

## MODELO BINOMINAL PARA UMA DESCRIÇÃO E ANÁLISE DOS CARACTERES QUANTITATIVOS

PAULO DE ARRUDA FALCÃO FILHO  
Prof. Assistente do Dep. de Biologia da UFRPE.

TÂNIA MARIA MUNIZ DE ARRUDA FALCÃO  
Prof. Assistente do Dep. de Biologia da UFRPE.

*Os caracteres quantitativos geralmente têm sido analisados mediante o uso das propriedades da distribuição normal. No presente trabalho, contudo, adota-se um modelo alternativo baseado na distribuição binominal, através do qual foram introduzidos novos aspectos na descrição e análise desses caracteres de importância econômica. A única estatística utilizada é a média aritmética. Este modelo simples possibilita mostrar o conceito errôneo seguido por alguns autores com relação ao efeito métrico de um poligene. Geralmente, os conceitos de efeito de substituição alélica e de rendimento alélico são mal interpretados. Devido à sua simplicidade e correção, o presente modelo certamente encontrará larga aplicabilidade na exposição didática dos caracteres poligênicos, num nível introdutório.*

### INTRODUÇÃO

De acordo com LASLEY<sup>7</sup> e LEVINE<sup>8</sup>, além de vários outros autores, os caracteres quantitativos devem se situar numa posição de destaque no campo de estudo da genética, pois estão quase sempre diretamente relacionados com fatores de importância econômica para o homem, tais como produção de ovos, leite, carne, frutos e cereais. SRB<sup>13</sup> et alii são de opinião que uma compreensão clara dos mecanismos de herança dos caracteres quantitativos se constitui num objetivo primordial, sempre que se tiver em mente a aplicação útil dos conhecimentos de genética. Neste sentido são bastante concordantes as palavras de PATT & PATT<sup>11</sup>, quando afirmam que os estudos da herança poligênica são de interesse não só para o teórico matemático, mas também para o melhorista, o eugenista, o ecologista, e o evolucionista.

Como os caracteres quantitativos são de natureza métrica, mais comumente se utiliza, para a sua descrição, a análise estatística fundamentada principalmente nas propriedades da distribuição normal (STRICKBERGER<sup>14</sup> e WINCHESTER<sup>16</sup>).

No presente trabalho será adotado, no entanto, um método alternativo, baseado no emprego da distribuição binominal, e capaz de mostrar alguns aspectos novos na descrição desses caracteres de grande importância econômica para o homem. O único conceito estatístico empregado será o de média aritmética, o que resultará num modelo bastante simples.

## DEFINIÇÃO DE AÇÃO GÊNICA ADITIVA

Ao discutir as modalidades de expressão fenotípica, LASLEY<sup>7</sup> faz um apinhado geral dos diversos tipos de atuação dos genes, assinalando inclusive que os caracteres quantitativos são governados pela ação aditiva ou cumulativa de poligenes. DEMARLY<sup>3</sup> ressalta que existe aditividade perfeita quando o heterozigoto apresenta um valor exatamente intermediário com referência aos correspondentes valores dos dois tipos de homozigotos.

A expressão fenotípica dos poligenes se traduz, portanto, numa grandeza perfeitamente mensurável, razão pela qual usaremos o símbolo  $m(x)$  para se referir à medida de um fenótipo qualquer, determinada pela ação cumulativa de poligenes. Como só o fenótipo pode ser medido, usaremos a expressão rendimento alélico para se referir ao efeito aditivo de um poligene individual, o qual será referido pela notação  $R(x)$ . Assim, podemos estabelecer a seguinte definição matemática para o conceito de ação gênica aditiva.

$$m(BbCc \dots Nn) = m(Bb) + m(Cc) + \dots + m(Nn) \quad (1)$$

$$= R(B) + R(b) + R(C) + R(c) + \dots + R(N) + R(n),$$

em que as letras maiúsculas B, C, e N, e as correspondentes letras minúsculas b, c, e n, se referem aos poligenes que contribuem, respectivamente, com uma maior e uma menor proporção para a expressão fenotípica.

As formas gênicas que conferem maior valor ao fenótipo serão denominadas alelos efetivos, enquanto que aquelas que conferem menor valor serão denominadas alelos não efetivos.

## DISTRIBUIÇÃO FENOTÍPICA EM $F_2$

A distribuição fenotípica dos caracteres quantitativos pode ser dada pela expressão do binômio de NEWTON, conforme mostram HUTT<sup>6</sup> e SUZUKI & GRIFFITHS<sup>15</sup>.

