

GRAU DE HERITABILIDADE: CONCEITO, MEDIDA E IMPORTÂNCIA

Raul Briquet Junior (*)

CONCEITO DE HERITABILIDADE

Chama-se **heritabilidade** a porção da variação observada numa população, relativa a certo característico, devida às diferenças genóticas dos indivíduos componentes dessa população. Sendo uma porção ou fração de alguma cousa, a expressão **grau ou coeficiente de heritabilidade** é mais apropriada, uma vez que dá idéia de relação quantitativa. Define LUSH (1) o grau de heritabilidade como a "fração da variância observada, devida às diferenças gênicas dos indivíduos".

O coeficiente de heritabilidade varia, é claro, de zero a um ou de zero a cem, se em base de porcentagem.

Quando se afirma que o coeficiente de heritabilidade de certo característico é zero, quer isso dizer que toda a variação observada numa população, em relação a êsse característico, é causada pelas forças ambientes e não pelas diferenças nos genótipos dos componentes da população estudada. Um característico da heritabilidade igual a 1 (100%) é aquêlê cuja variação na população estudada é causada apenas pelas diferenças gênicas entre os indivíduos dessa população, não havendo influência do meio na manifestação daquele característico. Do mesmo modo, um coeficiente de heritabilidade igual a 0,75 indica que setenta e cinco por cento da variação observada numa população são causados pelos diferentes genótipos que com-

(*) Master of Science em Animal Breeding e Genetics pelo Iowa State College of Agriculture, Ames Ia, U. S. A.. Professor de Zootecnia Geral e Genética Animal da Escola Superior de Veterinária do Estado de Minas Gerais.

põem a população e vinte e cinco por cento dessa mesma variação são causados pela ação do meio. Em outras palavras, podemos dizer, de maneira mais precisa, que se trata de um característico para o qual setenta e cinco por cento da respectiva variação ainda permaneceriam na população se as forças do meio fôsem tôdas controladas ou eliminadas. De outro modo ainda, poderíamos dizer que se trata de um caso em que vinte e cinco por cento da variação observada na população ainda permaneceriam se todos os genótipos dos componentes dessa população fôsem iguais.

O individuo é consequência combinada dos seus genes e do meio, uma vez que a expressão dêstes depende do ambiente. Entretanto, em relação a essas forças combinadas, os característicos diferem muito. Uns manifestam-se do mesmo modo em grande amplitude de variação ambiente; outros flutuam ao sabor das mudanças do meio. Nesse aspecto, portanto, podemos classificar os característicos em **altamente hereditários**, **mediana** ou **fracamente hereditários**. Um característico altamente hereditário seria aquêle em que "quase tôda a variação observada na população fôsse causada pelas diferenças genotípicas dos seus componentes". (2) Um característico fracamente hereditário seria aquêle em cuja variação influissem soberanamente as forças ambientes.

A heritabilidade, portanto, indica quanto influi o meio e quanto influem os genes na expressão do característico. É, pois, noção quantitativa, de ordem estatística, não se coadunando com análises isoladas. A noção de heritabilidade refere-se a determinado característico e a uma população particular.

HEREDITARIEDADE E HERITABILIDADE

A heritabilidade não deve ser confundida com hereditariedade, embora sejam noções associadas. A hereditariedade é o fenômeno em si, o fato de se transmitirem os fatores hereditários através das gerações. A heritabilidade mede as forças que influem na expressão de um certo característico. Quando se estuda a hereditariedade de certo característico, analisa-se

se é ele controlado ou não por genes e qual é o mecanismo desse controle. Mas, um característico controlado por genes ou hereditário, pode, como vimos, ser altamente hereditário ou não, conforme as influências gênicas em contraste com as do meio, na expressão do caráter. O paralelo entre os dois pode ser comparado aos vocábulos resistência e resistividade, usados em Eletricidade; o primeiro é o fenômeno da resistência oferecida pelo condutor à passagem da corrente elétrica; o segundo é a medida dessa resistência ou o grau de resistência oferecido por uma certa estrutura, em função das circunstâncias que o caracterizam, em relação a essa corrente.

