativos dos genótipos AA e Aa são iguais a 1 e o valor adaptativo do genótipo aa é definido em relação a esse valor.

O valor adaptativo do genótipo aa é $1 - s$, e s pode ser qualquer valor entre 0 e 1. Sendo que próximo de zero, a seleção contra aa é pequena e quando é igual a 1 significa que é letal e a seleção contra o genótipo aa é completa.

Para quantificar o efeito da seleção é necessário calcular as frequências gênicas dos gametas produzidos pelos indivíduos selecionados para reprodução (os pais da próxima geração). A probabilidade de ocorrência de AA é p^2 . A frequência dos indivíduos é alterada devido à retirada de uma certa proporção de indivíduos de genótipo aa, fazendo com que o total de indivíduos considerados dentro da população de reprodutores seja menor que 1:

	Genótipos		
	AA	Aa	aa
Freqüência Inicial	p^2	$2pq$	q^2
Valor Adaptativo ("fitness")	1	1	$1 - s$
Proporção de Reprodutores	$1 \times p^2$	$1 \times 2pq$	$(1 - s)q^2$
Freqüências na Progenie:			
Genotípica	$p^2/(1-sq^2)$	$2pq/(1-sq^2)$	$q^2/(1-sq^2)$
Gênica:			
A	$p^2/(1-sq^2)$	$pq/(1-sq^2)$	
a		$pq/(1-sq^2)$	$p^2/(1-sq^2)$

A proporção de indivíduos da população inicial que irá se produzir gametas (proporção de reprodutores) é a soma dos produtos das freqüências genotípicas e dos valores adaptativos: Como $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, então:

$$1 \times p^2 + 1 \times 2pq + (1 - s) \times q^2 = [p^2 + 2pq + q^2] - sq^2 = 1 - sq^2$$

A freqüência do alelo A (p) na progenie após uma geração de seleção contra o genótipo aa será:

$$f(A) = \frac{p^2}{1 - sq^2} + \frac{pq}{1 - sq^2} = \frac{p^2 + pq}{1 - sq^2} = \frac{p^2 + pq}{1 - sq^2} = \frac{p^2 + p(1-p)}{1 - sq^2} = \frac{p^2 + p - p^2}{1 - sq^2} = \frac{p}{1 - sq^2}$$

E a variação da freqüência do alelo A (Δp) será:

$$\Delta p = \frac{p}{1 - sq^2} - p = \frac{p - p + spq^2}{1 - sq^2} = \frac{spq^2}{1 - sq^2}$$

Exemplo:

Em uma população com freqüência do alelo a (q) igual a 0,01 cujo coeficiente de seleção (s) é 0,6, a mudança na freqüência do alelo A (Δp) provocada pela seleção contra o alelo a, será:

$$\Delta p = \frac{spq^2}{1 - sq^2} = \frac{0,6 * 0,99 * 0,01^2}{1 - (0,6 - 0,01^2)} = \frac{0,0000594}{1 - 0,00006} = 0,0000594$$

Supondo uma freqüência do alelo a igual 0,5:

$$\Delta p = \frac{0,6 * 0,5 * 0,5^2}{1 - 0,6 * (0,5)^2} = \frac{0,075}{0,85} = 0,088$$

Logo, Δp depende de s e das freqüências gênicas iniciais.

Mesmo que de uma geração para outra acabe o efeito da seleção e seja feito acasalamento ao acaso, as freqüências gênicas não voltam aos seus valores iniciais porque as alterações são incorporadas à população.

Exemplo:

Considerando a seguinte a população com as seguintes freqüências genotípicas e seleção contra o genótipo aa com coeficiente de 0,5:

Genótipo	Freqüência genotípica inicial	Valor adaptativo relativo	Proporção reprodutores
AA	0,36	1	0,36
Aa	0,48	1	0,48
aa	0,16	$1 - s$ (0,5)	$(0,16)(0,5) = 0,08$
Total	1,00		0,92

Os gametas produzidos pelos reprodutores selecionados terão as seguintes freqüências:

Gênicas	Genotípicas
$f(A) = p = 0,36 + \frac{1}{2}(0,48) = 0,60$	$f(AA) = p^2 = 0,36/0,92 = 0,391$
$f(a) = q = 0,08 + \frac{1}{2}(0,48) = 0,32$	$f(Aa) = 2pq = 0,48/0,92 = 0,522$
	$f(aa) = q^2 = 0,08/0,92 = 0,087$

