



**ADRIANO CARVALHO COSTA**

**IMPUTAÇÃO DE PARENTESCO GENÉTICO E  
PREDIÇÃO DAS CAPACIDADES  
COMBINATÓRIAS EM SERRASALMIDEOS**

**LAVRAS – MG**

**2015**

**ADRIANO CARVALHO COSTA**

**IMPUTAÇÃO DE PARENTESCO GENÉTICO E PREDIÇÃO DAS  
CAPACIDADES COMBINATÓRIAS EM SERRASALMIDEOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, área de concentração em Produção e Nutrição de Não Ruminantes, para a obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dr. Rilke Tadeu Fonseca de Freitas

**LAVRAS - MG**

**2015**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Costa, Adriano Carvalho.

Imputação de parentesco genético e predição das capacidades  
combinatórias em Serrasalmideos / Adriano Carvalho Costa. –  
Lavras : UFLA, 2015.

117 p. : il.

Tese(doutorado)–Universidade Federal de Lavras, 2015.

Orientador: Rilke Tadeu Fonseca de Freitas.

Bibliografia.

1. Peixes de água doce. 2. Dados faltantes. 3. Modelo de  
mistura. 4. Melhoramento animal. I. Universidade Federal de  
Lavras. II. Título.

**ADRIANO CARVALHO COSTA**

**IMPUTAÇÃO DE PARENTESCO GENÉTICO E PREDIÇÃO DAS  
CAPACIDADES COMBINATÓRIAS EM SERRASALMIDEOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, área de concentração em Produção e Nutrição de Não Ruminantes, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 27 de fevereiro de 2015.

Dr. Antônio Carlos Silveira Gonçalves	UFLA
Dr. Ivan Bezerra Allaman	UESC
Dr. Marcio Balestra	UFLA
Dra. Sarah Laguna Conceição Meirelles	UFLA

Dr. Rilke Tadeu Fonseca de Freitas  
Orientador

**LAVRAS - MG**  
**2015**

*As minhas avós, meus avôs (in memoriam), meus pais, minha irmã e a minha  
afilhada, pois sem eles eu não estaria aqui hoje. Eles são os principais  
responsáveis pelas minhas conquistas!*

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

A Deus, pela vida.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Programa de Pós-Graduação de Zootecnia (DZO), pela oportunidade concedida para realização do doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão das bolsas de estudos no Brasil e no Doutorado Sanduíche.

Ao professor Dr. Rilke Tadeu Fonseca de Freitas, pela orientação e confiança durante todo o curso.

Ao professor Dr. Marcio Balestre, pela sugestão do tema, orientação nas análises estatísticas e redação do trabalho.

Ao professor Dr. Fábio Porto Foresti e sua equipe pela realização das análises moleculares.

Ao pesquisador Dr. Marcos Deon Vilela de Resende pelas sugestões e contribuições para o trabalho.

Aos membros da banca Antônio Carlos Silveira Gonçalves, Ivan Bezerra Allaman e Sarah Laguna Conceição Meirelles pela contribuição para o trabalho.

Aos alunos de graduação e pós-graduação que ajudaram na condução deste trabalho Hortência Aparecida Botelho, Richardson César da Silva Gomes, Sergio Augusto de Sousa Campos, Bruna Nunes Ferreira, Erica Fernandes, Natália Michele Nonato Mourad, Lucas Carvalho dos Santos, Carlos Cicinato Vieira Melo, Raycon Garcia e Túlio Cezar Guimarães.

Aos amigos e colegas de pós-graduação e pós-doutorado Aline de Assis Lago, Andrezza Kellen, Allan Fernandes, Antônio Carlos Silveira Gonçalves, Carlos Muianga, Caio Chain, Carolina Bicalho, Erica Cruz, Fernando Ribeiro, Joel Nuvunga, Geanderson Nascimento, Laís Mesquita, Luciano Antônio, Luis

Paulo Miranda Pires, Kaio Olimpio, Marco Aurélio Dessimone Dias e Rennan Herculano pelo companheirismo.

Aos amigos Bruno Silva, Danielly Mesquita Figueiredo, Daniel Gomes, Douglas Garcia Botelho e Lelis Pedro pela amizade.

Ao Grupo de Melhoramento Animal e Biotecnologia (GMAB) pela contribuição para a minha formação.

Às Pisciculturas Buriti (Nova Mutum – MT), Lufada (Cuiabá – MT), São Geraldo (Sertãozinho - SP) e Polletini (Mogi Mirim - SP) pelo fornecimento dos animais para realização do experimento.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para realização deste trabalho.

## RESUMO GERAL

Este trabalho foi realizado com o objetivo de imputar o parentesco genético em Serrasalmideos com parentesco desconhecido e prever as capacidades combinatórias geral e específica. Foram adquiridos 96 alevinos de duas pisciculturas comerciais, sendo 12 provenientes de cada um dos seguintes grupos genéticos: pacu, pirapitinga, tambaqui, tambacu, tambatinga, patinga, paqui e piraqui. Os animais foram distribuídos aleatoriamente em 16 caixas d'água (500 litros) em um sistema de recirculação de água (28°C), onde foram cultivados até 495 dias de idade, sendo pesados, submetidos à análise morfométrica e processados. Para confirmar a identidade dos animais, foram utilizados dois marcadores nucleares e um mitocondrial. As previsões das capacidades combinatórias das variáveis analisadas foram obtidas considerando as informações da composição genética dos animais dada pela análise molecular, sendo utilizados modelos mistos com mistura de distribuições normais, para imputar o parentesco dos animais considerados híbridos avançados pela análise molecular. As capacidades de combinações foram obtidas utilizando-se a metodologia proposta por Griffing (1956a) considerando o modelo misto, sendo os efeitos ambientais estimados através dos EBLUE e os efeitos genéticos considerados como aleatórios, obtendo os EBLUP dos efeitos gerais e específicos de combinações. Para verificar a concordância entre as matrizes de incidências imputadas e estas com a matriz fornecida pelos produtores foi realizada a correlação de Pearson utilizando o teste de Mantel. Observou-se através da análise molecular que o produtor acertou apenas 48% da identidade dos animais, sendo encontrados 27 híbridos avançados. Não houve correlação significativa ( $P > 0,05$ ) entre a matriz de incidência fornecida pelo produtor e a imputada, já entre as matrizes de capacidades gerais de combinações (CGC) imputadas foi apresentada alta correlação ( $r > 0,70$ ) para as diferentes características, mostrando concordância na imputação. O tambaqui apresentou maiores CGC e capacidade específica de combinação (CEC) para a maioria das variáveis analisadas, sendo dessa forma, o grupo genético mais importante. A CGC mostrou-se mais importante que a CEC para todas as variáveis analisadas.

Palavras-chave: *Colossoma macropomum*. Melhoramento. Modelo de mistura. Peixes redondos. *Piaractus brachypomum*. *Piaractus mesopotamicus*.

## GENERAL ABSTRACT

This work was conducted with the objective of ascribing the genetic parentage in Serrasalmidea with unknown parentage and predict general and specific combining abilities. We acquired 96 fingerlings from two commercial fish farms, with 12 originated from each of the following genetic groups: pacu, pirapitinga, tambaqui, tambacu, tambatinga, patinga, paqui and piraqui. The animals were randomly distributed into 16 water tanks (500 liters) in a water recirculation system (28°C), in which they were reared until 495 days of age. The fingerlings were weighed, submitted to morphometric analysis and processed. To confirm the identity of the animals, two nuclear and one mitochondrial markers were used. The combination ability predictions of the analyzed variables were obtained considering the genetic composition information of the animals given by the molecular analysis, using mixed models with a mixture of normal distributions in order to ascribe parentage of the animals considered advanced hybrids by the molecular analysis. The combination abilities were obtained using methodology proposed by Griffing (1956a) considering the mixed model, with the environmental effects estimated by means of EBLUE and the genetic effects considered random, obtaining the EBLUP of the general and specific combination effects. To verify the agreement between the ascribed incidence matrixes, and these with matrix provided by the producer, we performed the Pearson correlation using the Mantel test. The molecular analysis showed that the producer was correct in only 48% of the identity of the animals, finding 27 other advanced hybrids. There was no significant correlation ( $P>0.05$ ) between the incidence matrix provided by the producer and the matrix ascribed, which caused divergence in the combination abilities between both methods. Between the general combination ability matrixes (GCA) ascribed, we verified high correlation ( $r>0.70$ ) for different traits. Considering the methodology in which the missed model of normal distribution mixture was used for ascribing genetic composition, the tambaqui presented higher GCA and specific combination ability (SCA) for the majority of the analyzed variables, therefore being the most important genetic group. The GCA was shown to be more important than the SCA for al analyzed variables.

Keywords: *Colossoma macropomum*. Improvement. Mixture model. Round fish. *Piaractus brachypomum*. *Piaractus mesopotamicus*.

## LISTA DE FIGURAS

### PRIMEIRA PARTE

Figura 1	Pacu <i>Piaractus mesopotamicus</i> .....	19
Figura 2	Pirapitinga <i>Piaractus brachypomum</i> .....	21
Figura 3	Tambaqui <i>Colossoma macropomum</i> .....	22
Figura 4	A) Pacu cultivado em tanque escavado; B) Pacu cultivado em tanque-rede; C) Pirapitinga cultivada em tanque escavado; D) Pirapitinga cultivada em tanque-rede .....	38

### SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

#### ARTIGO 1

Figura 1	Relação dos animais com os genitores. F1PAPI: híbrido simples de Pacu e Pirapitinga. F1PATB: híbrido simples de Pacu e Tambaqui. F1PITB: híbrido simples de Pirapitinga e Tambaqui. Animais em verde apresentam probabilidade acima de 90% de pertencerem ao acasalamento/cruzamento em questão e em branco, probabilidade abaixo de 90% .....	76
----------	--	----

## LISTA DE TABELAS

### PRIMEIRA PARTE

Tabela 1	Relação de cruzamentos entre pacu, pirapitinga e tambaqui .....	28
Tabela 2	Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo os três genitores, F <sub>1</sub> s e os recíprocos;.....	34
Tabela 3	Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo apenas os genitores e os F <sub>1</sub> s.....	34
Tabela 4	Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo os híbridos F <sub>1</sub> s e os recíprocos.....	34
Tabela 5	Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo apenas os híbridos F <sub>1</sub> s .....	35
Tabela 6	Primers desenvolvidos para identificação de Serrasalmideos e outras espécies.....	40

### SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

#### ARTIGO 1

Tabela 1	Classificação e quantidade de Serrasalmideos de acordo com a identificação dos produtores e análise molecular, e nível de acerto da classificação dos animais pelos produtores (%) .....	73
Tabela 2	Correlação de Pearson utilizando o teste de Mantel entre a matriz da composição genética dos animais informada pelos produtores (PRO) e as matrizes imputadas para cada característica (CP, CC, AC, LC, Peso) .....	74

Tabela 3	Teste de razão de verossimilhança (TRV) para os genótipos imputados.....	75
----------	--	----

## **ARTIGO 2**

Tabela 1	Predição dos efeitos da capacidade geral de combinação ( $g_i$ ) (erros-padrão) das variáveis estudadas .....	99
Tabela 2	Predição dos efeitos da capacidade específica de combinação ( $g_i$ )(erros-padrão)das variáveis estudadas .....	101
Tabela 3	Variâncias da CGC, CEC, residual e fenotípica e a proporção das variâncias da CGC e CEC em relação fenotípica para as características avaliadas.....	104

## LISTA DE ABREVIATURAS

AC	Altura do corpo
CC	Comprimento de cabeça
CP	Comprimento padrão
LC	Largura do corpo
PCAB	Peso da cabeça
PCAR	Peso da carcaça
PCOU	Peso do couro
PFIL	Peso do filé
PRES	Peso do resíduo
PRO	Composição genética dos animais informada pelos produtores
PTRO	Peso do tronco
PVIS	Peso das vísceras
RCAB	Rendimento de cabeça
PCAR	Rendimento de carcaça
PCOU	Rendimento de couro
PFIL	Rendimento de filé
PRES	Rendimento de resíduo
PTRO	Rendimento de tronco
RVIS	Rendimento das vísceras

## SUMÁRIO

	<b>PRIMEIRA PARTE</b>	
1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	15
2	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	18
2.1	<b>Características das espécies</b> .....	18
2.1.1	<i>Pacu Piaractus mesopotamicus</i> .....	18
2.1.2	<i>Pirapitinga Piaractus brachypomum</i> .....	20
2.1.3	<i>Tambaqui Colossoma macropomum</i> .....	21
2.1.4	<b>Características comuns às três espécies</b> .....	23
2.2	<b>Hibridação</b> .....	26
2.2.1	<b>Heterose</b> .....	27
2.2.2	<b>Hibridação em peixes</b> .....	28
2.3	<b>Análise dialéctica</b> .....	31
2.3.1	<b>Tipos de cruzamentos dialécticos</b> .....	33
2.3.2	<b>Modelo estatístico</b> .....	35
2.3.3	<b>Natureza dos efeitos</b> .....	36
2.4	<b>Identificação de Serrasalmideos</b> .....	37
2.5	<b>Dados faltantes</b> .....	41
2.6	<b>Modelo de mistura</b> .....	43
2.6.1	<b>Descrição</b> .....	43
2.6.2	<b>Algoritmo EM no ajuste de modelos de mistura</b> .....	44
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	48
	<b>SEGUNDA PARTE - ARTIGOS</b> .....	62
	<b>ARTIGO 1 Imputação de parentesco genético em serrasalmideos</b> .....	62
1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	64
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	66
2.1	<b>Instalações, material biológico e manejo</b> .....	66
2.2	<b>Avaliação morfométrica</b> .....	67
2.3	<b>Análise molecular</b> .....	67
2.4	<b>Análise dos dados</b> .....	68
3	<b>RESULTADOS</b> .....	72
4	<b>DISCUSSÃO</b> .....	77
5	<b>CONCLUSÕES</b> .....	81
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	83
	<b>ARTIGO 2 Predição das capacidades combinatórias em serrasalmideos</b> .....	87
1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	89
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	92
2.1	<b>Instalações, material biológico e manejo</b> .....	92
2.2	<b>Avaliação morfométrica</b> .....	93

2.3	Análise molecular .....	93
2.4	Abate e dissecação.....	94
2.5	Análise dos dados.....	95
3	RESULTADOS.....	98
3.1	Capacidade Geral de Combinação.....	98
3.2	Capacidade Específica de Combinação.....	100
3.3	Variâncias das capacidades combinatórias, residual e fenotípica	103
4	DISCUSSÃO.....	105
4.1	Capacidade Geral de Combinação.....	105
4.2	Capacidade Específica de Combinação.....	108
4.3	Variâncias das capacidades combinatórias, residuais e fenotípicas .....	110
5	CONCLUSÕES.....	113
	REFERÊNCIAS.....	115

## **PRIMEIRA PARTE**

### **1 INTRODUÇÃO**

No Brasil a tilapicultura tem dominado o mercado da aquicultura continental devido aos avanços em sua tecnologia de produção, principalmente no tocante ao melhoramento genético, que fez surgir nas últimas décadas linhagens com alto potencial de produção. No entanto, a cultura local, a discriminação visual da tilápia entre outros fatores fizeram com que consumidores buscassem espécies nativas para o consumo. Vários produtores se especializaram na criação de espécies nativas, assim como, no cultivo de híbridos com o intuito de aumentar a produção.