Dois exemplos ilustrarão as noções acima esboçadas. LUSH E STRAUS (3), estudando a heritabilidade da porcentagem de gordura no leite, encontraram um coeficiente igual a 0,174, o que mostra serem as variações nos records das vacas dependentes mais das variações do meio do que das diferenças gênicas dessas vacas. BRIQUET (4), estudando a heritabilidade da pelagem malhada do gado holandês, encontrou um coeficiente de heritabilidade igual a 0,92, o que coloca esse característico entre os mais altamente hereditários. Em ambos os casos, como é sabido, trata-se de característicos hereditários.

É necessário, porém, compreender bem o significado, o conteúdo dessa porção hereditária que é medida pela heritabilidade em contraste com o meio. Para tanto, algumas noções fundamentais tornam-se indispensáveis.

Os genes, como se sabe, agem de várias maneiras. Em primeiro lugar, podem eles agir por si mesmos, independentes dos outros genes presentes no genótipo. Tal modo de expressão gênica é chamado **aditivo** e o clássico da pilha de tijolos dá bem uma idéia dele. Numa pilha de tijolos, a colocação ou subtração de um tijolo produz sempre a mesma variação no peso da pilha, independentemente dos outros tijolos existentes na pilha. Em outras palavras, o efeito dos genes é aditivo quando "a substituição de um gene por seu alelo produz sempre um certo desvio positivo ou negativo na medida do característico afetado e em tal substituição o efeito do gene é o mesmo, independente dos outros genes presentes". (2)

A Genética registra vários casos de ação aditiva dos genes. Os conhecidos casos de fatores múltiplos, em que observamos a variação contínua dos fenótipos, são dessa categoria, como a cor da pele humana, o comprimento de orelhas em coelhos, o comprimento da espiga no milho, etc., etc..

Admitindo-se, por exemplo, que a cor da pele humana seja devida a dois pares de genes, A-a e B-b, sem dominância entre eles, o efeito da substituição do gene A pelo alelo a produzirá o mesmo efeito quer o genótipo em que se deu tal substituição seja

$$\begin{array}{cc} \mathbf{A B} & \mathbf{A b} \\ \text{— —} & \text{— —} \\ \mathbf{a b} & \mathbf{A b} \end{array}$$
 ou

Outro modo de expressão gênica é aquêle em que a ação de um gene depende dos outros companheiros de genótipo. Tal modo de expressão é **interativo** ou **não adicional**, em contraste com o termo aditivo. Os casos de dominância, conhecidos de todos, são exemplos desse tipo de ação, em que a expressão de um gene depende da presença ou ausência do seu alelo dominante. O processo de expressão é não adicional, porque a substituição de um gene por outro depende do genótipo em que se processa tal substituição. Em carneiros, por exemplo, a pelagem branca (B) é dominante sobre a pelagem preta (b). A substituição do gene B pelo seu alelo b não produzirá nenhum efeito fenotípico se feita em genótipo BB mas passará o animal de branco para preto se feita em genótipos Bb.

Convém não esquecer que nos referimos a escala de valores fenotípicos. Qualquer que seja a substituição em qualquer genótipo, o valor genotípico muda automaticamente.

Também são interativos e, portanto, não adicionais, os casos de fatores complementares, inibidores, etc.. Modernamente, perderam eles a antiga nomenclatura e passaram a chamar-se apenas casos de **epistasia** (epistasia dominante, recessiva, duplicada, etc.). Um exemplo de epistasia dominante em cães vai nos servir de exemplo.

Nesses animais, a pelagem preta deve-se a um gene B e a marron ao seu alelo b; por outro lado, um par de genes inibidores interferem, de modo que I inibe a produção de qualquer pigmento e i o permite. Nessas circunstâncias, os genótipos

B I **b I**

— e —, por exemplo, serão ambos brancos. A substituição

B I **B i**

de **I** por **i**, entretanto, terá efeitos muito diversos conforme o genótipo em que se processe; se no primeiro, o fenótipo será o mesmo; se no segundo, o animal passa de branco a preto.

Embora sejam a dominância e a epistasia casos não adicionais de ação dos genes, são eles separados na classificação geral, devido às suas diferentes bases genéticas. A dominância refere-se a genes alélicos, enquanto a epistasia se relaciona com genes não alélicos. Portanto, fica reservado o termo dominância para as relações não aditivas de genes alélicos e o termo epistasia para os casos não adicionais de genes de pares alelomorfos diferentes.