A progênie resultante do acasalamento entre esses reprodutores apresentará as seguintes freqüências gênicas:

$$f(A) = p = 0,391 + \frac{1}{2}(0,522) = 0,652$$

$$f(a) = q = 0,087 + \frac{1}{2}(0,522) = 0,348$$

Parando a seleção e fazendo-se o acasalamento ao acaso entre os indivíduos da progênie, observaremos as seguintes freqüências:

Genotípicas	Gênicas
$f(AA) = p^2 = (0,652)^2 = 0,425$	$f(A) = p = 0,425 + \frac{1}{2}(0,454) = 0,652$
$f(Aa) = 2pq = 2(0,652)(0,348) = 0,454$	
$f(aa) = q^2 = (0,348)^2 = 0,121$	$f(a) = q = 0,121 + \frac{1}{2}(0,454) = 0,348$

Nota-se que as alterações nas freqüências gênicas provocadas pela seleção dos reprodutores na geração parental foram incorporadas à população. Mesmo fazendo-se o acasalamento ao acaso, a freqüência do alelo A continuou maior que a do alelo a. Continuando a seleção contra o genótipo aa, a tendência será que a $f(A)$ continue aumentando e $f(a)$ continue diminuindo.

Um caso especial de seleção contra o genótipo aa é quando os animais desse genótipo são inférteis ou morrem antes de atingir a idade reprodutiva ($s = 1$). Nesse caso, a única fonte de gametas com o alelo a é o heterozigoto Aa.

Genótipo	Freqüência genotípica inicial	Valor adaptativo relativo	Proporção reprodutores
AA	0,64	1	0,64
Aa	0,32	1	0,32
aa	0,04	$1 - 1 = (0,0)$	$(0,04)(0,0) = 0,0$
Total	1,00		0,96

Os gametas produzidos pelos reprodutores selecionados (sobreviventes) terão as seguintes freqüências:

Genotípicas	Gênicas
$f(AA) = p^2 = 0,64/0,96 = 0,6667$	$f(A) = p = 0,6667 + \frac{1}{2}(0,3333) = 0,8334$
$f(Aa) = 2pq = 0,32/0,96 = 0,3333$	$f(a) = q = 0,0 + \frac{1}{2}(0,3333) = 0,1667$
$f(aa) = q^2 = 0,0/0,96 = 0,0$	

A progênie resultante do acasalamento entre esses reprodutores sobreviventes apresentará as seguintes freqüências:

Genotípicas	Gênicas
$f(AA) = p^2 = (0,8334)^2 = 0,6946$	$f(A) = p = 0,6946 + \frac{1}{2}(0,2779) = 0,8336$
$f(Aa) = 2pq = 2(0,8334)(0,1667) = 0,2779$	
$f(aa) = q^2 = (0,1667)^2 = 0,0278$	$f(a) = q = 0,0278 + \frac{1}{2}(0,2779) = 0,1668$

Caso 2: Heterozigoto com valor adaptativo intermediário aos dois homozigotos (Dominância Incompleta)

Na dominância incompleta o heterozigoto tem valor adaptativo maior que a média dos homozigotos, mas menor que o valor adaptativo do melhor homozigoto. Considerando uma população com as seguintes freqüências gênicas p e q e genotípicas p², 2pq e q² para o gene A com dois alelos (A e a), sendo o genótipo favorável o AA:

Genótipo	Freqüência genotípica	Valor adaptativo relativo	Proporção reprodutores
AA	p ²	1	p ² x 1
Aa	2pq	1 - s ₁	2pq x (1 - s ₁)
aa	q ²	1 - s ₂	q ² x (1 - s ₂)

Onde: $0 < s_1 < \frac{1}{2} (s_2)$

A freqüência do alelo A nos reprodutores selecionados será:

$$f(A) = p = \frac{p^2 + pq(1-s_1)}{p^2 + 2pq(1-s_1) + q^2(1-s_2)} = \frac{p^2 + pq - pqs_1}{p^2 + 2pq - 2pqs_2 + q^2 - q^2s_2}$$

Como:

$$p^2 + pq = p$$

e

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

Então:

$$f(A) = p = \frac{p - pqs_1}{1 - 2pqs_1 - q^2s_2} = \frac{p(1 - qs_1)}{1 - 2pqs_1 - q^2s_2}$$

Caso 3: Heterozigoto com maior valor adaptativo que os genótipos homozigotos (sobredominância)