A comercialização de híbridos se tornou uma prática comum nas pisciculturas brasileiras, sendo realizada de forma desordenada com objetivo de explorar a heterose para características de desempenho e de qualidade de carcaça. Entretanto, estas características de interesse zootécnico advindas da produção de híbridos que envolvem o cruzamento entre pacu, pirapitinga e tambaqui ainda não foram devidamente estudadas.

Uma forma de avaliar o cruzamento entre espécies é por meio da análise dialélica. Através desta análise é possível estimar parâmetros genéticos úteis na seleção de genitores para a hibridação e no entendimento da natureza e magnitude dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres. Neste tipo de análise é quantificada a variabilidade genética do caráter de interesse, avaliada a capacidade geral de combinação (CGC) dos genitores e a capacidade específica de combinação (CEC). A capacidade geral de combinação representa o desempenho médio em cruzamento dos grupos utilizados nas combinações, permitindo identificar os genitores com capacidade para transmitir caracteres desejáveis à descendência, ou seja, proporcionam informações sobre a

magnitude dos efeitos gênicos aditivos e são de utilidade na indicação de genitores a serem usados em programas de melhoramento. Já a CEC refere-se aos casos em que as combinações apresentam desempenho acima ou abaixo do esperado com base no desempenho médio dos grupos genéticos envolvidos, possibilitando conhecer combinações específicas superiores e inferiores. Na CEC são medidos os efeitos gênicos não aditivos, indicando a existência ou não de dominância unidirecional, epistasia e heterose, sendo que a heterose depende simultaneamente da presença de dominância alélica e divergência genética entre os materiais cruzados.

Um dos problemas que vem sendo relatado em trabalhos com Serrasalmideos é a dificuldade da classificação de animais puros ou híbridos pela visualização morfológica. Dependendo do tipo de interação alélica e do ambiente de cultivo, os híbridos podem assemelhar-se fenotipicamente a seus genitores, resultando em erros na identificação dos animais. Marcadores moleculares e mitocondriais têm sido utilizados com grande precisão para identificação de animais puros e híbridos simples. Entretanto, quando os híbridos são avançados (pós F1), ou seja, quando pelo menos um dos seus parentais é um híbrido, a identificação da composição genética dos animais fica impossibilitada utilizando a análise molecular devido à baixa quantidade de marcadores existentes para estas espécies. Assim, através da análise molecular, as informações de interesse zootécnico de animais considerados híbridos avançados são descartadas em avaliações (experimentação) quando não se conhece a composição genética de seus genitores, e/ou pelo menos um dos parentais é um híbrido simples ou avançado.

Quando os dados experimentais são descartados sem nenhum critério, a amostra restante possui um viés, resultando em estimativas tendenciosas dos parâmetros e conclusões errôneas. O processo faz com que os dados faltantes possam afetar a validade das inferências feitas a partir das análises. Dependendo

da origem causal e da quantidade, dados faltantes podem ter grande influência sobre a validade dos resultados do estudo.

Uma alternativa que vem sendo muito utilizada quando há dados faltantes é a imputação por meio de modelos de misturas de distribuições. Estes modelos têm provado ser uma ferramenta versátil e poderosa em modelagem de várias áreas de aplicação. As misturas finitas têm diversas aplicações, diretas ou indiretas. As aplicações diretas surgem quando cada observação pertence a uma subpopulação ou grupo, apesar de raramente se saber a qual. Neste tipo de mistura, cada subpopulação é descrita pela sua densidade, e os pesos das misturas são as probabilidades de cada observação pertencer a essa subpopulação. As aplicações indiretas surgem quando não existe a divisão dos dados em subpopulações, sendo o ajustamento da mistura feito por permitir uma grande flexibilidade.

Assim, uma alternativa a ser utilizada para se trabalhar com dados faltantes da composição genética dos animais com objetivo de realizar inferências é por meio de modelos mistos de mistura com distribuições normais na imputação dos genótipos. Portanto, este trabalho foi realizado com o objetivo de imputar o parentesco genético em Serrasalmideos e predizer as capacidades combinatórias geral e específica.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 Características das espécies

A aquicultura continental no Brasil é predominantemente dominada pela tilapicultura devido aos avanços em sua tecnologia de produção (BRASIL, 2012). Por outro lado, estudos recentes sobre as espécies de peixes nativos e alguns híbridos vêm demonstrando alto potencial produtivo (ANDRADE et al., 2014; CASTANEDO; ESPINOSA, 2012; FAUSTINO et al., 2010; HISANO et al., 2013; LÓPEZ; ANZOÁTEGUI, 2012; REIS NETO et al., 2012). Dentre as espécies nativas de peixes, os representantes da família dos Serrasalmideos, como o pacu *Piaractus mesopotamicus* (Figura 1), pirapitinga *Piaractus brachyomus* (Figura 2) e o tambaqui *Colossoma macropomum* (Figura 3), além de seus híbridos, tambacu (♀tambaqui x ♂pacu) e tambatinga (♀tambaqui x ♂pirapitinga) são os peixes nativos com a maior produção na aquicultura brasileira (BRASIL, 2011).

#### 2.1.1 Pacu *Piaractus mesopotamicus*

O pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Figura 1), conhecido como pacu-caranha, caranha e pacu-guaçu, possui ampla distribuição geográfica na América do Sul, sendo encontrado desde a Bacia dos Rios Paraguai e Uruguai até a Bacia do Rio Prata (GODOY, 1975). No Brasil, o pacu é a segunda espécie nativa mais produzida com um total de 21689 toneladas, representando aproximadamente quatro por cento da produção de peixe via aquicultura continental (BRASIL, 2011).

Essa espécie apresenta coloração pardo-amarelada, sendo mais escura no dorso e nas extremidades das nadadeiras. A coloração pode mudar de acordo

com o nível de estresse dos animais, sendo que estresse prolongado e em águas claras tendem a ficar mais escuros (DUKE ENERGY INTERNATIONAL, GERAÇÃO PARANAPANEMA S.A., 2003; NATAKAMI et al., 2001).



Figura 1 Pacu *Piaractus mesopotamicus*

É uma espécie que apresenta resistência a oscilações de temperatura, sendo talvez por isso a espécie mais cultivada em relação à pirapitinga e ao tambaqui, nas regiões Sul e Sudeste do Brasil (INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS - IBAMA, 2008). Esta maior resistência a oscilações de temperatura pode ser explicada pelo fato de apresentarem maior teor de gordura em sua carne, que os demais peixes redondos. É também uma espécie apreciada na pesca esportiva por ser um peixe que apresenta grande resistência nessa prática (FERNANDES; CARNEIRO; SAKAMURA, 2000).

Trabalhos em sistemas intensivos como o de recirculação mostram que o pacu adapta bem a este tipo de sistema de produção (CASTANEDO; ESPINOSA, 2012; FERNANDES; CARNEIRO; SAKAMURA, 2000). Castanedo e Espinosa (2012) obtiveram valores de ganho em peso em pacu na

fase de alevinagem de 15,23g quando os animais foram tratados com ração preparada com tilápia e 22,26g quando os animais foram tratados com ração preparada com truta em sistemas de recirculação. Resultados semelhantes também foram observados por Fernandes, Carneiro e Sakamura (2000), utilizando três fontes de proteína (F1: farinha de peixe; F2: farinha de soja; F3: farinha de peixe e farelo de soja) e três níveis de proteína (N1: 22%; N2: 26%; N3: 30%), na ração de alevinos de pacu cultivados em sistema de recirculação.

### 2.1.2 Pirapitinga *Piaractus brachypomum*

A pirapitinga *Piaractus brachypomum* (Figura 2), também conhecida como morocoto na Venezuela, paco no Peru e cachama na Colômbia, é a única espécie do gênero *Piaractus* encontrada na Bacia Amazônica (KUBITZA, 2004). No Brasil, a pirapitinga é a terceira espécie nativa mais produzida com um total de 9858,7 toneladas, representando aproximadamente dois por cento da produção de peixe via aquicultura continental (BRASIL, 2011). Na Colômbia, a pirapitinga também apresenta potencial, sendo uma das principais espécies nativas produzidas (CORPORACIÓN COLOMBIA INTERNACIONAL - CCI, 2011; MESA-GLANDA; AGUIRRE, 2007).



Figura 2 Pirapitinga *Piaractus brachypomum*

Essa espécie possui coloração avermelhada na região peitoral e prateada nas demais partes do corpo. Apresenta alto rendimento de carcaça (86%), carne de qualidade e saborosa, que tem boa aceitação pelo mercado consumidor, além de possuir também coloração avermelhada, que é um atrativo importante (ABAD; RINCÓN; POLEO, 2014; MORA, 2005).

Na fase de engorda, em sistema fechado, a pirapitinga apresenta bons índices zootécnicos, sendo observada taxa de crescimento médio diário de 2,33 gramas, conforme relatado por Poleo et al. (2011). Estes valores também não diferem dos encontrados por Granado (2000) com pirapitinga em cultivados em tanques rede e por Vazques-Torres et al. (2012) em tanques escavados.

### 2.1.3 Tambaqui *Colossoma macropomum*

O tambaqui, *Colossoma macropomum* (Figura 3), conhecido como cachama (Venezuela), gamitama (Peru), e cachama-negra (Colômbia), está amplamente distribuído na parte tropical da América do Sul e na Amazônia Central (ARAÚJO-LIMA; GOMES, 2005). No Brasil, o tambaqui é a espécie

nativa mais produzida com um total de 111084,1 toneladas, representando aproximadamente vinte por cento da produção de peixe via aquicultura continental (BRASIL, 2011), sendo sua produção concentrada nas regiões Norte e Nordeste (CHAGAS et al., 2005; IBAMA, 2008).



Figura 3 Tambaqui *Colossoma macropomum*

Essa espécie possui coloração escura abaixo da linha lateral e amarelo-pardo acima desta, e nadadeiras escuras. Dentre os peixes redondos, o tambaqui é o que apresenta maior taxa de crescimento quando a qualidade da água, durante o período de cultivo, é mantida dentro da faixa adequada e a temperatura entre 27 e 30°C (GOMES et al., 2004). Em tanques-rede foi observada taxa de crescimento de até 4 g por dia em densidades finais de 12 kg/m<sup>3</sup> e 21 kg/m<sup>3</sup>, em temperaturas variando de 29 a 32°C (CHAGAS et al., 2007; GOMES et al., 2006).

#### 2.1.4 Características comuns às três espécies

Estas três espécies pertencem à ordem Characiforme, família: Serrasalminidae, sendo que o pacu e a pirapitinga pertencem ao gênero *Piaractus* e o tambaqui pertence ao gênero *Colossoma*.

Uma característica interessante dessas três espécies é que elas atingem a maturidade sexual depois do peso do abate. Assim, todos os nutrientes e a energia ingeridos serão direcionados para a manutenção e crescimento, não sendo desviados para reprodução como ocorre em tilápias (TURRA et al., 2010). A maturidade sexual ocorre entre três a cinco anos de idade, sendo que nas regiões norte e nordeste do Brasil os peixes atingem a maturidade sexual mais precocemente devido a uma maior temperatura que resulta em maior ganho de peso médio diário. Nas regiões Sul e Sudeste por serem regiões mais frias, o ganho em peso é menor, assim a maturidade sexual ocorre mais tardiamente que nas demais regiões (LIMA; BARBIERI; VERANI, 1984).

Para ocorrer a reprodução em ambiente natural é necessário que aconteça a migração para estimular a maturação gonadal. Durante a migração os animais recebem estímulos ambientais e sociais que desencadeiam estímulos hormonais resultando na desova (BALDISSEROTTO; GOMES, 2010; ZANIBONI FILHO; WEINGARTNER, 2007).

Em cativeiro, com a ausência de migração reprodutiva dos peixes nativos, torna-se necessária a aplicação de hormônios para que ocorra a maturação final dos ovócitos, desova espontânea e a liberação de uma boa quantidade de sêmen (STREIT, 2012). Muitos trabalhos já foram realizados com estas espécies objetivando definir protocolos de resfriamento e congelamento de sêmen e maximizar os índices reprodutivos, como as taxas de fecundação, e sobrevivência de larvas, pós-larvas e alevinos (NASCIMENTO et al., 2010; PESSOA et al., 2014; VIEIRA et al., 2011).

O pacu, a pirapitinga e o tambaqui possuem hábito tipicamente onívoro com tendência ao consumo de frutas, sementes e folhas; além disso, utilizam eficientemente o amido das dietas, possibilitando inclusão de altos níveis de carboidratos sem prejudicar o desempenho e a saúde (ARAÚJO-LIMA; GOULDING, 1997; BOSCOLO et al., 2011).

Essas espécies apresentam capacidade de filtrar, ou seja, aproveitam o zooplâncton presente na água, sendo que nas fases iniciais este é a principal fonte de alimentos dos peixes. O zooplâncton está presente em todos os ambientes aquáticos, alimentando-se de fitoplâncton que necessita apenas de matéria orgânica para seu desenvolvimento. Em viveiros escavados, ambiente mais propício para desenvolvimento de fitoplâncton e zooplâncton devido à menor renovação de água, foram observadas melhores conversões alimentares que em tanques-rede (BITTENCOURT et al., 2010; GONZALES et al., 2009; PASQUIER; MÉNDEZ; PERDOMO, 2011; POLEO et al., 2011).