Como uma expressão binomial é uma descrição matemática de um processo de amostragem em que podem figurar apenas duas alternativas de escolha, considerar-se-ão, para a totalidade dos  $t$  locos do carácter quantitativo, duas formas alélicas diferentes para cada loco específico: uma efetiva e outra não efetiva, conforme já definido. Com o estabelecimento desta condição, a probabilidade do alelo não efetivo, que pode ser designada por  $p_1$ , e a do alelo efetivo, que pode ser designada por  $p_2$ , poderão ambas ser consideradas igual a  $1/2$ , principalmente porque será empregado o método de cruzamento entre duas linhagens diferentes, uma homozigótica para os alelos efetivos e outra para os não efetivos.

Pode, então, ser facilmente demonstrado que a distribuição fenotípica em  $F_2$  obedece à seguinte fórmula binomial

$$(p_1 + p_2)^{2t} = \sum_{e=0}^{2t} C_e^{2t} p_1^{2t-e} p_2^e \quad (2)$$

Em que  $e$  designa o número de alelos efetivos,  $2t-e$  o número de alelos não efetivos, e  $C$  o número de combinações simples.

Cada termo da expressão binomial representa a probabilidade de uma classe fenotípica, que é a sua frequência na geração  $F_2$ . Do primeiro ao último termo, vão sendo substituídos, um de cada vez, alelos não efetivos por efetivos. Desta forma, o primeiro termo representará a probabilidade do fenótipo com menor valor métrico, que será chamado de fenótipo ínfimo. O último termo dará a probabilidade do fenótipo com maior valor métrico, que poderá convenientemente ser chamado de fenótipo supremo.

Das propriedades da distribuição binomial, decorre então que

$$P(F_I) = P(F_S) = \frac{1}{2t} = \frac{1}{4t} \quad (3)$$

$$\sum_{e=0}^{2t} C_e^{2t}$$

em que  $F_I$  designa o fenótipo ínfimo, e  $F_S$  o fenótipo supremo.

As probabilidades dos fenótipos extremos, iguais entre si, representam a menor das probabilidades dentre toda a distribuição binomial fenotípica. De maneira geral, a probabilidade de um fenótipo para um carácter quantitativo qualquer ( $F_Q$ ), será dada por

$$P(F_Q) = \frac{C_e^{2t}}{4t} \quad (4)$$

Nas expressões (3) e (4) deve-se notar que o denominador presente corresponde ao menor número de indivíduos necessários para se obter todos os genótipos e fenótipos possíveis em  $F_2$ . Esta grandeza pode abreviadamente ser designada por número de indivíduos da população mínima, e representada por

$$N_p = 4t \quad (5)$$

## DETERMINAÇÃO DO NÚMERO DE LOCOS

Como os caracteres quantitativos são de natureza poligênica, a determinação do número de locos, ou de genes, envolvidos na sua manifestação, torna-se um fator de real importância. O modelo binomial fornece duas maneiras distintas para a deter-

minação desse número.

A primeira maneira se relaciona com o número de classes fenotípicas ( $N_F$ ), dando a expressão

$$t = \frac{N_F - 1}{2} \quad , \quad (6)$$

que é obtida a partir do número de termos da expressão binomial, dado pelo expoente de (2) acrescido da unidade.

A obtenção de  $t$  pela expressão (6) oferece, no entanto, o inconveniente representado pela dificuldade de distinção das diversas classes fenotípicas dos caracteres quantitativos, produzida pela variação contínua e pela suscetibilidade de influência ambiental, que são dois fatores intrínsecos a este tipo de caráter hereditário.

Esta dificuldade pode, entretanto, ser superada quando o número de indivíduos da população mínima ( $N_p$ ) for obtido pela utilização da fórmula (3), que fornece a probabilidade dos fenótipos extremos, os quais são de mais fácil distinção dentre os indivíduos de  $F_2$ . Aplicando-se, então, a fórmula (5), tem-se a segunda maneira de obtenção do número de locos, dada por

$$t = \frac{\log N_p}{\log 4} \quad . \quad (7)$$

Mais simplesmente, pode-se obter o valor de  $t$  pela decomposição de  $N_p$  em fatores de 4, e resolvendo-se a equação exponencial resultante. Este é o princípio utilizado por HUTT<sup>6</sup> e MERRELL<sup>9</sup>.