Neste caso, o heterozigoto tem valor adaptativo maior que os dois homozigotos. Para $0 < s_1 < 1$ e $0 < s_2 < 1$, então:

Genótipo	Freqüência genotípica	Valor adaptativo relativo
AA	p ²	1 - s ₁
Aa	2pq	1
aa	q ²	1 - s ₂

A freqüência do alelo A nos reprodutores selecionados será:

$$f(A) = p = \frac{p^2(1-s_1) + pq}{p^2(1-s_1) + 2pq + q^2(1-s_2)} = \frac{p(1-ps_1)}{1 - p^2s_1 - q^2s_2}$$

Apesar da superioridade dos heterozigotos em relação aos dois genótipos, a seleção a favor do genótipo heterozigoto para aumento da frequência do genótipo heterozigoto é um objetivo impossível, já que o acasalamento entre indivíduos heterozigotos resulta em progênes com os três genótipos.

Exemplo:

Considerando o gene B com dois alelos B_1 e B_2 em uma população com genótipos B_1B_1 , B_1B_2 e B_2B_2 , responsáveis pelas colorações de pelagem preta, cinza e branca, respectivamente. Supondo as seguintes frequências gênicas e coeficientes de seleção para os alelos:

$$B_1 = p = 0,54 \quad s_1 = 0,35$$

$$B_2 = q = 0,46 \quad s_2 = 0,70$$

Genótipo	Frequência genotípica	Valor adaptativo relativo	Proporção reprodutores
B_1B_1	$p^2 = 0,29$	$1 - s_1 = 0,65$	$0,29 \times 0,65 = 0,1885$
B_1B_2	$2pq = 0,50$	1	$0,50 \times 1 = 0,5$
B_2B_2	$q^2 = 0,21$	$1 - s_2 = 0,30$	$0,21 \times 0,30 = 0,0630$
Total			0,7515

Os gametas produzidos pelos reprodutores selecionados terão as seguintes frequências:

Genotípicas	Gênicas
$f(B_1B_1) = 0,1885/0,7515 = 0,2508$	$f(B_1) = 0,2508 + \frac{1}{2} (0,6653) = 0,5835$
$f(B_1B_2) = 0,50/0,7515 = 0,6653$	$f(B_2) = 0,0838 + \frac{1}{2} (0,6653) = 0,4165$
$f(B_2B_2) = 0,0630/0,7515 = 0,0838$	

A progênie resultante do acasalamento entre esses reprodutores apresentará as seguintes frequências:

Genotípicas	Gênicas
$f(B_1B_1) = (0,5835)^2 = 0,3405$	$f(B_1) = 0,3405 + \frac{1}{2} (0,4861) = 0,5836$
$f(B_1B_2) = 2 \times 0,5835 \times 0,4165 = 0,4861$	$f(B_2) = 0,1735 + \frac{1}{2} (0,4861) = 0,4166$
$f(B_2B_2) = (0,4165)^2 = 0,1735$	

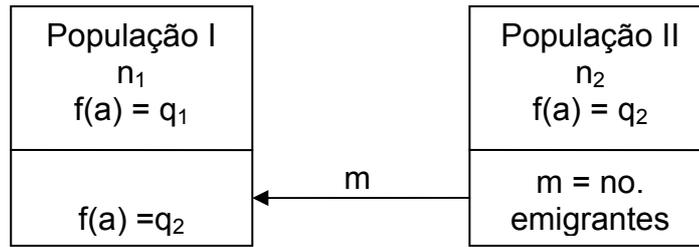
Conclusão

A seleção a favor dos heterozigotos não é eficiente porque não aumenta a frequência dos heterozigotos porque os pais transmitem os alelos independentes para os seus filhos e não combinações de alelos (genótipos).

Migração

É a mudança de indivíduos de uma população que está se reproduzindo e apresenta uma frequência gênica (q_2) para uma outra população que também se reproduz e apresenta uma outra frequência gênica (q_1).

O deslocamento do grupo de indivíduos quando este abandona sua população para se integrar em outra é denominado *emigração*. Por outro lado, a chegada de indivíduos numa nova população é conhecida por *imigração*.