As exigências de proteína do pacu, da pirapitinga e do tambaqui variam entre 18-32% dependendo da fase de cultivo e do sistema de produção. As fases iniciais exigem maior percentagem de proteína na ração e com o crescimento essa percentagem diminui. Em sistema de produção intensivo, em que há alta taxa de renovação de água é necessário o fornecimento de uma ração com maior quantidade de proteína, devido à baixa quantidade de zooplâncton. Essas espécies possuem alta assimilação de proteínas dos alimentos, tanto de origem animal quanto vegetal. Este fato é de grande importância, por resultar em maior sustentabilidade, devido à menor dependência de alimentos de origem animal, como a farinha e o óleo de peixes (BICUDO; SADO; CYRINO, 2009; BOSCOLO et al., 2011; VÁSQUEZ-TORRES, 2005; VÁSQUEZ-TORRES et al., 2012; VÁSQUEZ-TORRES; PEREIRA-FILHO; ARIAS-CASTELLANOS, 2011).

Trata-se de espécies rústicas que podem ser cultivadas em densidade de estocagem elevada, desde que seja fornecida ração balanceada para a fase de cultivo e os parâmetros de qualidade de água (oxigênio dissolvido, temperatura, amônia, nitrito, nitrato) estejam dentro da faixa considerada ótima (GOMES et al., 2006; GONZALES et al., 2009; POLEO et al., 2011). Em sistemas fechados é necessário o fechamento das caixas com tampas ou por redes, visto que estas espécies têm o hábito de saltar para fora das caixas (POLEO et al., 2011).

Com relação à morfologia, são chamados de peixes redondos, por serem altos, ou seja, possuírem maiores razões entre a altura corporal tomada no primeiro raio da nadadeira dorsal e comprimento padrão (compreendido entre extremidade anterior da cabeça e inserção da nadadeira caudal) que as demais espécies de água doce. Apresentam grande concentração de massa corporal localizada na projeção do primeiro raio da nadadeira dorsal (COSTA, 2011) e possuem alto rendimento de filé (40 e 50%) com espinhos intramusculares. Porém, hoje em dia, há cortes específicos que possibilitam a retirada destes espinhos viabilizando os cortes do tipo filé (BITTENCOURT et al., 2010). Os principais produtos comercializados são na forma de peixe eviscerado, postas, ventrecha, filé, filé com costela e vários produtos embutidos. O filé com costela é a parte mais bem remunerada devido à presença da gordura nesta região que confere o gosto à carne (COSTA, 2011; SERAFINI, 2010).

Com relação aos rendimentos das partes corporais, o pacu e a pirapitinga apresentam melhores rendimentos das partes nobres que o tambaqui, ou seja, possuem maiores rendimentos de filé e costela e menores rendimentos de cabeça (BITTENCOURT et al., 2010; SERAFINI, 2010).

## 2.2 Hibridação

A hibridação por definição é o acasalamento de indivíduos puros, porém de raça, linhagem ou espécie diferente, sendo mais realizada entre grupos geneticamente distantes. A distância genética entre indivíduos, ou entre grupos genéticos pode ser avaliada pela origem, genealogia (parentesco genealógico), fenótipo ou, por meio de marcadores moleculares ao nível de DNA (MELCHINGER et al., 1994).

A hibridação pode ser realizada entre indivíduos de uma mesma espécie e entre indivíduos de espécies diferentes, ou seja, intraespecífica e interespecífica, respectivamente (GJEDREM, 2005). A hibridação intraespecífica é uma metodologia clássica em programas de melhoramento com objetivo de aumentar a variabilidade genética (BEKELE; HAILEMARIAM, 2010; FARAHVASH; SHODJA; KESHTKARAN, 2011; RAZUKI; AL-SHAHEEN, 2011). Já a hibridação interespecífica é muito utilizada para obter indivíduos com desempenho zootécnico superior, transferir características de interesse e produzir indivíduos estéreis (CHEVASSUS, 1983; MENZEL, 1987; RAHMAN; UEHARA; ASLAN, 2000; RAHMAN; UEHARA; LAWRENCE, 2005). Pesquisadores afirmam que a utilização de híbridos interespecíficos na produção de peixes não está relatada e avaliada adequadamente (HALLERMAN; KAPUSCINSKY, 1995; REIS NETO et al., 2012).

Em ambientes naturais, a hibridação também ocorre em espécies de peixes (SCHWARTZ, 1972) e é observada mais comumente que em qualquer outro grupo de animais vertebrados (ALLENDORF; WAPLES, 1996). Dentre os fatores que podem favorecer o aumento da hibridação em peixes, cita-se o fato de a fertilização em várias espécies de peixes ser externa e também quando há abundância de uma determinada espécie em um determinado local (CAMPON, 1987; HUBBS, 1995).

### 2.2.1 Heterose

A principal utilização da hibridação é para explorar a heterose, que se manifesta quando o caráter avaliado no híbrido é maior (heterose positiva) ou menor (heterose negativa) que a média dos genitores (SILVA, 2002).

Segundo Hayman (1957) os fatores associados à heterose são:

- a) heterozigose *per se*;
- b) interações alélicas;
- c) interação não alélica ou epistasia.

Em um cruzamento com dois genitores, a heterose depende da existência de dominância e das diferenças das frequências gênicas entre os genitores quando se desconsidera a epistasia. Os locos com dominância devem atuar no mesmo sentido; caso contrário, seus efeitos tenderão a se anular e nenhuma heterose será observada (BERNARDO, 2003; FALCONER, 1987). A heterose, devido às diferenças nas frequências gênicas, depende da soma dos valores individuais de cada um dos locos envolvidos na expressão do caráter. De acordo com Paterniani (1974), o efeito sobre a heterose causado pela epistasia também tem sido objeto de investigação.

É possível que a heterose não seja observada quando um dos genitores utilizados no cruzamento for pouco adaptado ao ambiente, mesmo que estes sejam geneticamente divergentes (MELCHINGER, 1999).

No Brasil, tem sido muito utilizado o cruzamento entre pacu, pirapitinga e tambaqui; prova disso é que os únicos híbridos que aparecem no último Boletim Estatístico da Pesca e Aquicultura do Brasil são oriundos destes cruzamentos representando 6,73% da produção da aquicultura continental (BRASIL, 2012).

Dentre as possibilidades de cruzamentos interespecíficos entre o pacu, a pirapitinga e o tambaqui, a Tabela 1 descrita por Porto-Foresti et al. (2008) apresenta uma relação de cruzamentos já realizados ou possíveis de serem realizados, com indicação dos produtos híbridos. O produto do cruzamento entre estas espécies recebe parte do nome da genitora (primeira parte) e parte do nome do genitor (segunda parte).

Tabela 1 Relação de cruzamentos entre pacu, pirapitinga e tambaqui

Genitora	Genitor	Híbrido
Pacu <i>P. mesopotamicus</i>	Pirapitinga <i>P. brachypomus</i>	Patinga
Pacu <i>P. mesopotamicus</i>	Tambaqui <i>C. macropomum</i>	Paqui
Pirapitinga <i>P. brachypomus</i>	Pacu <i>P. mesopotamicus</i>	Piracu
Pirapitinga <i>P. brachypomus</i>	Tambaqui <i>C. macropomum</i>	Pirapiqui
Tambaqui <i>C. macropomum</i>	Pacu <i>P. mesopotamicus</i>	Tambacu
Tambaqui <i>C. macropomum</i>	Pirapitinga <i>P. brachypomus</i>	Tambatinga

Fonte: Porto-Foresti et al. (2008).

### 2.2.2 Híbridação em peixes

A híbridação em peixes ocorre tanto entre indivíduos de uma mesma espécie quanto indivíduos de espécies diferentes. Um exemplo de híbridação intraespecífica em peixes é o realizado pelo programa de melhoramento de tilápia *Genetically Improved Farmed Tilapia* – GIFT. Este programa foi desenvolvido inicialmente pelo ICLARM (International Center for Living Aquatic Resources Management) atual World Fish Center que começou com o cruzamento de quatro linhagens comerciais de tilápias cultivadas na Ásia e outras quatro linhagens silvestres de cultivo Africano (GUPTA; ACOSTA, 2004).

Já a hibridação interespecífica em peixes no Brasil conforme já citado é representada pelo cruzamento dos peixes redondos (pacu, pirapitinga e tambaqui) e apresenta importância econômica. Reis Neto et al. (2012) avaliando o cruzamento entre pacu e tambaqui em viveiro escavado, observaram heterose para a maioria das medidas e razões morfométricas (exceto para o comprimento padrão e a razão do comprimento da cabeça sobre a altura corporal), peso corporal e para os rendimentos de vísceras, carcaça, filé e pele, indicando que a expressão fenotípica destas características pode ser controlada pelo efeito genético não aditivo. Os híbridos destas espécies apresentam médias superiores aos puros para o peso corporal, rendimento de vísceras e pele aos 496 dias de idade, resultando em valores positivos de heterose de 7,2; 5,5; e 7,2%, respectivamente. No entanto, híbridos apresentaram menores rendimentos de carcaça eviscerada e filé, revelando heterose negativa de -0,6 e -7,3%, respectivamente, para estas características. O pior rendimento de carcaça dos híbridos é uma consequência direta do maior rendimento de vísceras quando comparado com os grupos puros, e o maior rendimento de pele pode ter contribuído para um rendimento médio inferior do filé dos híbridos. Já para os rendimentos de cabeça, costela e resíduo não foi observado heterose, sugerindo que estas características são controladas por efeitos gênicos aditivos (REIS NETO et al., 2012). Silva et al. (2010) também relataram que, em tilápia, algumas características de carcaça são influenciadas, principalmente, pelo efeito genético aditivo.

Reis Neto et al. (2012) também relataram que entre os híbridos paqui e tambacu, há diferença para o peso no final do cultivo, rendimentos de vísceras, carcaça, filé e pele, indicando que o desempenho dos híbridos para estas características depende das espécies utilizadas no acasalamento (feminino ou masculino).

Mourad (2012) avaliando o crescimento morfométrico e do peso corporal de pacu e tambaqui e seus híbridos da primavera ao inverno em viveiro escavado, relatou que o modelo que melhor descreve o crescimento para estes grupos genéticos é o modelo Logístico, dessa forma estes grupos apresentam o mesmo comportamento de crescimento para estas características. Entretanto, o autor relatou que houve diferença significativa para o peso assintótico (A) para todas as características avaliadas, sendo que o híbrido tambacu apresentou maiores valores de A que o paqui para todas as características avaliadas, e também foi superior aos puros, exceto para comprimento de cabeça e largura corporal. Em relação ao índice de maturidade (k), que é outro parâmetro de interpretação biológica no modelo logístico, foi observado que o tambacu apresentou menores valores que o tambaqui, e não diferiu dos demais. Indicando que o tambaqui se mostrou mais precoce que o tambacu, pois atingiu ponto de inflexão mais rapidamente (MOURAD, 2012). Estes resultados indicam que pode haver heterose para o valor assintótico e para o índice de maturidade para o peso corporal e para as medidas morfométricas.

O cruzamento entre o cachara *Pseudoplatystoma fasciatum*, o jundiá *Rhamdia quelen* o surubim *Pseudoplatystoma corruscans* também tem mostrado ser viável a hibridação, entretanto a avaliação da heterose para características de interesse econômico também é escassa na literatura (HASHIMOTO et al., 2013; LABARRÈRE et al., 2012). Em bagres Africanos (*Clarias gariepinus*), foi encontrada heterose positiva (2%) para o peso corporal (WACHIRACHAIKARN et al., 2009), e em um estudo realizado avaliando o cruzamento dialélico de quatro linhagens de comum carpa, Nielsen et al. (2010) constataram heterose média positivade 9,4; 1,09; e 20% para o peso corporal durante o período de cultivo.

### 2.3 Análise dialélica

A escolha dos genitores que serão acasalados não é um procedimento simples, principalmente quando o caráter é de herança quantitativa. Entretanto, algumas metodologias são descritas na literatura (ABREU; RAMALHO; FERREIRA, 1999). Essas metodologias podem ser classificadas em duas categorias: a primeira quando se utiliza apenas as informações dos prováveis genitores, como a média, a origem, o parentesco e a divergência genética. Na segunda são utilizadas informações dos descendentes dos cruzamentos dos genitores a serem escolhidos. Nessa categoria, entre outras metodologias estão os cruzamentos dialélicos (BAENZIGER; PETERSON, 1991).

O termo dialelo tem sido utilizado para expressar o cruzamento de  $p$  genitores (indivíduos, clones, raças, linhagens, variedades, espécies, entre outros), dois a dois, produzindo  $p^2$  combinações possíveis, que correspondem ao conjunto de  $p(p-1)/2$  híbridos resultantes do cruzamento, podendo-se incluir, além dos pais, os híbridos recíprocos, ou outras gerações relacionadas, tais como F2, retrocruzamento, etc.(CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2004; GRIFFING, 1956a).

Os cruzamentos dialélicos se destacam entre os delineamentos genéticos disponíveis e têm sido os mais utilizados por melhoristas para obtenção de informações a respeito do desempenho de um grupo de genitores e de suas combinações híbridas, aumentando, na maioria das vezes, a eficiência dos programas de melhoramento (BENTSEN et al., 1998; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2004; GJEDREM; REFSTIE; GJERDE, 1987; GUNNES; GJEDREM, 1978; RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2001).

Muitas informações a respeito da ação gênica envolvida na determinação de caracteres quantitativos são obtidas nas análises dialélicas (AHMED et al., 1998; CRUZ; CRUZ; VENCOVSKY, 1989). Por meio destas

análises é possível estimar parâmetros genéticos úteis na seleção de genitores para a hibridação e no entendimento da natureza e magnitude dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres (GRIFFING, 1956b). Neste tipo de análise, é quantificada a variabilidade genética do caráter de interesse, avaliado o valor genético de genitores e a capacidade específica, além da heterose manifestada em cruzamentos específicos (CRUZ, 2005).

Entre as estimativas que podem ser obtidas através das análises dialélicas, a capacidade geral de combinação (CGC) representa o desempenho médio das linhas utilizadas nas combinações híbridas. A CGC permite identificar os genitores com capacidade para transmitir seus caracteres desejáveis à descendência, ou seja, proporcionam informações sobre a concentração de locos de efeitos gênicos aditivos e são de utilidade na indicação de genitores a serem usados em programas de melhoramento intrapopulacional (SPRAGUE; TATUM, 1942; VALLEJO et al., 1997). Quanto mais altas forem essas estimativas, positivas ou negativas, o parental será considerado muito superior ou inferior aos demais incluídos no dialelo, e, se próximas de zero, seu comportamento não difere da média geral dos cruzamentos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2004; GARDNER; EBERHART, 1966). Portanto, parentais com estimativas de CGC altas e positivas são os que mais contribuem para o aumento da expressão do caráter, enquanto os parentais com valores altos e negativos contribuem para a redução dessa manifestação (SOUZA, 2011).