## EFEITO DE SUBSTITUIÇÃO ALÉLICA

No nosso modelo dos caracteres quantitativos será introduzido o conceito de efeito de substituição alélica. FALCONER<sup>4</sup> usa este mesmo conceito com conotações um pouco diferentes, ao tratá-lo ao nível de frequência gênica variável.

Num caráter quantitativo, determinado por ação gênica aditiva, quando se substitui um alelo não efetivo por outro efetivo, a medida do fenótipo resultante aumenta de valor. Da mesma maneira, quando se substitui um alelo efetivo por outro não efetivo, a medida do fenótipo resultante diminui correspondentemente de valor. A este valor dá-se a denominação de efeito de substituição alélica.

Dada esta definição verbal, façam-se as seguintes convenções de símbolos, antes de fornecer a definição matemática deste efeito

$a_i$  = efeito de substituição alélica no loco  $i$ ,

$B_i$  = alelo efetivo do loco  $i$ ,

$b_i$  = alelo não efetivo do loco  $i$ .

Pode-se, agora, estabelecer a seguinte definição matemática do efeito de substituição alélica do loco genérico  $i$ .

$$\begin{aligned} a_i &= m(B_i B_i) - m(B_i b_i) \\ &= m(B_i b_i) - m(b_i b_i) \\ &= R(B_i) - R(b_i). \end{aligned} \quad (8)$$

Percebe-se, portanto, que, para se obter o efeito de substituição alélica de um loco qualquer, torna-se necessário obter medidas de dois fenótipos distintos que apresentem, nas suas constituições genotípicas, a diferença de um único alelo. Como os poligenes se caracterizam por apresentarem efeitos fenotípicos individuais de baixo valor (LEVINE<sup>8</sup>), na prática torna-se impossível obter o efeito métrico de substituição de cada gene isoladamente, o qual é freqüentemente mascarado pela ação ambiental.

Para resolução desse problema, deve-se novamente tomar em consideração as medidas dos fenótipos extremos que se obtêm em  $F_2$ . Como, no entanto, cada poligene pode contribuir com efeitos métricos desiguais para a expressão fenotípica, a consideração conjunta de todos os polilocos envolvidos dará um valor médio dos efeitos individuais. Surge, em consequência, o conceito de efeito médio de substituição alélica, que é expresso por

$$\bar{a} = \frac{a_1 + a_2 + \dots + a_t}{t} \quad (9)$$

Demonstra-se facilmente que, na prática, mediante a utilização das medidas dos fenótipos extremos, o efeito médio de substituição alélica pode ser estimado pela expressão

$$\bar{a} = \frac{m(F_S) - m(F_I)}{2t} \quad (10)$$

Percebe-se então que, para a obtenção do referido efeito, deve-se antes obter o total de locos envolvidos mediante o emprego da fórmula (7), ou de uma equação exponencial.

## MEDIDA DE UM FENÓTIPO QUANTITATIVO QUALQUER

A obtenção da fórmula que exprime a medida de um fenótipo quantitativo qualquer pode ser deduzida tomando-se em consideração o efeito de substituição alélica definido em (8) e uma medida básica, que está representada pelo fenótipo ínfimo, formado exclusivamente por alelos não efetivos.

A seguinte série de igualdades mostrará, com bastante objetividade, um esquema capaz de possibilitar a obtenção da fórmula pretendida

$$m(\text{bbcc} \dots \text{nn}) = m(F_I),$$

$$m(\text{Bbcc} \dots \text{nn}) = m(F_I) + a_1,$$

$$m(\text{BBcc} \dots \text{nn}) = m(F_I) + 2a_1,$$

$$m(\text{bbcc} \dots \text{Nn}) = m(F_I) + a_t,$$

$$m(\text{bbcc} \dots \text{NN}) = m(F_I) + 2a_t.$$

Seguindo este mesmo esquema, que mostrou o efeito de substituição alélica e a presença de alelos efetivos para apenas um loco, obtemos, para o fenótipo supremo, a seguinte expressão

$$m(\text{BBCC} \dots \text{NN}) = m(F_I) + 2(a_1 + a_2 + \dots + a_t).$$

Fazendo um artifício de cálculo para esta última igualdade, tem-se que

$$m(F_S) = m(F_I) + 2t \bar{a},$$

o que leva à confirmação da expressão (10), obtida para o efeito médio de substituição alélica.