Para estimar o efeito da migração sobre a composição genética de uma população defini-se:

- 1) Proporção de migrantes (m): $m = \frac{n_2}{n_2 + n_1}$
- 2) Proporção de não-migrantes = $1 - m$
- 3) Frequência gênica após a migração $\rightarrow q' = (1-m)q_1 + mq_2$

Exemplo:

$$q_2 = 0,60 \quad n_2 = 2000$$

$$q_1 = 0,20 \quad n_1 = 8000$$

$$m = 2000/2000 + 8000 = 2000/10000 = 0,2$$

$$q' = (1-0,2)(0,2) + (0,2)(0,6) = 0,16 + 0,12 = 0,28$$

Com o aumento do número de indivíduos migrando há uma tendência da frequência gênica da população que está recebendo os imigrantes (q_1) se aproximar da frequência da população da qual os indivíduos estão emigrando (q_2).

Resolvendo-se a equação de determinação da nova frequência...

$$q' = (1-m)q_1 + mq_2$$

$$q' = q_1 - mq_1 + mq_2$$

$$q' = q_1 + m(q_2 - q_1)$$

Para: $q' \neq q_1$; $q_1 \neq q_2$

... até o momento mostrou-se que a alteração na frequência gênica depende:

- 1) da diferença entre as frequências gênicas das duas populações (q_1 e q_2)
- 2) da taxa de migração (m)

Mutação

São alterações que ocorrem ao acaso no material genético de um indivíduo e que são transmitidas à descendência podendo, em alguns casos, provocar alterações fenotípicas. Essas alterações podem criar um novo alelo ou provocar a alteração de um alelo para outro já existente. O efeito da mutação sobre a frequência gênica é afetado pela frequência com que ela ocorre na população (taxa de mutação). Considerando este fato, as mutações podem ser classificadas em:

Não-recorrentes: quando ocorre em apenas um gene ou cromossomo de um único indivíduo dentro da população. Em geral, tem pequeno efeito na alteração da frequência gênica, a não ser que resulte uma vantagem seletiva muito significativa no indivíduo portador do novo alelo.

Recorrente: característica de populações que apresentam altas taxas mutacionais e, conseqüentemente, frequência gênica do gene mutante não tão baixa ao ponto de mesmo ser “perdido” ao longo das gerações.

A taxa de mutação varia entre os diferentes locos já que alguns locos mutam mais freqüentemente que outros. No entanto, quando consideramos um único loco a taxa de mutação parece permanecer constante de uma geração para outra em ambientes constantes. Isto porque a taxa de mutação pode ser acelerada por exposições à radiação ultra-violeta, raios-X, substâncias químicas, etc. No entanto, se considerarmos as condições uniformes do meio e taxa de mutação constante, de uma geração para outra, a mutação não deverá alterar significativamente a frequência gênica de uma geração específica ao ponto de mesma ser mensurável. Porém, ao longo de várias gerações, a taxa de mutação influencia as frequências gênicas.

μ = probabilidade de um determinado alelo A_1 se transforme no alelo A_2

Dentro de uma população, a frequência de mutações é o produto da taxa de mutação (μ) e a frequência gênica inicial (p_0):

$F(A_1 \rightarrow A_2) = \mu p_0$ → Probabilidade de ocorrer mutação no gene A_1

Na próxima geração:

$$f(A_1) = p_1 = p_0 - \mu p_0 = p_0(1 - \mu)$$

e

$$f(A_2) = q_1 = q_0 + \mu p_0$$

Na segunda geração:

$$P_2 = p_1 - \mu p_1 = p_1(1 - \mu)$$

Como $p_1 = p_0(1 - \mu)$,

$$\text{Então: } p_2 = p_0(1 - \mu)^2$$

Após n gerações:

$$P_n = p_0(1 - \mu)^n$$

Como as mutações recorrentes podem ocorrer em ambas direções, de $A_1 \rightarrow A_2$ e de $A_2 \rightarrow A_1$. Assumindo que μ é a taxa de mutação de $A_1 \rightarrow A_2$ e ν é a taxa de $A_2 \rightarrow A_1$ e que estas duas taxas não são necessariamente iguais. Se $f(A_1) = p_0$ na população inicial, então:

$$p' = p_0 - \mu p_0 + \nu q_0$$

\uparrow Perda de alelos A_1
 \downarrow Ganho de alelos A_1

Considerando esse tipo de mutação recorrente nas duas direções, existem três possíveis efeitos sobre a frequência gênica do alelo A_1 :

- 1) $\mu_{p_0} > \nu_{q_0} \rightarrow f(A_1)$ diminui
- 2) $\mu_{p_0} < \nu_{q_0} \rightarrow f(A_1)$ aumenta
- 3) $\mu_{p_0} = \nu_{q_0} \rightarrow f(A_1)$ estável ou em equilíbrio

Sistema de acasalamento

O acasalamento entre indivíduos em uma população é responsável pelos genótipos da próxima geração. Assim, a frequência genotípica de uma geração depende das recombinações entre os genótipos dos indivíduos que se acasalaram na geração anterior.