Já a capacidade específica de combinação (CEC) refere-se aos casos em que as combinações híbridas apresentam desempenho acima ou abaixo do esperado com base no desempenho médio das linhagens envolvidas. Possibilita conhecer combinações híbridas F1 superiores ou inferiores, em que são medidos os efeitos gênicos não aditivos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2004) e indicam a existência ou não de dominância unidirecional e também da heterose varietal (CRUZ; CRUZ; VENCOVSKY, 1989). A combinação híbrida mais

favorável apresenta maior (positivo) ou menor (negativo) estimativa de CEC, e geralmente é resultante de um cruzamento em que pelo menos um dos parentais apresenta elevada CGC (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2004). Entretanto, nem sempre dois genitores de alta CGC e divergentes, quando cruzados, originam o melhor híbrido em um dialelo, em virtude, principalmente, da dominância não unidirecional envolvida no controle de caracteres (GRIFFING, 1956a). Quando o híbrido apresenta valores baixos de CEC para uma determinada característica, sendo que o desejável seriam valores altos, significa que os híbridos entre os parentais em questão comportaram-se como esperado, com base na CGC dos parentais (ROSA, 2010).

Assim o conhecimento dos componentes da capacidade combinatória é de relevante importância na escolha de genitores geneticamente divergentes envolvidos em esquemas de cruzamento, sobretudo quando se deseja identificar híbridos promissores (ALLARD, 1971), sendo fundamental para diminuir o custo, o trabalho e principalmente o tempo do programa de melhoramento (MESQUITA, 2008).

É importante destacar que trabalhos com análise dialélica em animais são raros, havendo a necessidade de se investir em mais pesquisas científicas, pois apesar de os esforços necessários para realizar tais predições serem grandes, são métodos robustos que geralmente resultam em predições acuradas e que permitem a escolha mais segura de genótipos para cruzamentos (NÓBREGA, 2008).

### **2.3.1 Tipos de cruzamentos dialélicos**

A análise dialélica varia de acordo com as linhagens parentais, os híbridos e os recíprocos incluídos. Com isto, existem quatro possíveis métodos experimentais que podem ser utilizados para classificação (GRIFFING, 1956a):

- a) todos os grupos possíveis estão envolvidos, ou seja, as linhas parentais, os híbridos F1 e os recíprocos F1 ( $p^2$  combinações) (Tabela 2);

Tabela 2 Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo os três genitores, F1<sub>s</sub>e os recíprocos;

Genitores	Genitoras		
	Pacu	Pirapitinga	Tambaqui
Pacu	Pacu	Patinga	Paqui
Pirapitinga	Piracu	Pirapitinga	Piraqui
Tambaqui	Tambacu	Tambatinga	Tambaqui

- b) as linhas parentais e os híbridos F1 ( $p(p+1)$  combinações) (Tabela 3);

Tabela 3 Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo apenas os genitores e os F1<sub>s</sub>

Genitores	Genitoras		
	Pacu	Pirapitinga	Tambaqui
Pacu	Pacu	Patinga	Paqui
Pirapitinga	-	Pirapitinga	Piraqui
Tambaqui	-	-	Tambaqui

- c) os híbridos F1 e os recíprocos F1, mas não os pais ( $p(p-1)$  combinações) (Tabela 4);

Tabela 4 Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo os híbridos F1<sub>s</sub>e os recíprocos

Genitores	Genitoras		
	Pacu	Pirapitinga	Tambaqui
Pacu	-	Patinga	Paqui
Pirapitinga	Piracu	-	Piraqui
Tambaqui	Tambacu	Tambatinga	-

d) apenas os híbridos F1 ((p (p-1))/2, combinações) (Tabela 5).

Tabela 5 Esquema representativo de dialelos balanceados de pacu, pirapitinga e tambaqui envolvendo apenas os híbridos F1<sub>s</sub>

Genitores	Genitoras		
	Pacu	Pirapitinga	Tambaqui
Pacu	-	Patinga	Paqui
Pirapitinga	-	-	Piraqui
Tambaqui	-	-	-

Cada método exige uma forma diferente de análise, sendo que para muitas espécies de plantas assume-se que não há efeito recíproco. Em animais é comum a inclusão para verificar se há efeitos de genes ligados ao sexo e efeitos maternos e paternos. Mais detalhes sobre os métodos de análises em cruzamentos dialélicos foram descritos por Griffing (1956a, 1956b), Hayman (1954, 1958, 1959), Henderson (1948, 1952), Sprague e Tatum (1942) e Yates (1947).

### 2.3.2 Modelo estatístico

Em um delineamento em blocos ao acaso, com A grupos genéticos (determinados pelo método de cruzamento dialélico), B blocos, e C indivíduos para formar uma parcela, o modelo matemático pode ser descrito da seguinte forma (GRIFFING, 1956a):

$$y_{ijkl} = u + v_{ij} + b_k + (bv)_{ijk} + e_{ijkl}$$

em que,

$u$  : é o efeito da constante;

$v_{ij}$ : é o efeito do ij-ésimo grupo genético

$b_k$ : é o efeito k-ésimo bloco

$(bv)_{ijk}$ : é a interação entre o ij-ésimo genótipo no k-ésimo bloco

$e_{ijkl}$ : erro observado no l-ésimo indivíduo do ij-ésimo genótipo que estava alocado no k-ésimo bloco.

Nas análises de capacidade de combinação, os efeitos dos grupos genéticos podem ser decompostos em efeitos de CGC e CEC, conforme a seguir:

$$v_{ij} = \underbrace{g_i + g_j}_{\text{CGC}} + \underbrace{s_{ij}}_{\text{CEC}}$$

Para dialelos em que os híbridos são recíprocos a notação é dada por

$$v_{ij} = g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij}$$

Nestas equações  $g_i$  e  $g_j$  são as capacidades gerais de combinação do i e do j-ésimo genitor,  $s_{ij}$  é a capacidade específica de combinação do cruzamento do i-ésimo e o j-ésimo genitor e  $r_{ij}$  é o efeito recíproco envolvendo o i-ésimo e o j-ésimo genitor (GRIFFING, 1956a).

### 2.3.3 Natureza dos efeitos

Os modelos dialélicos podem ser analisados segundo um modelo aleatório, fixo ou misto. O modelo é considerado como aleatório quando todos os efeitos contidos no modelo são aleatórios, com exceção da constante que

sempre é considerada como fixa. Um modelo é considerado como fixo quando todos os efeitos contidos nele são considerados fixos, com exceção do erro experimental que sempre é considerado aleatório. O modelo é considerado como misto quando ele possui pelo menos um efeito fixo que não seja a constante e um efeito aleatório que não seja o erro experimental, simultaneamente (BARBIN, 1998).

Em análise dialélica, os efeitos das CGC<sub>s</sub> e CEC devem ser tratados como aleatórios quando os genitores são uma amostra de uma população base e as conclusões servem como parâmetro para os componentes da variância fenotípica populacional envolvidos na expressão do caráter avaliado. Quando os genitores são escolhidos, os efeitos das CGCs e CECs devem ser tratados como fixos, pois as estimativas dos parâmetros analisados são úteis para prever o comportamento apenas dos grupos de genitores considerados (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988).

#### **2.4 Identificação de Serrasalmideos**

Um dos problemas relatados em trabalhos com Serrasalmideos é a dificuldade da classificação de animais puros ou híbridos pela visualização morfológica. Dependendo do tipo de interação alélica e do ambiente de cultivo (sistema de produção), os híbridos podem assemelhar-se fenotipicamente a seus parentais, resultando em erros na identificação dos animais. Além disso, dependendo do ambiente de cultivo e do nível de estresse dos animais a sua coloração pode variar, o que dificulta ainda mais a identificação do animal pelo fenótipo, principalmente quando há híbridos (GOMES et al., 2012; HASHIMOTO et al., 2014).

Na figura 4 pode ser observado um exemplo da mudança de coloração da pele do pacu e da pirapitinga cultivados em tanques-rede com baixa

circulação de água e em tanque escavado. Em tanques-rede com baixa renovação de água os animais estão em uma densidade de cultivo mais elevada que em viveiro escavado, o que gera maior estresse aos animais, resultando em uma coloração mais escura na pele conforme constatado na figura 4.

Técnicas moleculares como o PCR-RFLP (reação em cadeia da polimerase – polimorfismo de comprimento de fragmento de restrição) e PCR-multiplex têm sido aplicadas para permitir a identificação correta dos animais, monitoramento dos reprodutores e para a comercialização de híbridos de peixes em aquicultura. Estas técnicas vêm sendo adotadas por serem eficientes e rápidas na identificação de híbridos, quando comparadas às demais técnicas moleculares (HASHIMOTO et al., 2010).



Figura 4 A) Pacu cultivado em tanque escavado; B) Pacu cultivado em tanque-rede; C) Pirapitinga cultivada em tanque escavado; D) Pirapitinga cultivada em tanque-rede

No Brasil a aplicação dessas técnicas moleculares tem sido importante na identificação de peixes da família dos Serrasalmídeos, de espécies Piauçu

(*Leporinus macrocephalus*) e de Piapara (*Leporinus elongatus*), *Pseudoplatystoma* spp. e seus híbridos (HASHIMOTO et al., 2010, 2011; LOBO et al., 2014; PRADO et al., 2014).

Estas metodologias facilitam a classificação por permitir acessar as variações nos genes mitocondriais e nucleares. Os marcadores nucleares são essenciais para identificação de híbridos interespecíficos e os marcadores mitocondriais, utilizados para indicar a origem materna, sendo essa informação fundamental para a avaliação da hibridação (HASHIMOTO et al., 2014).

A técnica de PCR multiplex, uma variação da técnica de PCR, permite a amplificação simultânea de mais de uma região-alvo, por meio da utilização de mais de um par de primers, amplificando fragmentos de tamanhos diferentes para cada espécie (GOMES et al., 2012; HASHIMOTO et al., 2011). Nesse sentido, o gene nuclear que codifica para a proteína alfa-Tropomiosina foi utilizado com sucesso por Hashimoto et al. (2009) para discriminar entre tambaqui (Tropo Cm R – 300 pares de base (pb), TABELA 6), pirapitinga (Tropo Pb R – 150 pb), e pacu (Tropo Pm R – 200 pb), bem como os híbridos interespecíficos (GOMES et al., 2012).

Estudos envolvendo a amplificação de genes mitocondriais também têm sido realizados. Hashimoto et al. (2011) utilizaram primers específicos para cada espécie, em diferentes regiões da sequência do gene mitocondrial COI, que codifica para a subunidade I da enzima Citocromo Oxidase C. Assim, os autores relataram que o segmento amplificado no gene COI difere para o pacu, o tambaqui e a pirapitinga, possuindo 307, 435 e 307 - 610 pb, respectivamente. Esses mesmos autores, analisando o gene TROP, que codifica para  $\alpha$ -tropomiosina nestas espécies, identificaram segmentos com 269 pb em pacu, 172 pb em tambaqui e 131 pb em pirapitinga (HASHIMOTO et al., 2011).

O uso de endonucleases de restrição para digerir fragmentos de DNA amplificados por PCR é denominado de PCR-RFLP. A análise de PCR-RFLP é

um método que também tem contribuído na identificação de espécies e híbridos interespecíficos. Estudos realizados a partir da amplificação e clivagem do gene *CYTB* que codifica para o Citocromo b permitiram distinguir pacu (513 e 152 pb), tambaqui (405 a 261 pb) e pirapitinga (665 pb). Outro gene utilizado com esse propósito é o *RAG2*, em que foram observados fragmentos de 750 pb para o pacu, de 357 e 393 pb para o tambaqui e de 250 e 500 pb para a pirapitinga (HASHIMOTO et al., 2011).

Tabela 6 Primers desenvolvidos para identificação de Serrasalmideos e outras espécies

Gene	Sequência do primer	Referência
COI	COI R (TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGGAATCA)	Hashimoto et al.(2011)
	COI F (TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC)	
	COI CmR(AGCAAGATGGAGTGAGAAAATA)	
	COI PbR(CTGTCAGAAGTATAGTAATTCCG)	
	COI PiaractusR(GAAGGAAGGATGGGGGTAGG)	
TROP	TROP R (CGGTCAGCCTCTTCAGCAATGTGCTT)	Hashimoto et al. (2009, 2011)
	TROP F (GAGTTGGATCGGGCTCAGGAGCG)	
	TROP CmR(ATACAACAATGCCATCGCT)	
	TROP PmR(CTTCAGCTGGATCTCCTGA)	
	TROP PbR(TTGACTTTATGCCACACAAAT)	
TROP SerraF(GAGTTGGATCGGGCTCAG)		
RAG2	RAG2 R (GTGGCTCTCGAGGTTCCATA)	Hashimoto et al.(2011)
	RAG2 F (AGCTGCGTGCCATCTCATTCT)	
CYTB	CYTB R (GCGTAGGCAAATAGGAAGTATC)	Hashimoto et al.(2011)
	CYTB F (GAYATCTCYACAGCCTTCTCCTC)	

Assim, técnicas baseadas em marcadores moleculares têm possibilitado a identificação de erros na classificação de peixes na aquicultura brasileira (GOMES et al., 2012; HASHIMOTO et al., 2014). Hashimoto et al. (2014) por meio do uso de multiplex-PCR e PCR-RFLP verificaram que juvenis de pacu, tambaqui e tambatinga vêm sendo comercializados erroneamente como tambacu nos estados de Minas Gerais, São Paulo e Sergipe. Gomes et al. (2012) relataram que pisciculturas do estado do Pará e do Piauí estão comercializando o tambaqui erroneamente, sendo que estes são, na realidade, tambacu e tambatinga. Os mesmos autores também constataram que o tambaqui também vem sendo comercializado como tambacu no estado do Pará.

Dessa forma, marcadores baseados em PCR-multiplex e PCR-RFLP têm sido utilizados com grande precisão para identificação de animais puros e híbridos simples (GOMES et al., 2012; HASHIMOTO et al., 2009, 2011, 2014). Entretanto, quando os híbridos são avançados, não é possível fazer a identificação da composição genética dos animais utilizando técnicas moleculares devido à baixa quantidade de marcadores existentes para estas espécies. Assim, há dificuldade no aproveitamento de informações de interesse zootécnico para avaliações (experimento) desses animais, uma vez que não se conhece a composição genética de seus genitores e/ou pelo menos um dos parentais é um híbrido simples ou avançado.