Por outro lado, sabe-se que o fenótipo supremo implica na existência de 2t alelos efetivos, o que corresponde a uma dose dupla para este alelo em cada loco considerado. O fenótipo ínfimo, por sua vez, implica na existência de 0 alelos efetivos, pois se constitui exclusivamente por alelos não efetivos. Levando estes fatos em consideração, o fator 2t deve simplesmente ser substituído por e, o número específico de alelos efetivos, e assim fica demonstrado que a medida de um fenótipo quantitativo qualquer será dada por

$$m(F_Q) = m(F_I) + e\bar{a}. \quad (11)$$

## RENDIMENTO ALÉLICO

Entende-se por rendimento de um alelo de um poligene, quer seja efetivo ou não efetivo, a sua contribuição aditiva, ou cumulativa, com relação à expressão fenotípica métrica de um caráter quantitativo.

Para tratar detalhadamente desta questão, primeiramente faremos a seguinte convenção simbólica

$$R_i = \text{rendimento do alelo efetivo do loco genético } i,$$

$$\bar{R} = \text{rendimento médio dos alelos efetivos dos } t \text{ locos envolvidos.}$$

Com isto, podemos de início estabelecer que o rendimento médio dos alelos efetivos será expresso por

$$\bar{R} = \frac{R_1 + R_2 + \dots + R_t}{t}, \quad (12)$$

e a medida do fenótipo supremo será, então, dada por

$$m(F_S) = 2(R_1 + R_2 + \dots + R_t). \quad (13)$$

Com esta expressão (13) e com a obtida em (12), podemos, na prática, obter a estimação do rendimento médio dos alelos efetivos por

$$\bar{R} = \frac{m(F_S)}{2t}. \quad (14)$$

Para a obtenção da expressão do rendimento médio dos alelos não efetivos, basta fazer inicialmente uma conveção simbólica semelhante, qual seja

$r_i$  = rendimento do alelo não efetivo do loco genético  $i$ ,

$\bar{r}$  = rendimento médio dos alelos não efetivos dos  $t$  locos envolvidos.

Novamente, têm-se as igualdades respectivas, que são

$$\bar{r} = \frac{r_1 + r_2 + \dots + r_t}{t},$$

e

$$m(F_I) = 2(r_1 + r_2 + \dots + r_t),$$

as quais, combinadas, nos dão a expressão prática para a estimação do rendimento médio dos alelos não efetivos

$$\bar{r} = \frac{m(F_I)}{2t}. \quad (15)$$

Observa-se de imediato que as expressões (14) e (15) concordam perfeitamente com a expressão (10), das quais se deduz que

$$\bar{a} = \bar{R} - \bar{r}, \quad (16)$$

com o que se mostra a relação existente entre o efeito médio de substituição alélica e os rendimentos médios dos alelos efetivos e não efetivos.

## DISCUSSÃO

No modelo de descrição e análise dos caracteres quantitativos aqui apresentado, as definições matemáticas de efeitos de substituição alélica, expressas pelas fórmulas (8) e (10), e as de rendimentos alélicos, expressas pelas fórmulas (14) e (16), encerram conceitos novos, que foram elaborados inteiramente dentro do conhecimento atual dos mecanismos que regem a herança dos caracteres poligênicos.

De acordo com o conceito de rendimento alélico, cada alelo poligênico, seja ele efetivo ou não efetivo, contribui com um determinado valor aditivo para a expressão do fenótipo, constituindo-se num aspecto bem definido da herança quantitativa. No entanto, BURNS<sup>2</sup>, MYERS JR.<sup>10</sup> et alii, além de BEÇAK & BEÇAK<sup>1</sup>, confundem rendimento alélico com efeito médio de substituição alélica. Na realidade, esses autores nem sequer chegam a definir, verbal ou matematicamente, nenhum desses conceitos. Simplesmente falam de efeito aditivo, ou de contribuição, para a expressão fenotípica dos alelos, e este conceito, dado de maneira errônea, corresponde exatamente ao efeito médio de substituição alélica.

Para que esta questão fique mais perfeitamente esclarecida, transcreve-se um problema dado por BURNS, com o seguinte enunciado: "Two races of corn, averaging 48 and 72 inches in height, respectively, are crossed. The F<sub>1</sub> is quite uniform, averaging 60 inches tall. Of 500 F<sub>2</sub> plants, 2 are as short as 48 inches and 2 as tall as 72 inches"<sup>2</sup>. Em seguida, o autor formula as duas seguintes perguntas: "What is the number of mutiple genes involved, and how much does each contribute to height?"<sup>2</sup>.