Numa população, há genes agindo de todos os modos analisados. Como, porém, determinar qual a porção de efeitos de um tipo e qual a fração de outro tipo? O único processo simples de decompor o problema é trabalhar com um **efeito médio** dos genes. Tal efeito médio passa a ser o efeito da substituição de um gene por outro na população, em qualquer genótipo. Define FISHER (5) efeito médio como "acréscimo produzido no total das medidas de uma população, quando se faz a substituição de um gene, sem mudanças das condições ambientes". O cálculo do efeito médio, portanto, é baseado na frequência dos genótipos que compõem a população, na escala de valores fenotípicos, de modo que se possa raciocinar e determinar qual o efeito produzido pela substituição de um gene nessa população.

De posse desse efeito médio, se adicionarmos os efeitos médios de cada gene presente em cada genótipo, obtemos um valor "esperado", para cada indivíduo da população. Mas esse valor "esperado", baseado no efeito médio dos genes, difere do valor "real" ou atual, uma vez que na população não há apenas efeitos aditivos dos genes. Os desvios entre os valores esperados e os atuais, são desvios devidos aos efeitos da dominância e da epistasia. A média da soma dos quadrados desses desvios, a variância, é, por conseguinte, a variância devida

aos efeitos não adicionais dos genes, ou seja, a porção não aditiva. A média da soma dos quadrados dos desvios dos valores "esperados" entre si, dá a variância correspondente aos efeitos aditivos dos genes.

Não interessa analisar aqui os vários raciocínios que conduzem a essa determinação e a completa decomposição da variância total em porções aditiva, devida à dominância e devida à epistasia. Basta, no momento, saber da existência dessas três componentes, pois elas virão à baila novamente.

Quando se determina o grau de heritabilidade, incluindo apenas a porção aditiva, dizemos tratar-se de heritabilidade no **sentido restrito**. A heritabilidade em **sentido amplo**, porém, inclui não só a porção aditiva da variância, mas as devidas à dominância e à epistasia. A soma destas três dará a variância observada, se a influência do meio for nula. Dará um valor X , que subtraído da variância total, dará o valor da variância devida ao meio, no caso dêste influir.

Os termos a que se referem as noções acima variam com os diversos autores. Assim, LUSH (1) chama **aditiva**, como acima foi visto, o que WRIGHT denomina **gênica** (4) e FISHER (4) considera **genética**; o que chamamos heritabilidade, em sentido amplo, segundo LUSH (1) é chamado **genética** por WRIGHT (4) e **genotípica** por FISHER (4).

MEIOS DE DETERMINAÇÃO DA HERITABILIDADE

Há diversos métodos que permitem uma estimativa do coeficiente de heritabilidade. Podemos citar:

1) **Método das linhagens isogênicas** — Chamam-se linhagens isogênicas ou isógenas, aos grupos de indivíduos de idêntico genótipo, como, por exemplo, os gêmeos monozigóticos, as linhagens de organismos de reprodução assexuada, etc.. Sendo assim, a variação nesses indivíduos é apenas devida às forças ambientes. Determinando-se as variações nessas linhagens e calculando-se a respectiva variância (média da soma dos quadrados dos desvios), podemos, subtraindo essa variância

observada na população tóda de organismos semelhantes aos dessa linhagem, determinar o coeficiente de heritabilidade. A heritabilidade determinada por êsse método inclui a porção aditiva, devida à dominância e a epistasia.

Tal método não é muito usado, porque a ocorrência de linhagens isogênicas nos animais domésticos é muito fraca. Somente os gêmeos monozigóticos são dessa categoria ou os grupos altamente consanguíneos.