## **2.5 Dados faltantes**

Quando os dados experimentais são descartados devido à falta de informações, a amostra restante possui um viés, resultando em estimativas tendenciosas dos parâmetros e conclusões errôneas. O processo faz com que os dados em falta possam afetar a validade das inferências feitas a partir das análises. Dependendo da origem causal e da quantidade, dados faltantes podem

ter grande influência sobre a validade dos resultados do estudo (MCKNIGHT et al., 2007).

Valores podem estar ausentes devido a várias razões, dependendo da fonte dos dados, erros de medições, mau funcionamento dos equipamentos utilizados para obtenção, falha do operador, dentre outros. Simplesmente descartar as amostras ou variáveis que possuem componentes faltantes muitas vezes significa jogar fora uma grande parte dos dados que poderiam ser úteis para o modelo. É relevante procurar melhores formas de lidar com valores ausentes em tais cenários (EIOLA et al., 2014).

A manipulação de dados em falta pode ser tratada de três formas: ignorar os dados faltantes, preenchê-los com um pouco de "adivinhações" e incluí-los no modelo. Ignorando valores perdidos, os parâmetros do modelo são estimados com base nos dados observados, ou seja, apenas considerando as distribuições marginais de dados observados (LITTLE; RUBIN, 2002). Quando a quantidade de dados perdida é alta ou quando os dados em falta contêm informações importantes, este método não é prático.

A imputação que consiste na substituição de valores ausentes por valores estimados (LITTLE; RUBIN, 2002) pode ser feita de maneira simples, como por exemplo, substituindo o valor perdido pelo valor médio da variável, considerando o tratamento que a variável recebeu. Outra forma é incluindo os dados em falta, utilizando o agrupamento na modelagem. Essa pode ser realizada por, pelo menos, duas maneiras diferentes: tratamento de dados em falta de um valor adicional para a variável (aplicável quando a variável é categórica), ou tentar aprender os valores em falta, ao mesmo tempo agrupando-os.

## 2.6 Modelo de mistura

Uma alternativa que recentemente vem sendo muito utilizada quando há dados faltantes é a imputação por meio de modelos de misturas (DELALLEAU; COURVILLE; BENIO, 2012; EIOLA et al., 2014; LIN; LEE; HO, 2006; STEELE; WANG; RAFTERY, 2010). Estes modelos têm provado serem ferramentas versáteis e poderosas na modelagem de várias áreas de aplicação. As misturas finitas têm diversas aplicações, diretas ou indiretas. As aplicações diretas surgem quando cada observação pertence a uma subpopulação ou grupo, apesar de raramente se saber qual. Neste tipo de mistura, cada subpopulação é descrita pela sua densidade, e os pesos das misturas são as probabilidades de cada observação pertencer a essa subpopulação (LUCA; ZUCCOLOTTO, 2003). As aplicações indiretas surgem quando não existe a divisão dos dados em subpopulações, sendo o ajustamento da mistura feito para permitir uma grande flexibilidade (ABD-ALMAGGED; DAVIS, 2006; JANG et al., 2006).

### 2.6.1 Descrição

Em uma mistura finita com  $k$  distribuições Gaussianas, considerando para cada grupo ( $g = 1, 2, \dots, k$ ), as proporções, as médias e as matrizes de covariâncias das misturas são simbolizados por  $\pi_g$ ,  $\mu_g$  e  $\Sigma_g$ , respectivamente. O valor da função de distribuição de probabilidade de uma observação  $y_j$  é dado por (MCLACHLAN; PEEL, 2000):

$$f(y_j | \theta) = \sum_{g=1}^k \pi_g (y_j | \mu_g, \Sigma_g)$$

onde  $\theta = (\pi, \mu, \Sigma)$  é o vetor de parâmetros do modelo, contendo as proporções das misturas  $\pi = \pi_1, \dots, \pi_k$ , os parâmetros  $\mu = \mu_1, \dots, \mu_k$  e  $\Sigma = \Sigma_1, \dots, \Sigma_k$  que formam a probabilidade da função de distribuição Gaussiana:

$$f(y | \mu, \Sigma) = \frac{1}{2\pi^{d/2} |\Sigma|^{1/2}} e^{-\frac{(y-\mu)^T \Sigma^{-1} (y-\mu)}{2}}$$

Como os  $k$  grupos de dados são mutuamente exclusivos e exaustivos, a densidade conjunta dos valores observados de  $y_j$  é a soma das densidades observadas em cada grupo ponderadas pelas proporções dos grupos.

Assumindo que os indivíduos são independentes um do outro, o valor da função de probabilidade para o conjunto é simplesmente o produto das probabilidades para as observações:

$$f(Y|\theta) = \prod_{j=1}^N f(y_j|\theta) = \prod_{j=1}^N \left( \sum_{g=1}^k \pi_g f(y_j | \mu_g, \Sigma_g) \right)$$

### 2.6.2 Algoritmo EM no ajuste de modelos de mistura

A abordagem geral para estimar os parâmetros do modelo que vem sendo utilizada é o método da máxima verossimilhança, utilizando o algoritmo EM (E: esperança. M: maximização) proposto por Dempster, Laird e Rubin em 1977 (DEMPSTER et al., 1977). Este foi estendido para estimar modelos de misturas Gaussianas para conjuntos de dados com os valores em falta (GHAHRAMANI; JORDAN, 1994). Recentemente, modelos de mistura de

Gauss aplicados a problemas de dados faltantes têm sido estudados extensivamente (DELALLEAU; COURVILLE; BENIO, 2012; EIOLA et al., 2014; LIN; LEE; HO, 2006; STEELE; WANG; RAFTERY, 2010).

O algoritmo EM é um processo iterativo que melhora as estimativas atuais dos parâmetros a cada passo, sendo finalizado quando nenhuma melhoria adicional é obtida. Começamos escolhendo valores arbitrários para os parâmetros do modelo, em cada iteração, o algoritmo substitui os valores de classe por seus valores esperados com base nos parâmetros correntes (Esperança). Em seguida ele atualiza os parâmetros (Maximização), ou seja, maximiza a log-verossimilhança dos dados completos, dadas as estimativas dos dados faltantes. Devido às propriedades de ajuste do modelo, essa iteração faz com que ocorra uma melhoria na estimação dos parâmetros em cada passo (DEMPSTER et al., 1977). O procedimento é repetido várias vezes, até que não se consiga melhoria considerável, ou o número máximo pré-determinado de iterações seja alcançado.

Seja  $E[a|b]^{(t)}$  o valor esperado de  $a$  dado  $b$  na iteração  $t$ . Agora, mais formalmente, para uma mistura de distribuições Gaussianas, o algoritmo funciona da seguinte forma:

a) Inicialização: onde  $\pi_i^{(0)}$ ,  $\mu_i^{(0)}$  e  $\sum_i^{(0)}$  assumem valores arbitrários em  $t = 1$ .

b) E-passo: definir os valores esperados:

$$\hat{z}_j^{(t)} = E\left[z_j \mid \pi_i^{(t-1)}, \mu_i^{(t-1)}, \sum_i^{(t-1)}\right] \text{ para cada } j = 1, \dots, N.$$

- c) M-passo: cálculo de  $\pi_i^{(t)}$ ,  $\mu_i^t$  e  $\sum_i^t$  para cada  $i = 1, \dots, k$  com estimativas de máxima verossimilhança baseada em  $Y$  e  $\hat{z}_j^{(t)}$ .

O cálculo dos valores necessários para distribuições de Gauss é simples, como se segue (HUNT; JORGENSEN, 2003; MCLACHLAN; PEEL, 2000). A esperança de  $a_j$  observação pertencer ao grupo  $g$  é a probabilidade de  $y_j$  dado o grupo e os parâmetros do grupo, dividido pela soma das probabilidades de  $y_j$ , em cada grupo:

$$\hat{z}_{gj} = E[z_{gj}] = \frac{\pi_g(y_j | \mu_g, \sum_g)}{\sum_{i=1}^k \pi_i(y_j | \mu_i, \sum_i)}$$

O vetor médio de cada grupo ( $g$ ) é a média dos dados para todas as observações, ponderadas pelas probabilidades do grupo:

$$\mu_g = \frac{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj} y_j}{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj}}$$

A covariância de duas variáveis  $l$  e  $m$  no grupo  $g$  é a covariância das duas variáveis de todas as observações, ponderadas pelas probabilidades do grupo:

$$\sigma_{g(lm)} = \frac{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj} (y_{jl} - \mu_g)(y_{jm} - \mu_g)}{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj}}$$

As proporções das misturas são as somas de probabilidades de cada grupo dividido por  $N$ :

$$\pi_i = \frac{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{ij}}{N}$$

Dada a soma das estimativas  $\hat{z}_{ij}$  para cada observação, os valores finais dos vetores  $\hat{z}_j$  dos grupos podem ser usados com a probabilidade de que uma determinada observação pertença a um determinado grupo, portanto informa o agrupamento desejado.

Esse processo vai sempre convergir para um máximo local da log-verossimilhança (MCLACHLAN; PEEL, 2000). Não há garantia de encontrar o máximo global; na verdade, em muitos casos, o máximo global não existe, como certos casos em que se utilizam distribuições cada vez mais estreitas sobre um ponto que pode alcançar probabilidades infinitas. Para combater estes problemas, o algoritmo é reiniciado várias vezes com diferentes valores iniciais, com um número máximo de iterações. No final, os valores mais frequentes (o encontrado mais vezes) ou a melhor (no sentido da probabilidade, dados observados) das soluções convergidas é escolhida como a "correta", sendo que nem sempre o mais frequente e a melhor solução são iguais.

## REFERÊNCIAS

- ABAD, D.; RINCÓN, D.; POLEO, G. Índice de rendimento corporal em morocoto *Piaractus brachypomus* cultivados en sistema Biofloc. **Zootecnia Tropical**, Maracay, v. 32, n. 2, p. 119-130, 2014.
- ABD-ALMAGGED, W.; DAVIS, L. Density estimation using mixtures of mixtures of gaussians. **Lecture Notes in Computer Science**, Berlin, v. 3954, p. 410-422, 2006.
- ABREU, A. F. B.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F. Selection potential for seed yield from intra and inter racial populations in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 108, n. 2, p. 121-127, 1999.
- AHMED, N. et al. Line x tester analysis for the study of combining ability in hot pepper (*Capsicum annuum* L.). **Capsicum and Eggplant Newsletter**, Las Cruces, n. 17, p. 38-41, 1998.
- ALLARD, R. W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. São Paulo: E. Blucher, 1971. 381 p.
- ALLENDORF, F. W.; WAPLES, R. S. Conservation and genetics of salmonid fishes. In: AVISE, J. C.; HAMRICK, J. L. (Ed.). **Conservation genetics: case histories from nature**. London: Chapman & Hall, 1996. p. 238-280.
- ANDRADE, F. T. et al. Ichthyometry and electrical bioimpedance analysis to estimate the body composition of tambatinga. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 44, n. 2, p. 279-286, 2014.
- ARAÚJO-LIMA, C. A. R. M.; GOMES, L. C. Tambaqui (*Colossoma macropomum*). In: BALDISSEROTTO, B.; GOMES, L. C. (Org.). **Espécies nativas para piscicultura no Brasil**. Santa Maria: UFMS, 2005. p. 175-202.

ARAÚJO-LIMA, C. A. R. M.; GOULDING, M. **So fruit a fish**: ecology, conservation, and aquaculture of the Amazon's tambaqui: biology and resource management in the tropic. New York: Columbia University, 1997. 191 p.

BAENZIGER, P. S.; PETERSON, E. J. Genetic variation: its origin and use for breeding self-pollinated species. In: STALKER, H. T.; MULTRIPHY, J. P. (Ed.). **Plant breeding in the 1990's**. Raleigh: North Carolina State University, 1991. p. 69-100.

BALDISSEROTTO, B.; GOMES, L. C. **Espécies nativas para piscicultura no Brasil**. 2. ed. Santa Maria: UFSM, 2010. 608 p.

BARBIN, D. **Componentes de variância**: teoria e aplicações. 2. ed. Piracicaba: FEALQ, 1998. 120 p.

BEKELE, S.; HAILEMARIAM, A. Population dynamics and environment in Ethiopia: an overview. In: \_\_\_\_\_. **Ethiopian environment review**. Addis Ababa: Forum for Environment, 2010. p. 23-53.

BENTSEN, H. B. et al. Genetic improvement of farmed tilapias: growth performance in a complete diallel cross experiment with eight strains of *Oreochromis niloticus*. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 160, n. 1/2, p. 145-173, Jan. 1998.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Stemma, 2003. 369 p.

BICUDO, A. J. A.; SADO, R.; CYRINO, J. E. P. Growth and haematology of pacu, *Piaractus mesopotamicus*, fed diets with varying protein to energy ratio. **Aquaculture Research**, Oxford, v. 40, n. 4, p. 486-495, Feb. 2009.

BITTENCOURT, F. et al. Densidade de estocagem e parâmetros eritrocitários de pacus criados em tanques-rede no reservatório de Itaipu. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 39, n. 11, p. 2323-2329, nov. 2010.

BOSCOLO, W. R. et al. Nutrição de peixes nativos. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 40, p. 145-154, 2011. Suplemento especial.

BRASIL. Ministério da Pesca e Aquicultura. **Boletim estatístico da pesca e aquicultura**. Brasília, 2011. 60 p.

BRASIL. Ministério da Pesca e Aquicultura. **Boletim estatístico da pesca e aquicultura do Brasil**. Brasília, 2012. 128 p.

CAMPON, D. E. Natural hybridization and introgression in fishes: methods of detection and interpretation. In: RYMAN, N.; UTTER, F. M. (Ed.). **Population genetics an fishery management**. Seattle: University of Washington, 1987. p. 161-192.

CASTANEDO, O. D.; ESPINOSA, D. A. M. Desempeño de los sistemas acuícolas de recirculación en el cultivo intensivo del Pacú *Piaractus mesopotamicus* (Characiformes: Characidae). **Revista de Biología Tropical**, San José, v. 60, n. 1, p. 381-391, mar. 2012.

CHAGAS, E. C. et al. Desempenho de tambaqui cultivado em tanques-rede, em lago de várzea, sob diferentes taxas de alimentação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 8, p. 833-835, ago. 2005.

CHAGAS, E. C. et al. Produtividade de tambaqui criado em tanque-rede com diferentes taxas de alimentação. **Ciencia Rural**, Santa Maria, v. 37, n. 4, p. 1109-1115, 2007.

CHEVASSUS, B. Hybridization in fish. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 33, p. 245-262, 1983.