Acasalamento ao acaso ou pan mixia

Qualquer indivíduo tem igual chance de se acasalar com outro do sexo oposto. Logo, a formação dos zigotos (genótipos) é realizada como consequência de uma união ao acaso de gametas.

Acasalamento preferencial

Como os cruzamentos de animais domésticos geralmente estão sob controle do homem, que freqüentemente decide, por exemplo, selecionar os indivíduos que irão se reproduzir para formar a geração seguinte. Essa escolha pode ser feita considerando o fenótipo ou o parentesco dos reprodutores e leva a “concentração” do patrimônio genético do grupo preferido na população.

As regras estratégicas dos acasalamentos preferenciais são permitir:

- Acasalamentos somente entre animais de mesmo fenótipo \rightarrow *preferencial positivo*
- Acasalamentos somente entre animais de fenótipo diferente \rightarrow *preferencial negativo*

Na ausência de seleção esse tipo de acasalamento altera as frequências genotípicas mas, mantém as frequências gênicas inalteradas.

Acasalamento preferencial positivo

Ex.: Cor da pelagem de bovinos da raça Shorthorn.

Genótipo	Fenótipo	Frequência genotípica
RR	Vermelho	p^2
Rr	Ruão	$2pq$
rr	Branco	q^2

Acasalamentos		Frequência acasalamento	Frequência genotípica na progenie		
Machos x Fêmeas			RR	Rr	Rr
RR (1)	RR (p^2)	$1 \times p^2$	$1(1 \times p^2)$	-	-
Rr (1)	Rr ($2pq$)	$1 \times 2pq$	$\frac{1}{2} (1 \times pq)$	pq	$\frac{1}{2} pq$
rr (1)	rr (q^2)	$1 \times q^2$	-	-	q^2
			$p^2 + \frac{1}{2} pq$	pq	$\frac{1}{2} pq + q^2$

Frequência genotípica na progênie:

$$\left. \begin{aligned} f(RR) &= p^2 + \frac{1}{2} pq \\ f(Rr) &= pq \\ f(rr) &= q^2 + \frac{1}{2} pq \end{aligned} \right\} \text{Alterou frequência genotípica}$$

Freqüência gênica na progênie:

$$\left. \begin{aligned} f(R) &= f(RR) + \frac{1}{2} f(Rr) = p^2 + \frac{1}{2} pq + \frac{1}{2} pq = p^2 + pq = p(p+q) = p \\ f(r) &= f(rr) + \frac{1}{2} f(Rr) = q^2 + \frac{1}{2} pq + \frac{1}{2} pq = q^2 + pq = q(q+p) = q \end{aligned} \right\} \text{ Não alterou}$$

Considerando as seguintes freqüências gênicas nessa população de bovinos:

$$f(R) = p = 0,5 \text{ e } f(r) = q = 0,5$$

Genótipo	Fenótipo	Freqüência genotípica
RR	Vermelho	$p^2 = 0,25$
Rr	Ruão	$2pq = 0,50$
rr	Branco	$q^2 = 0,25$

Acasalamentos		Freqüência acasalamento	Freqüência genotípica na progênie		
Machos x Fêmeas			RR	Rr	rr
RR (1)	RR (0,25)	1 x 0,25	1(0,25)	-	-
Rr (1)	Rr (0,50)	1 x 0,50	1/4 (0,50)	1/2 (0,50)	1/4 (0,50)
rr (1)	rr (0,25)	1 x 0,25	-	-	1(0,25)
			$0,25 + 0,125 = 0,375$	0,25	$0,25 + 0,125 = 0,375$

Progênie:

$$f(RR) = 0,375$$

$$f(Rr) = 0,25$$

$$f(rr) = 0,375$$

$$f(R) = 0,375 + \frac{1}{2} 0,25 = 0,5$$

$$f(r) = 1 - 0,5 = 0,5$$

Acasalamento preferencial negativo

Probabilidade de ocorrência das classes fenotípicas	
Ruão (Rr)	$f\left(\frac{Rr}{Rr + rr}\right) = \frac{0,50}{0,25 + 0,50} = 0,667$
Branco (rr)	$f\left(\frac{rr}{Rr + rr}\right) = \frac{0,25}{0,25 + 0,50} = 0,333$