2) Método das linhagens selecionadas — Neste método, seleciona-se um grupo de reprodutores de uma população. A média desse grupo selecionado em relação a certo característico, subtraída da média da população total em relação ao mesmo característico, chama-se **diferencial de seleção** (2). Comparando-se êsse diferencial de seleção com a diferença entre a média dos filhos dos pais selecionados e a média da população de onde provieram tais pais, obtém-se uma estimativa da heritabilidade. Seja **X** a média dos pais selecionados; **Y** a média da população de onde tais pais foram retirados; **Z** a média dos filhos do grupo selecionado. Nessas circunstâncias, heritabilidade

$$\text{dade} = \frac{Z - Y}{X - Y}$$

O coeficiente assim determinado inclui as porções aditiva e epistática, sendo esta, como de regra, de valor relativo muito pequeno. Como, porém, **X** e **Z** não são contemporâneos, o meio poderá influir de modo decisivo. Para controlar isso, adota-se o critério de selecionar também um grupo, em sentido oposto ao dos pais privilegiados, em relação ao mesmo característico. Uma vez que se tenha a progênie desse segundo grupo selecionado não é mais necessário o uso de **Y** nas fórmulas. Podemos obter a heritabilidade pela relação heritabilidade

$\text{de} = \frac{Z - Z'}{X - X'}$, onde **Z'** e **X'** se referem aos animais (pais e filhos) selecionados em sentido oposto e **X** e **Z** são os mesmos da fórmula precedente.

3) Método das correlações entre parentes — A correlação

como se sabe, é o processo estatístico que mede o grau de variação associada entre duas ou mais variáveis. Geralmente, usa-se estabelecer a correlação existente entre pais e filhos (mães e filhas ou filhos) em vez de existente entre irmãos, etc.. A razão dessa preferência pode ser resumida da seguinte maneira: a) em se tratando de características altamente hereditárias, a heritabilidade é esperada muito alta nessa comparação; b) o uso de tais parentes não inclui os desvios devidos à dominância. Isso porque, numa população que se acasala ao acaso, todos os tipos de acasalamento ocorrem ($AA \times Aa$, $Aa \times Aa$, etc.), de modo que as respectivas progênies apresentarão ora valores acima dos "esperados" devido à dominância, ora abaixo deles, de modo que eles tendem a se cancelar entre si. Em outras palavras, não há correlação entre a dominância dos pais e a variação devida à dominância nos filhos; c) o uso de tais parentes é menos sujeito a influências do meio do que os outros. O uso de irmãos maternos, por exemplo, é menos eficiente, porque, tendo tais irmãos se desenvolvido no mesmo útero, etc., podem eles ser afetados no mesmo sentido pelo meio, o que elevará a correlação entre eles e a mãe.

A determinação da correlação de modo preciso, inclui muitos raciocínios estatísticos. Em primeiro lugar, é preciso considerar a correlação genética entre os pais, a qual vai influir na fórmula que determina a correlação entre pais e filhas ou mães e filhos, etc.. Ora, essa correlação genética é difícil de ser medida, a não ser quando os pais sejam consanguíneos. Por outro lado, influem ainda as forças do meio que podem agir no mesmo sentido em pais e filhos, de modo que a correlação entre os meios dos pais e filhos deve ser calculada. Isso também não se pode medir e o que o observador faz é controlar essas forças experimentalmente, o que também não é muito fácil. Para evitar complicações e simplificar as análises, usa-se um processo, o qual, porém, não é estatisticamente tão preciso quanto o quarto método, que analisaremos depois. Consiste em se dividir as fêmeas servidas por um mesmo macho em dois grupos; um com os mais altos valores, em relação ao característico que nos interessa e outro com os mais baixos. Tomam-

se as médias, correspondentes a êsses dois grupos, para todos os machos. Sejam êles **A** e **B**. Em seguida, tomam-se as médias dos filhos correspondentes às mães classificadas como acima; sejam elas **a** e **b**. Nessas circunstâncias

$$\text{heritabilidade} = \frac{a-b}{A-B} \times 2$$

A razão da multiplicação por 2 será explicada no método que se segue.

4) Regressão da progênie em relação às mães em base intra-paterna.

Êste processo é feito em base intra-paterna, isto é, computado entre grupos de fêmeas servidas por um mesmo macho. Portanto, as variações são apenas as que se verificam em torno da média do grupo pertencente a um mesmo macho. Sendo o meio o mesmo, via de regra, para mães e filhos, as variações consideradas nesse método são as variações das mães apenas.