CORPORACIÓN COLOMBIA INTERNACIONAL. **Informe técnico regional cuencas del Orinoco y Amazonas**. Bogotá, 2011. 94 p.

COSTA, A. C. **Medidas morfométricas na avaliação de pesos e rendimentos corporais de pacu *Piaractus mesopotamicus* e tambaqui *Colossoma macropomum***. 2011. 64 f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2011.

CRUZ, C.; CRUZ, C. D.; VENCOVSKY, R. Comparação de alguns métodos de análise dialélica. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 12, n. 1, p. 425-438, 1989.

CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 2005. 394 p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. de S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3. ed. Viçosa, MG: UFV, 2004. v. 2, 480 p.

DELALLEAU, O.; COURVILLE, A.; BENGIO, Y. **Efficient EM training of gaussian mixtures with missing data**. Disponível em: <<http://arxiv.org/pdf/1209.0521.pdf>>. Acesso em: 10 dez. 2012.

DEMPSTER, A. P. et al. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. **Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)**, London, v. 1, p. 1-38, 1977.

DUKE ENERGY INTERNATIONAL, GERAÇÃO PARANAPANEMAS. A. **Plano de uso e ocupação dos reservatórios das UHEs Canoas I e II**. São Paulo: EcoUrbeConsultoriaeProjetos, 2003. 90p.

EIROLA, E. et al. Mixture of Gaussians for distance estimation with missing data. **Neurocomputing**, New York, v. 131, p. 32-42, May 2014.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 1987. 279 p.

FARAHVASH, T. J. J.; SHODJA, A.; KESHTKARAN, A. The effect of bilateral crossbreeding between arkhamerino and ghezel sheep on the quality of wool of their F1 crosses. **Asian Journal of Animal and Veterinary Advances**, New York, v. 6, p. 397-400, 2011.

FAUSTINO, F. et al. Structural and ultrastructural characterization of the embryonic development of *Pseudoplatystoma* spp. hybrids. **The International Journal of Developmental Biology**, Washington, v. 54, n. 4, p. 723-730, 2010.

FERNANDES, J. B. K.; CARNEIRO, D. J.; SAKAMURA, N. K. Fontes e níveis de proteína bruta em dietas para alevinos de pacu (*Piaractus mesopotamicus*). **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 29, n. 3, p. 646-653, maio/jun. 2000.

GARDNER, C. O.; EBERHART, S. A analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. **Biometrics**, Washington, v. 22, n. 3, p. 439-452, Sept. 1966.

GHAHRAMANI, Z.; JORDAN, M. I. **Learning from incomplete data**: technical report. Cambridge: MIT Center for Biological and Computational Learning, 1994. 11 p.

GJEDREM, T. **Selection and breeding programs in aquaculture**. Berlin: Springer, 2005. 364 p.

GJEDREM, T.; REFSTIE, T.; GJERDE, B. A review of quantitative genetic research in salmonids at AKVAFORSK. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON QUANTITATIVE GENETICS, 2., 1987, Raleigh. **Proceedings...** Raleigh: North Carolina State University, 1987. p. 527-535.

GODOY, M. P. **Peixes do Brasil**: subordem Characoidei: bacia do rio Mogi-Guassu. Piracicaba: Franciscana, 1975. v. 4, 846 p.

GOMES, F. et al. Innovative molecular approach to the identification of the tambaqui (*Colossoma macropomum*) and its hybrids, the tambacu and the tambatinga. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 84, n. 2, p. 89-97, jun. 2012.

GOMES, L. C. et al. Cage culture of tambaqui (*Colossoma macropomum*) in a central Amazon floodplain lake. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 253, n. 1/4, p. 374-384, Mar. 2006.

GOMES, L. C. et al. Efeito do volume do tanque-rede na produtividade de tambaqui (*Colossoma macropomum*) durante a recria. **Acta amazonica**, Manaus, v. 34, p. 111-113, 2004.

GONZALES, J. T. et al. Paco *Piaractus brachypomus* y gamitana *Colossoma macropomum* criados em policultivo con el bujurqui-tucunaré, *Chaetobranchius semifasciatus* (Cichlidae). **Folia Amazônica**, Loreto, v. 18, n. 1/2, p. 97-104, 2009.

GRANADO, A. Efecto de La densidad de cultivo sobre el crecimiento del morocoto, *Piaractus brachypomus*, CUVIER, 1818, (PISCES: CHARACIFORMES), confinado en jaulas flotantes. **Saber**, São Paulo, v. 12, n. 2, p. 3-7, 2000.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Science**, East Melbourn, v. 9, n. 4, p. 463-493, 1956a.

GRIFFING, B. A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. **Heredity**, Cary, v. 1, p. 31-50, 1956b.

GUNNES, K.; GJEDREM, T. Selection experiments with salmon: IV., growth of Atlantic salmon during two years in the sea. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 15, p. 19-23, 1978.

GUPTA, M. V.; ACOSTA, B. O. From drawing board to dining table: the success story of the GIFT project. **NAGA - Worldfish Center Quarterly**, Penang, v. 27, p. 4-14, 2004.

HALLAUER, A. R.; MIRANDA FILHO, J. B. de. **Quantitative genetics in maize breeding**. Ames: Iowa State University, 1988. 468 p.

HALLERMAN, E. M.; KAPUSCINSKY, A. R. Incorporating risk assessment and risk management into public policies on genetically modified finfish and shellfish. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 137, n. 1/4, p. 9-17, Dec. 1995.

HASHIMOTO, D. T. et al. Detection of post-F1 fish hybrids in broodstock using molecular markers: approaches for genetic management in aquaculture. **Aquaculture Research**, Oxford, v. 44, n. 6, p. 876-884, 2013.

HASHIMOTO, D. T. et al. Genetic identification of F1 and Post-F1 Serrasalmid Juvenile Hybrids in Brazilian aquaculture. **Plos One**, San Francisco, v. 9, Mar. 2014. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0089902>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

HASHIMOTO, D. T. et al. Identification of hybrids between Neotropical fish *Leporinus macrocephalus* and *Leporinus elongates* by PCR-RFLP and multiplex-PCR: tools for genetic monitoring in aquaculture. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 298, n. 3/4, p. 346-349, Jan. 2010.

HASHIMOTO, D. T. et al. Molecular diagnostic methods for identifying Serrasalmid fish (Pacu, Pirapitinga, and Tambaqui) and their hybrids in the Brazilian aquaculture industry. **Aquaculture**, Amsterdam, v.321, n. 1/2, p. 49-53, Nov. 2011.

HAYMAN, B. I. The analysis of variance of diallel tables. **Biometrics**, Bethesda, v. 10, n. 2, p. 235-244, June 1954.

HAYMAN, B. I. Interaction, heterosis and diallel crosses. **Genetics**, Austin, v. 42, p. 336-355, 1957.

HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses. **Genetics**, Austin, v. 43, p. 63-85, 1958.

HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses III. **Genetics**, Austin, v. 45, n. 2, p. 155-172, 1959.

HENDERSON, C. R. **Estimation of general, specific, and maternal combining abilities in crosses among inbred lines of swine**. 1948. 199 f. Thesis (Ph.D.) - Iowa State College Library, Ames, 1948.

HENDERSON, C. R. Specific and general combining ability. In: GOWEN, J. W. (Ed.). **Heterosis**. Ames: Iowa State College, 1952.

HISANO, H. et al. Hybrid sorubim viscera protein concentrate in the diets for barred sorubim. **Boletim do Instituto de Pesca**, São Paulo, v. 39, n. 1, p. 37-44, 2013.

HUBBS, C. L. Hybridization between fish species in nature. **Systematic Zoology**, Washington, v. 4, n. 1, p. 1-20, Mar. 1955.

HUNT, L.; JORGENSEN, M. Mixture model clustering for mixed data with missing information. **Computational Statistics & Data Analysis**, Amsterdam, v. 41, n. 3/4, p. 429-440, Jan. 2003.

INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS. **Estatística da pesca 2006 Brasil**: grandes regiões e unidades da federação. Brasília, 2008. 174 p.

JANG, K. et al. Lip localization based on active shape model and gaussian mixture model. **Lecture Notes in Computer Science**, Berlin, v. 4319, p. 1049-1058, 2006.

KUBITZA, F. Coletânea de informações aplicadas ao cultivo do tambaqui, do pacu e de outros peixes redondos. **Panorama da Aquicultura**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 82, p. 49-55, 2004.

LABARRÈRE, C. R. et al. Eritrograma de híbridos de surubim (*Pseudoplatystoma reticulatum* x *P. coruscans*) mantidos em diferentes densidades de estocagem. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v. 64, n. 2, p. 510-514, 2012.

LIMA, J. A. F.; BARBIERI, G.; VERANI, J. R. Período de reprodução, tamanho e idade da primeira maturação gonadal do pacu, *Colossoma mitrei*, em ambiente natural (Rio Cuiabá, Pantanal do Mato Grosso). In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE AQUICULTURA, 3., 1984, São Carlos. **Anais...** São Carlos: UFSCAR, 1984. p. 477-497.

LIN, T. I.; LEE, J. C.; HO, H. J. On fast supervised learning for normal mixture models with missing information. **Pattern Recognition**, Amsterdam, v. 39, n. 6, p. 1177-1187, June 2006.

LITTLE, J. A.; RUBIN, D. **Statistical analysis of missing data**. New York: Wiley, 2002. 408 p.

LOBO, C. M. O. et al. Molecular identification of *Pseudoplatystoma sp.* fish fillets by Multiplex PCR. **Ciência & Tecnologia**, Campinas, v. 2, p. 64-70, 2014.

LÓPEZ, P.; ANZOÁTEGUI, D. Crecimiento del híbrido Cachamoto (*Colossoma Macropomum* x *Piaractus Brachypomus*) en un sistema de recirculación de agua. **Zootecnia Tropical**, Maracay, v. 30, n. 4, p. 335-342, 2012.

LUCA, G.; ZUCCOLOTTO, P. Finite and infinite mixtures for financial durations. **International Journal of Statistics**, New Delhi, v. 51, n. 3, p. 431-455, 2003.

MCKNIGHT, P. E. et al. **Missing data: a gentle introduction**. New York: Guilford, 2007. 251 p.

MCLACHLAN, G.; PEEL, D. **Finite mixture models**. New York: J. Wiley, 2000. 456 p.

MELCHINGER, A. E. Genetic diversity and heterosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. (Ed.). **The genetics and exploitation of heterosis in crops**. Madison: ASA/CSSA, 1999. p. 99-118.

MELCHINGER, A. E. et al. Relationship among European barley germplasm: I., genetic diversity among winter and spring cultivars revealed by RFLPs. **Crop Science**, Madison, v. 34, p. 1191-1199, 1994.

MENZEL, W. Hybridization of oysters and clams. In: WORLD SYMPOSIUM ON SELECTION, HYBRIDIZATION AND GENETIC ENGINEERING AQUACULTURE, 1., 1987, Turin. **Proceedings...** Turin: FAO, 1987. p. 47-59.

MESA-GRANDA, M. N.; AGUIRRE, M. C. B. La cachama blanca (*Piaractus brachypomus*), una especie potencial para el mejoramiento genético. **Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias**, Medellín, v. 20, n. 1, p. 79-86, 2007.

MESQUITA, J. C. P. **Determinação da heterose e da capacidade geral e específica de combinação para dez características agronômicas em pimentão (*Capsicum annuum* L.)**. 2008. 52 p. Dissertação (Mestrado em Melhoramento Genético de Plantas) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2008.

MORA, J. A. Rendimiento de la canal em cachama blanca (*Piaractus brachypomus*) y el híbrido *Colossoma macropomum* x *P. brachypomus*: procesamiento primario y productos con valor agregado. **Bioagro**, Barquisimeto, v. 17, n. 3, p. 161-169, 2005.

MOURAD, N. M. N. **Crescimento ponderal e morfológico do pacu *Piaractus mesopotamicus*, tambaqui e seus híbridos da primavera ao inverno**. 2012. 74 p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

NAKATANI, K. et al. **Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação**. Maringá: EDUEM, 2001. 378 p.

NASCIMENTO, A. F. et al. Out-of-season sperm cryopreserved in different media of the Amazonian freshwater fish pirapitinga (*Piaractus brachypomus*). **Animal Reproduction Science**, Amsterdam, v. 118, n. 2/4, p. 324-329, Apr. 2010.

NIELSEN, H. M. et al. Genetic analysis of common carp (*Cyprinus carpio*) strains I: genetic parameters and heterosis for growth traits and survival. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 304, p. 14-21, 2010.

NÓBREGA, M. B. M. **Avaliação de genótipos de mamona (*Ricinus Communis L.*) em cruzamentos dialélicos parciais**. 2008. 77 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2008.

PASQUIER, G. A.; MÉNDEZ, Y.; PERDOMO, D. A. Engorde experimental de cachama (*Colossoma macropomum*) en la estación local El Lago, Estado Zulia, Venezuela. **Zootecnia Tropical**, Maracay, v. 29, n. 2, p. 213-218, 2011.

PATERNIANI, E. Evolução dos sistemas dos vegetais. **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 26, n. 5, p. 476-481, 1974.

PESSOA, N. O. et al. The effects of cryoprotectants on chilled pirapitinga (*Piaractus brachypomus*) embryos at various ontogenetic stages. **Revista Brasileira de Higiene e Sanidade Animal**, Fortaleza, v. 8, n. 3, p. 27-46, 2014.

POLEO, G. et al. Cultivo de cachama blanca en altas densidades y en dos sistemas cerrados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 46, n. 4, p. 429-437, abr. 2011.

PORTO-FORESTI, F. et al. Cytogenetic markers as diagnoses in the identification of the hybrid between Piauçu (*Leporinus macrocephalus*) and Piapara (*Leporinus elongatus*). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 1, p. 195-202, 2008.

PRADO, F. D. et al. Development and characterization of 16 microsatellites for the Neotropical catfish *Pseudoplatystoma reticulatum* and cross species analysis. **Conservation Genetics Resources**, Berlin, v. 6, p. 679-681, 2014.

RAHMAN, M. A.; UEHARA, T.; ASLAN, L. M. Comparative viability and growth of hybrids between two sympatric species of sea urchins (*Geneus Echinometra*) in Okinawa. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 183, n. 1/2, p. 45-56, Mar. 2000.