Probabilidade de ocorrência das classes fenotípicas	
Vermelhos (RR)	$f\left(\frac{RR}{RR + rr}\right) = \frac{0,25}{0,25 + 0,25} = 0,50$
Branco (rr)	$f\left(\frac{rr}{RR + rr}\right) = \frac{0,25}{0,25 + 0,25} = 0,50$

Probabilidade de ocorrência das classes fenotípicas	
Vermelho (RR)	$f\left(\frac{RR}{Rr + RR}\right) = \frac{0,25}{0,25 + 0,50} = 0,333$
Ruão (Rr)	$f\left(\frac{Rr}{Rr + RR}\right) = \frac{0,50}{0,25 + 0,50} = 0,667$

Probabilidade de cruzamentos:

Acasalamentos		Freq. acasala/o	Frequência genotípica na progênie		
Fêmeas x	Machos		RR	Rr	rr
RR (0,25)	Rr (0,667)	0,25x0,667	½ (0,1668)	½ (0,1668)	-
	rr (0,333)	0,25x0,333	-	1(0,0833)	-
Rr (0,50)	RR (0,50)	0,50 x 0,50	½ (0,25)	½ (0,25)	-
	rr (0,50)	0,50 x 0,50	-	½ (0,25)	½ (0,25)
rr (0,25)	RR (0,333)	0,25 x 0,333	-	1(0,833)	-
	Rr (0,667)	0,25 x 0,667	-	½ (0,1668)	½ (0,1668)
			0,834 + 0,125 = 0,2084	0,25	0,25 + 0,125 = 0,375

Progênie:

f (RR) = 0,2084

f (Rr) = 0,5834

f (rr) = 0,2084

f(R) = 0,2084 + ½ 0,25 = 0,5

f(r) = 1-0,5 = 0,5

Comparando a distribuição das frequências genotípicas nas progênies resultantes dos acasalamentos preferenciais positivo e negativo...

Genótipo	Acasalamento preferencial	
	Positivo	Negativo
RR	0,375	0,2084
Rr	0,250	0,5834
rr	0,375	0,2084

Observamos que o positivo aumenta a frequência dos genótipos homozigotos e o acasalamento negativo aumenta o genótipo heterozigoto.

Referências

BOURDON, G.E.P. **Understanding animal breeding**. 2. ed. Upper Saddle River: Prendice-Hall, 2000. 538p.

BRITO, C.M.C.; MELLO, M.L.S. Morphological dimorphism in the y chromosome of “pé-duro” cattle in the Brazilian state of Piauí. **genetics and molecular biology**, v. 22, n. 3, 1999.

CALDAS, L. O genoma humano. **CiênciaJ**, n. 23, set./dez. 2001. Disponível em: <<http://www.ajc.pt.cienciaj/n23avulso9.php>>. Acesso em: 27 jun. 2007.

ESPINOSA, J. **Questões de bioética**. [s.d.]. Disponível em: <http://www.quadrante.com.br/Pages/especiais020905.asp?id=152&categoria+Etica_Bioetica>. Acesso em: 27 jun. 2007.

EVOLUÇÃO dos seres vivos: teoria sint. da evolução. [s.d.]. Disponível em: <<http://sti.br.inter.net/rafaas/biologia-ar/index.htm>>. Acesso em: 26 jun. 2007.

FARAH, S.B. **DNA segredos e mistérios**. São Paulo: Sarrier, 1997. 276 p.

GIANONNI, M.A.; GIANONNI, M.L. **Genética e melhoramento de rebanhos nos trópicos**. São Paulo: Nobel, 1983. 463 p.

EUCLIDES FILHO, K. **Melhoramento genético animal no Brasil fundamentos, história e importância**. Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, 1999. 63 p. Disponível em: <http://www.cnpqg.embrapa.br/publicacoes/doc/doc75/index.html>. Acesso em: 27 jun. 2007.

SOUZA, F.F. de. **Divisão celular**. [s.d.] Disponível em: <http://www.ffsvirus.vilabol.uol.com.br/BIOLOGIA/divcelular.htm>. Acesso em: 27 jun. 2007.

WATTIAUX, M. **Conceitos genéticos básicos**. [s.d.] Disponível em: <http://www.babcock.cals.wisc.edu/downloads/de/14.pt.pdf>. Acesso em: 26 jun. 2007.