Usa-se de preferência o coeficiente de regressão, nesse método, em vez do coeficiente de correlação. A razão disso é que, quando se faz a seleção da variável independente (nesse caso as mães), o coeficiente de regressão não é afetado, mas o é o de correlação. Sendo o coeficiente de regressão a medida da inclinação de uma curva, êle não é afetado se fôr determinado por um número menor de dados. Será apenas menos significativo, porque é baseado em amostra menor. Ora, como nunca se sabe se houve ou não seleção, mesmo inconciente, o uso da regressão é preferível ao da correlação.

Do mesmo modo que o processo anterior, êste não inclui as variações devidas à dominância e apenas pouco das devidas à epistasia. A influência destas é pequena e menor do que a causada pela ação dos genes. Um efeito epistático requer pelo menos dois genes em combinações. Ora, uma tal combinação é transmitida em 0,5 menos gâmetas do que um gene isolado.

Uma combinação de três genes será transmitida 0,25 vezes menos frequentemente do que um gene só, e assim por diante. Portanto, os efeitos epistáticos contribuem muito pouco para a correlação entre pais e filhos.

Neste processo, grupam-se as fêmeas servidas por um mesmo macho. Em cada grupo, determinam-se os valores das mães, (variável independente **X**) e os valores dos filhos correspondentes (variável dependente **Y**). Procede-se à análise de variância do quadro desses valores, de modo a serem isoladas as variâncias total: inter-machos e intra-machos. Uma coluna especial deverá conter os valores dos produtos **XY**, correspondentes a cada indivíduo. O coeficiente de regressão, (baseado nos quadros mínimos) ou $\frac{S \times Y}{S \times 2}$, correspondente à subdivisão intra-machos é a heritabilidade.

Este valor deve ainda ser multiplicado por 2. A razão disso é que a progênie, como se sabe, recebe a metade de seus gametas do pai e metade da mãe. Ora, quando efetuamos a classificação em base intra-paterna, os efeitos dos pais saíu de cogitação, ficando-se apenas com as variações das mães. E os efeitos da segregação mendeliana dos pais tende a se igualar pelos filhos, tanto mais quanto maior fôr o número destes. Entretanto, de qualquer modo, há o efeito diluidor dos genes dos machos sobre a correlação das variações das fêmeas com os filhos, de modo que, para corrigir tal efeito diluidor, multiplica-se o coeficiente obtido por dois. Portanto

$$\text{Heritabilidade} = \frac{\text{coeficiente de regressão}}{\text{intra-machos} \times 2}$$

IMPORTANCIA DA HERITABILIDADE

O conhecimento do grau de heritabilidade é o passo inicial antes de qualquer melhoramento animal, porque, todos os processos aplicados vão depender do conhecimento desse coeficiente. Se a heritabilidade fôr alta, quer isso dizer que as influências do meio são muito fracas, e, por conseguinte, a sele-

ção individual para o característico estudado é eficiente. Se a heritabilidade fôr baixa, a seleção individual não é mais eficiente.

Os filhos dos indivíduos rejeitados não tendem a ser melhores do que os filhos dos indivíduos escolhidos. Consequentemente, a seleção que deve ser aplicada será outra, como a seleção por família, pedigree, etc.

O grau de heritabilidade dá ainda uma idéia das relações de dominância entre os genes causadores do característico estudado. Quando o macho contribui com genes dominantes, a correlação entre mães e filhos será diminuída, em virtude da ação desses genes. Uma alta heritabilidade, portanto, não se coaduna com o fenômeno da dominância entre os genes controladores do característico cuja heritabilidade se mediu.

REFERÊNCIAS

- 1) LUSH, J. L. INTRA-SIRE — Correlations or Regressions of Offspring on Dam as a Method of Estimating Heritability. Proc. Am. So. An. Prod. 1940
- 2) LUSH, J. L. ANIMAL — Breeding Plans. Iowa State College Press, Ames, Iowa, 1943
- 3) LUSH, J. L. e STRAUS, F. S. — The Heritability of Butterfat Production in Dairy Cattle, Jour. Dairy Science. 25. 11 975-982. 1942
- 4) BRIQUET, RAUL JR. — Heritability of Spotting in Holstein-Friesian Cattle. Iowa State College (M. S. Thesis) 1945
- 5) FISHER, R. A. — Average Excess and Average Effect of a Gene Substitution. Annals of Eugenics. 11: 53-63. 1941