RAHMAN, M. A.; UEHARA, T.; LAWRENCE, J. M. Growth and heterosis of hybrids of two closely related species of Pacific sea urchins *Geneus Echinometra*) in Okinawa. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 245, n. 1/4, p. 121-133, Mar. 2005.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; SANTOS, J. B. Melhoramento de espécies autógamas. In: NASS, L. L. et al. (Org.). **Recursos genéticos & melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. v. 1, p. 201-230.

RAZUKI, W. M.; AL-SHAHEEN, S. A. Use of full diallel cross to estimate crossbreeding effects in laying chickens. **International Journal of Poultry Sciences**, Faisalabad, v. 10, n. 3, p. 197-204, 2011.

REIS NETO, R. V. et al. Performance and carcass traits in the diallel crossing of pacu and tambaqui. **Brazilian Journal of Animal Science**, Brasília, v. 41, n. 12, p. 2390-2395, Dec. 2012.

ROSA, Y. R. S. **Estudo dialélico de componentes de rendimentos e constituintes químicos do óleo essencial de manjeriço**. 2010. 21 p. Dissertação (Mestrado em Sustentabilidade em Agroecossistemas) - Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 2010.

SCHWARTZ, F. J. **World literature to fish hybrids with an analysis by family, species, and hybrid**. Seattle: U.S. Department of Commerce, 1972. 507 p.

SERAFINI, M. A. **Cruzamento dialélico interespecífico entre pacu *Piaractus mesopotamicus* e tambaqui *Colossoma macropomum***. 2010. 68 p. Tese (Doutorado em Produção Animal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2010.

SILVA, L. L. **Heterose e capacidade de combinação em cruzamentos dialélicos parciais de pimentão**. 2002. 82 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2002.

SILVA, R. F. et al. Avaliação genética do crescimento de tilápia do Nilo em condições de baixa temperatura. **Zootecnia Tropical**, Maracay, v. 28, n. 3, p. 395-401, 2010.

SOUZA, G. A. **Potencial de produção de silagem de híbridos desoja [*glycine max* (L.) merrill] obtidos por cruzamentos em dialelo**. 2011. 62 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2011.

SPRAGUE, G. F.; TATUM, L. A. General versus specific combining ability in single crosses of corn. **Journal Society of Agronomy**, Madison, v. 34, p. 923-932, 1942.

STEELE, R. J.; WANG, N.; RAFTERY, A. E. Inference from multiple imputation for missing data using mixtures of normals. **Statistical Methodology**, Oxford, v. 7, n. 3, p. 351-365, May 2010.

STREIT, D. P. **Recomendações técnicas para a reprodução do tambaqui**. Teresina: EMBRAPA Meio-Norte, 2012. 30 p.

TURRA, E. M. et al. Controle reprodutivo em tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) por meio de manipulações sexuais e cromossômicas. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v. 34, n. 1, p. 21-28, jan./mar. 2010.

VALLEJO, C. et al. Analisis genetico de una poblacion dialelica de pimenton (*Capsicum annuum* L.). **Acta Agronomica**, Bogotá, v. 47, n. 4, p. 25-36, 1997.

VÁLQUEZ-TORRES, W. A pirapitinga: reprodução e cultivo. In: BALDISSEROTTO, B.; GOMES, L. C. (Ed.). **Espécies nativas para piscicultura no Brasil**. Santa Maria: UFMS, 2005. p. 203-224.

VÁSQUEZ-TORRES, W. et al. Effects of dietary protein level on growth and serum parameters in cachama (*Piaractus brachypomus*). **Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias**, Medellín, v. 25, n. 3, p. 450-461, jul./set. 2012.

VÁSQUEZ-TORRES, W.; PEREIRA-FILHO, M.; ARIAS-CASTELLANOS, J. A. Optimum dietary crude protein requirement for juvenile Cachama (*Piaractus brachypomus*). **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 41, n. 12, p. 2183-2189, dez. 2011.

VIEIRA, M. J. A. F. et al. Características do sêmen de tambaqui (*Colossoma macropomum*) em latitude equatorial. **Archivos de Zootecnia**, Cordoba, v. 60, n. 232, p. 1263-1270, dic. 2011.

WACHIRACHAIKARN, A. et al. Crossing of African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), strains based on strain selection using genetic diversity data. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 290, p. 53-60, 2009.

YATES, F. The analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. **Heredity**, Cary, v. 1, p. 287-301, 1947.

ZANIBONI FILHO, E.; WEINGARTNER, M. Técnicas de indução da reprodução de peixes migradores. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v. 31, n. 3, p. 367-373, jul./set. 2007.

**SEGUNDA PARTE - ARTIGOS**

**ARTIGO 1 Imputação de parentesco genético em serrasalmideos**

**Artigo Normalizado de acordo com a NBR 6022 (ABNT, 2003), conforme  
instrução do Manual de Normalização da UFLA.**

## RESUMO

Este trabalho foi realizado com o objetivo de imputar a composição genética para dados de pedigree faltantes em Serrasalmideos com base no peso corporal e nas medidas morfométricas. Foram adquiridos 96 juvenis de duas pisciculturas comerciais, sendo 12 de cada um dos seguintes grupos genéticos: pacu, pirapitinga, tambaqui, tambacu, tambatinga, patinga, paqui e piraqui. Os animais foram distribuídos aleatoriamente em 16 caixas d'água em um sistema de recirculação, sendo duas caixas por grupo genético em uma densidade de seis animais por caixa, onde foram cultivados até 495 dias de idade, sendo pesados e submetidos à análise morfométrica. Para confirmação da identidade dos animais foram utilizados dois marcadores nucleares e um mitocondrial. Para os animais que foram considerados híbridos avançados (pós-F1) pela análise molecular, foi utilizada a metodologia de modelos mistos com mistura de distribuições normais para imputar o parentesco dos animais com base no peso corporal e nas medidas morfométricas. Utilizou-se a metodologia proposta por Griffing (1956), considerando o modelo misto onde os efeitos ambientais foram estimados através dos EBLUE e os efeitos genéticos foram considerados como aleatórios, sendo obtidos os EBLUP dos efeitos gerais e específicos de combinações. Para verificar a concordância da composição genética dos animais obtida via imputação para as características avaliadas e entre estas e a informada pelo produtor, foi realizada a correlação de Pearson utilizando-se o teste de Mantel. Observou-se, através da análise molecular, que o produtor acertou apenas 48% das identidades dos animais, sendo encontrados 27 híbridos avançados. Houve correlação entre a composição genética dos animais obtida via imputação para todas as características avaliadas, indicando repetibilidade. A composição genética dos animais informada pelos produtores não apresentou correlação com as obtidas via imputação, exceto para o comprimento de cabeça.

Palavras-chave: *Colossoma macropomum*. Melhoramento. Modelo de mistura. Peixes redondos. *Piaractus brachypomum*. *Piaractus mesopotamicus*.

## 1 INTRODUÇÃO

No Brasil vários produtores vêm se especializando na criação de espécies nativas, assim como, no cultivo de híbridos com o intuito de aumentar a produção (CASTANEDO; ESPINOSA, 2012; FAUSTINO et al., 2010; HISANO et al., 2013). Dentre as espécies nativas, os representantes da família Serrasalmideos, ou seja, pacu *Piaractus mesopotamicus*, pirapitinga *Piaractus brachypomus* e o tambaqui *Colossoma macropomum*, e seus híbridos interespecíficos patinga (♀ pacu x ♂ pirapitinga), tambacu (♀ tambaqui x ♂ pacu) e tambatinga (♀ tambaqui x ♂ pirapitinga) são os peixes nativos de maior importância na aquicultura brasileira devido a sua produção (BRASIL, 2012).

Um dos problemas relatados em trabalhos com peixes da família Serrasalmideos é a dificuldade da classificação de animais puros ou híbridos pela visualização morfológica (GOMES et al., 2012; HASHIMOTO et al., 2014). Dependendo do tipo de interação alélica e do ambiente de cultivo, os híbridos podem assemelhar-se fenotipicamente a seus genitores, resultando em erros na identificação dos animais. Marcadores moleculares e mitocondriais têm sido utilizados com grande precisão para identificação de animais puros e híbridos simples (F1) (GOMES et al., 2012; HASHIMOTO et al., 2011, 2014). Entretanto, nem sempre a quantidade de marcadores permite uma clara separação de materiais e neste caso cruzamentos mais complexos podem ser identificados apenas como pós F1s, ou seja, a informação da origem do cruzamento é desconhecida.

Nesse contexto, recentemente vem sendo muito utilizada a imputação por meio de modelos de misturas de distribuições (DELALLEAU; COURVILLE; BENIO, 2012; EIOLA et al., 2014; LIN; LEE; HO, 2006; STEELE; WANG; RAFTERY, 2010). Estes modelos têm provado ser uma ferramenta versátil e poderosa em modelagem em várias áreas de aplicação. As misturas finitas têm diversas aplicações, diretas ou indiretas. As aplicações diretas surgem quando cada observação pertence a uma subpopulação ou grupo, apesar de raramente se saber qual. Neste tipo de mistura, cada subpopulação é descrita pela sua densidade, e os pesos das misturas são as probabilidades de cada observação pertencer a essa subpopulação (LUCA; ZUCCOLOTTO, 2003). As aplicações indiretas surgem quando não existe a divisão dos dados em subpopulações, sendo o ajustamento da mistura feito para permitir uma grande flexibilidade, como multimodalidade (ABD-ALMAGGED; DAVIS, 2006; JANG et al., 2006). A abordagem geral para estimar os parâmetros de locação e dispersão de um modelo que vem sendo utilizado é o método da máxima verossimilhança utilizando o algoritmo EM (E: esperança. M: maximização) proposto por Dempster et al. (1977) e Ghahramani e Jordan (1994).

Dado essa característica dos modelos de mistura, sua aplicabilidade em cruzamentos com genitores desconhecidos pode ser promissor. Portanto, este trabalho foi realizado como objetivo de imputar a composição genética para dados de pedigree faltantes em Serrasalmideos com base no peso corporal e nas medidas morfométricas.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Instalações, material biológico e manejo

Os dados utilizados são oriundos de um experimento realizado na Estação de Piscicultura da Universidade Federal de Lavras, com duração de 465 dias, sendo 180 dias de adaptação e 285 dias de experimento. O ensaio experimental foi conduzido em um laboratório de recirculação de água, provido com 16 caixas d'água, com capacidade de 500 litros. Este sistema era composto por biofiltro, sonda pt 100, controlador de temperatura (N540) e uma bomba (1/3 CV).

Foram adquiridos 96 juvenis de Serrasalmideos de duas pisciculturas comerciais do estado de São Paulo, sendo informado pelos fornecedores que havia 12 juvenis (30 dias de idade) de cada um dos seguintes grupos genéticos (espécies e seus híbridos): pacu, pirapitinga, tambaqui, patinga (♀pacu x ♂pirapitinga), paqui (♀pacu x ♂tambaqui), piraqui (♀pirapitinga x ♂tambaqui), tambacu (♀tambaqui x ♂pacu) e tambatinga (♀tambaqui x ♂pirapitinga).

Os animais foram distribuídos aleatoriamente nas 16 caixas d'água do sistema de recirculação, sendo duas caixas por grupo genético em uma densidade de seis animais por caixa. O sistema de recirculação foi controlado para que houvesse três renovações totais a cada hora e a temperatura mantida a 28°C durante todo o período experimental. Os animais foram alimentados *ad libitum* com ração comercial com 32% de proteína bruta, ofertada três vezes ao dia (8, 12 e 16 horas) até atingirem 100 gramas de peso vivo e duas vezes ao dia (8 e 14 horas) após esta

faixa de peso. O oxigênio dissolvido foi monitorado diariamente e a amônia, nitrito, nitrato e pH a cada três dias. Aos 180 dias de idade os animais foram contabilizados dentro das caixas, sendo estes valores utilizados como efeito fixo no modelo estatístico.

## **2.2 Avaliação morfométrica**

Ao final do período experimental, os animais foram anestesiados com benzocaína (60mg/L), pesados e submetidos às seguintes análises morfométricas:

- a) comprimento padrão (CP): compreendido entre a extremidade anterior da cabeça e a inserção da nadadeira caudal;
- b) comprimento de cabeça (CC): compreendido entre a extremidade anterior da cabeça e a borda caudal do opérculo;
- c) altura do corpo medida à frente do 1º raio das nadadeiras dorsal (AC);
- d) largura do corpo tomada na região do 1º raio das nadadeiras dorsal (LC).

## **2.3 Análise molecular**

Para verificar a que grupo pertence cada animal, amostras de nadadeiras foram coletadas e fixadas em álcool 100% e, posteriormente, foram utilizados os métodos de extração e purificação do DNA total baseados no kit comercial “Wizard Genomic DNA Purification Kit -

Promega”. Em seguida, para as análises de identificação molecular das amostras, foram utilizadas as técnicas de PCR-Multiplex e PCR-RFLP, padronizadas conforme protocolos desenvolvidos pelo Laboratório de Genética de Peixes da UNESP de Bauru. Foram utilizados os marcadores moleculares descritos em Hashimoto et al. (2011), por meio dos genes nucleares RAG2 (recombination activating gene) e  $\alpha$ -tropomiosina (TROP), e genes mitocondriais COI (Cytochrome C Oxidase subunit I) e CYTB (Cytochrome b). As sequências dos *primers*, enzimas de restrição e condições das reações foram as mesmas de Hashimoto et al. (2011). Além disso, para identificação de híbridos avançados, foram também utilizados outros dois marcadores de SNPs (*single nucleotide polymorphisms*) de genes nucleares obtidos por sequenciamento de nova geração (HASHIMOTO et al. em preparação).

## 2.4 Análise dos dados

A análise molecular foi realizada através da visualização de diferentes tamanhos de fragmentos diagnósticos de DNA, espécie específico, em gel de eletroforese (HASHIMOTO et al., 2011). Foi possível evidenciar cinco grupos genéticos (três espécies puras e dois híbridos) e também híbridos avançados pós F1 (Tabela 1). Assim não foi considerado o efeito do recíproco no modelo.

Dessa forma foi considerada a informação da composição genética dos animais obtida pela análise molecular, sendo utilizado o modelo misto de mistura de distribuições normais para imputar as matrizes de incidência dos efeitos aleatórios (capacidade geral de combinação - CGC

e capacidade específica de combinação - CEC) dos animais considerados híbridos avançados pela análise molecular.

A função de verossimilhança completa pode ser descrita da seguinte forma:

$$L(\theta|Y) = \prod_{j=1}^N p(y_j|\theta)$$

em que,  $\theta = (\mu, I\sigma_g^2 + \text{variância do erro})$  é o vetor de parâmetros do modelo.