A resposta de BURNS para o número de genes múltiplos, ou polilocos, não suscita nenhuma discordância, correspondendo a  $t = 4$  locos. No entanto, a resposta dada para a segunda pergunta, "3 inches per contributing allele"<sup>2</sup>, não está sequer de acordo com a sua formulação verbal, a qual não faz distinção entre alelo efetivo e não efetivo. O que realmente foi calculado se constitui no efeito médio de substituição alélica. Para este problema, os conceitos elaborados no presente modelo e as fórmulas obtidas dariam os seguintes resultados:

$$\bar{R} = \frac{72 \text{ polegadas}}{2 \times 4} = 9 \text{ polegadas,}$$

$$\bar{r} = \frac{48 \text{ polegadas}}{2 \times 4} = 6 \text{ polegadas,}$$

$$\bar{a} = 9 \text{ polegadas} - 6 \text{ polegadas} = 3 \text{ polegadas.}$$

GARDNER<sup>5</sup>, assim como ROTHWLL<sup>12</sup>, cometem o mesmo tipo de erro, se bem que com nuances ligeiramente diferentes, que não chegam a exigir quaisquer outros argumentos contrários.

Os novos conceitos introduzidos no presente modelo, além de corrigirem conceitos errôneos, permitem, para o mesmo tipo de problema abordado, a formulação de um maior número de perguntas, pelo fato de representarem um maior detalhamento

do mecanismo de herança poligênica. Além disso, por sua simplicidade, prescindem de maiores conhecimentos de análise estatística, o que pode lhe conferir larga aplicação na exposição didática deste tipo de herança biológica.

#### ABSTRACT

Quantitative traits have generally been analyzed by use of the properties of the normal distribution. In the present study, however, we adopt an alternative model based in the binomial distribution, by means of which new aspects in the description and analysis of these economically important traits are introduced. The only statistic used is the arithmetic mean. This simple model enables us to show the mistaken concept followed by some authors as regards the metric effect of a polygene. Generally they misinterpret the concepts of allele substitution and contributing effect of each allele. Because of its simplicity and correctness, the present model will certainly meet a large applicability in the didactic exposition of polygenic characters, at an introductory level.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 1 – BEÇAK, Maria Luíza & BEÇAK, Willy. *Biologia moderna*. São Paulo, Nobel, 1977. v. 2.
- 2 – BURNS, George W. *The science of genetics; a introduction to heredity*. New York, MacMillan, 1969. 399 p.
- 3 – DEMARLY, Y. *Génétique et amélioration des plantes*. Paris, Masson, 1977. 287 p.
- 4 – FALCÓNER, D. S. *Introduction to quantitative genetics*. New York, Ronald Press, 1972. 365 p.
- 5 – GARDNER, Eldon J. *Principles of genetics*. 4. ed. New York, J. Wiley, 1972. 527 p.
- 6 – HUTT, Frederick B. *Animal genetics*. New York, Ronald Press, 1964. 546 p.
- 7 – LASLEY, John F. *Genetics of livestock improvement*. 2. ed. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 1972. 429 p.
- 8 – LEVINE, L. *Biology of the gene*. 2. ed. Saint Louis, C. V. Mosby, 1973. 358 p.
- 9 – MERRELL, D. J. *An introduction to genetics*. New York, W. W. Norton, 1975. 822 p.
- 10 – MEYRS JR., O.; GILMORE, R. A.; ENGLERT, D. C. *An approach to problem solving in genetics*. Champaign, Stipes Publ., 1976. 210 p.

- 11 – PATT, D. I. & PATT, G. R. *An introduction to modern genetics*. Reading, Addison-Wesley, 1975. 371 p.
- 12 – ROTHWELL, N. V. *Understanding genetics*. Baltimore, Williams and Wilkins, 1976. 486 p.
- 13 – SRB, A. M.; OWEN, R. D.; EDGAR, R. S. *General genetics*. 2. ed. San Francisco, W. H. Freeman, 1965. 555 p.
- 14 – STRICKBERGER, Monroe W. *Genetics*. 2. ed. New York, MacMillan, 1976. 914 p.
- 15 – SUZUKI, D. T. & GRIFFITHS, A. J. F. *An introduction to genetic analysis*. São Francisco, W. H. Freeman, 1976. 468 p.
- 16 – WINCHESTER, A. M. *Genetics; a survey of the principles of heredity*. 5. ed. Boston, H. Mifflin, 1977. 498 p.