O modelo misto de mistura de distribuições normais utilizado considerou  $g$  os grupos genéticos ( $g = 1, 2, \dots, 6$ ),  $\pi_g$  a maximização das proporções (priori de um determinado animal pertença a um certo grupo),  $\mu_g$  o vetor de médias e  $\sigma_g^2$  o vetor de variância, sendo considerada variância comum a todos ( $\sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma_3^2 = \sigma_4^2 = \sigma_5^2 = \sigma_6^2$ ). A verossimilhança para os dados é representada pela seguinte expressão:

$$L(\theta|y) = \underbrace{\prod_{j=1}^k p(y_j|\theta)}_{\text{Full model}} \underbrace{\prod_{i=k+1}^n \left( \sum_{g=1}^l \pi_g (y_j | \mu_g, \sigma_g^2) \right)}_{\text{missing information}}.$$

Sendo  $\pi_g (\pi_1, \dots, \pi_6) = \frac{1}{6}$ , ou seja, dado o pedigree não observado do  $i$ -ésimo indivíduo a propabilidade a priori de ele pertencer a qualquer um

dos cruzamentos é  $1/6$ ,  $\mu_g = (\mu_1, \dots, \mu_6)$  representa a CEC do  $g$ -ésimo cruzamento com  $\sigma_g^2$ .

Os valores observados foram agrupados nos produtórios em que o contador varia de  $j$  até  $k$ . Os dados faltantes foram agrupados no contador que varia de  $i$  até  $n$ , sendo  $i=k+1$ . A esperança de a  $j$ -ésima observação pertencer ao grupo  $g$  é dada pela probabilidade condicional de  $y_j$  dado o grupo e seus parâmetros, normalizada pela soma das probabilidades de  $y_j$ , sendo, portanto, uma variável multinomial:

$$\hat{z}_{gj} = E[z_{gj}] = \frac{\pi_g(y_j | \mu_g, \sigma_g^2)}{\sum_{i=1}^k \pi_i(y_j | \mu_i, \sigma_i^2)}$$

O vetor médio de cada grupo ( $g$ ), ou seja, a média dos dados para todas as observações, ponderadas pelas probabilidades do grupo, foi estimada por:

$$\mu_g = \frac{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj} y_j}{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj}}$$

Assim, o modelo linear misto utilizado pode ser descrito por:

$$Y = X\beta + E[Z_1]\alpha_1 + E[Z_2]d + \varepsilon$$

Assumiu-se que os resíduos das variáveis estudadas possuem distribuição normal, não são correlacionados e apresentam homogeneidade de variância, sendo utilizado um programa construído no

PROC IML do SAS (SAS, INC) para realizaçãodas análises descritas anteriormente.

Utilizou-se a matriz de incidência da CGC da variável peso corporal das observações imputadas, agrupando os animais com segregações similares. O teste de razão de verossimilhança foi realizado para verificar se a frequência observada difere da esperada de acordo com o tipo de cruzamento observado, como animais puros, irmãos completos, meio irmãos, entre outros. A verificação da concordância entre a composição genética dos animais imputados pelos modelos mistos de mistura para cada característica, e entre estas e a composição genética informada pelos produtores foi realizada através da correlação de Pearson utilizando-se o teste de Mantel, por meio do pacote Vegan version 2.0-10 (OKSANEN et al., 2013) e o programa computacional R version 3.1.0 (R CORE TEAM, 2014).

### 3 RESULTADOS

Após o período de adaptação, verificou-se que não houve mortalidade dos animais e os parâmetros de qualidade de água estiveram dentro dos níveis adequados para produção, de acordo com os limites recomendados pela Resolução n ° 357, de 2005, Conselho Nacional do Meio Ambiente - CONAMA (BRASIL, 2005).

Através da análise molecular, observou-se que houve alta taxa de erro (51,13%) dos produtores na identificação da composição genética dos animais, sendo verificado que todos os animais puros (Pacu, Pirapitinga e Tambaqui) e o híbrido Paqui foram corretamente classificados (Tabela 1). Os híbridos Patinga, Piraqui, Tambatinga e Tambacu foram classificados erroneamente pelos produtores segundo as análises moleculares. De acordo com essa análise, sete híbridos Patinga foram identificados como Pacu e os outros cinco foram classificados como híbridos avançados, não sendo possível a identificação da composição genética via marcadores. O mesmo ocorreu em onze híbridos Piraqui, oito tambatingas e um Paqui que também foram identificados híbridos avançados. Os Tambacus foram identificados como Piracu e uma Tambatinga foi identificada como Paqui.

Tabela 1 Classificação e quantidade de Serrasalmideos de acordo com a identificação dos produtores e análise molecular, e nível de acerto da classificação dos animais pelos produtores (%)

Classificação		Acerto pelos produtores (%)
Produtores (número de animais)	Molecular (número de animais)	
Pacu (10)	Pacu (10)	100,00
Patinga (12)	Pacu (7) e HPF1 (5)	58,33
Paqui (11)	Paqui (11)	100,00
Pirapitinga (11)	Pirapitinga (12)	100,00
Piraqui (12)	Paqui (1) e HPF1 (11)	0,00
Tambaqui (8)	Tambaqui (7) e HPF1 (1)	87,50
Tambatinga (9)	Paqui (1) e HPF1 (8)	0,00
Tambacu (10)	Piracu (7) e HPF1 (3)	0,00

HPF1 – híbridos avançados (híbridos pós-F1)

No que concerne às informações dadas pelos produtores sobre a composição genética dos animais e a imputada pelo modelo de mistura para as características avaliadas, observou-se que a composição genética dos animais informada pelos produtores apresentou correlação significativa apenas com a composição genética imputada para o comprimento de cabeça. Mostrando que há uma baixa coerência entre a composição genética imputada para as características avaliadas e a informada pelos produtores (Tabela 2). Verificou-se ainda correlação significativa e positiva entre as composições genéticas obtidas pela imputação, sendo que 40% das correlações foram moderadas ( $0,3 \leq r \leq 0,7$ ) e 60% foram altas ( $r > 0,7$ ), indicando concordância na imputação da composição genética dos animais para as diferentes variáveis utilizadas.

Tabela 2 Correlação de Pearson utilizando o teste de Mantel entre a matriz da composição genética dos animais informada pelos produtores (PRO) e as matrizes imputadas para cada característica (CP, CC, AC, LC, Peso)

Variáveis	CP	CC	AC	LC	PRO
Peso	0,88*	0,69*	0,86*	0,76*	0,02
CP	-	0,57*	0,75*	0,81*	0,05
CC	-	-	0,73*	0,50*	0,34*
AC	-	-	-	0,64*	0,08
LD	-	-	-	-	0,11

CP: comprimento padrão; CC: comprimento de cabeça; AC: altura corporal; LC: largura corporal; PRO: produtores; \*(P<0,05)

Na Figura 1 está apresentada a relação dos animais utilizados neste experimento com os genitores. Os animais foram identificados de 1 até 83, sendo que até a numeração 55 foi considerada a análise molecular para montar a relação dos animais com seus genitores, e acima de 55 foi utilizada a informação imputada pelo modelo misto de mistura.

A maioria dos peixes que tiveram sua composição genética imputada apresentou alta probabilidade de pertencer a genótipo conhecido. Essa probabilidade é calculada com base em

$$\hat{z}_{gj} = E[z_{gj}] = \frac{\pi_g(y_j | \mu_g, \sigma_g^2)}{\sum_{i=1}^k \pi_i(y_j | \mu_i, \sigma_i^2)} \text{ (Figura 1).}$$

Constatou-se que três animais com composição genética imputada apresentaram alta probabilidade de ser tambaqui e que um animal, com composição genética imputada, possui alta probabilidade de ser híbrido simples entre pacu e pirapitinga e que um animal possui alta probabilidade de ser híbrido com sua composição genética com ¼ de pirapitinga e ¾ de tambaqui (Tabela 3).

Os animais identificados com os números 58, 59, 65 e 76 que estão de cor branca foram alocados com baixa probabilidade de pertencerem ao acasalamento de pacu com pirapitinga, visto que possuem probabilidade abaixo de 90%. Dessa forma, não se pode afirmar que estes animais pertencem a este cruzamento.

Pelo teste de razão de verossimilhança, realizado sobre os valores obtidos com a imputação, foram observados os seguintes genótipos: dois híbridos simples de Pirapitinga e Tambaqui, treze animais tricross ( $\frac{1}{4}$  Pacu +  $\frac{1}{4}$  Tambaqui e  $\frac{1}{2}$  Pirapitinga) e quatro híbridos de Pacu com Pirapitinga, retrocruzado com Pacu ( $\frac{3}{4}$  Pacu +  $\frac{1}{4}$  Pirapitinga) (Tabela 3).

Tabela 3 Teste de razão de verossimilhança (TRV) para os genótipos imputados

Quantidade	Genótipo			TRV
	Pacu	Pirapitinga	Tambaqui	p-value
3	-	-	100	-
1	50	50	-	-
2	-	50	50	0,55
13	25	50	25	0,28
4	75	25	-	0,60
1	-	25	75	-

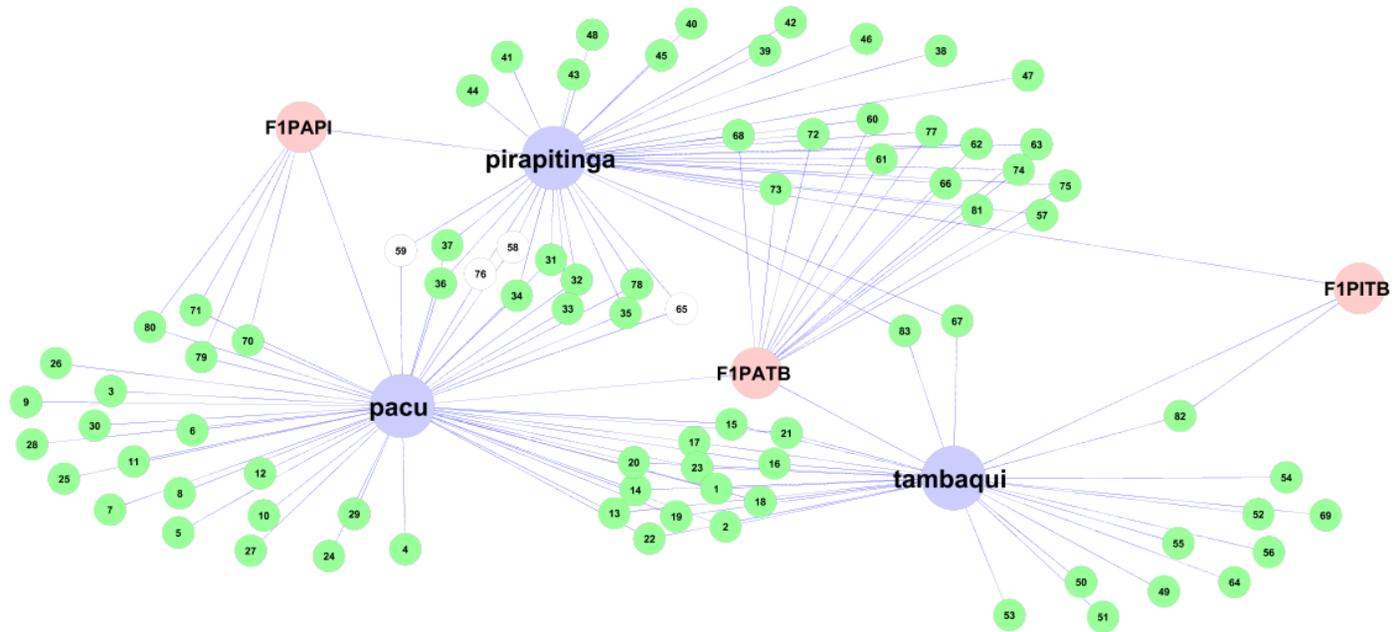


Figura 1 Relação dos animais com os genitores. F1PAPI: híbrido simples de Pacu e Pirapitinga. F1PATB: híbrido simples de Pacu e Tambaqui. F1PITB: híbrido simples de Pirapitinga e Tambaqui. Animais em verde apresentam probabilidade acima de 90% de pertencerem ao acasalamento/cruzamento em questão e em branco, probabilidade abaixo de 90%

#### 4 DISCUSSÃO

A dificuldade na classificação de Serrasalmideos puros e seushíbridos interespecíficos também foi relatada por Gomes et al. (2012) e Hashimoto et al. (2014), que observaram alta taxa de erro na classificação de animais adquiridos em pisciculturas comerciais no Brasil. Hashimoto et al. (2014) relataram por meio de multiplex-PCR e PCR-RFLP, que juvenis de Pacu, Tambaqui e Tambatinga vêm sendo comercializados erroneamente como tambacu nos estados de Minas Gerais, São Paulo e Sergipe. O Tambaqui também vem sendo comercializado como Tambacu nos estados do Pará e no Piauí, e também como tambatinga no Pará (GOMES et al., 2012).

Gomes et al.(2012) relataram que pisciculturas do estado do Pará e do Piauí estão comercializando o Tambaqui erroneamente, sendo que estes são na realidade Tambacu e Tambatinga. Os mesmos autores também constataram que o Tambaqui também vem sendo comercializado como Tambacu no estado do Pará. Assim, animais híbridos são negociados no Brasil como espécies puras ou outros tipos de híbridos interespecíficos. Em Pintado *Pseudoplatystoma corruscans* e Cachara *Pseudoplatystoma reticulatum*, também tem sido observado por meio de marcadores moleculares que a visualização morfológica não tem sido eficiente, sendo encontrados em pisciculturas peixes híbridos pós-F1 como reprodutores (HASHIMOTO et al., 2013). Em espécies de peixes exóticas como Tilápia e Carpa, também vêm ocorrendo equívocos na classificação, sendo utilizados animais híbridos como reprodutores (MAIR, 2007; MIA et al., 2005). Dessa forma, a identificação da

composição genética de grande parte dos animais apenas pela visualização morfológica, que é o meio que os produtores utilizam, não tem se mostrado ser eficiente.

Estudos recentes utilizando marcadores moleculares sugerem um número mínimo de quatro marcadores nucleares para identificar corretamente animais híbridos quando ocorre hibridação introgressiva (BOECKLEN; HOWARD, 1997; HASHIMOTO et al., 2014; SANZ et al., 2009). Testes utilizando diferentes números de marcadores demonstraram que a variação em relação ao número de marcadores está diretamente relacionada com a diferenciação entre os loci entre as espécies parentais (BOHLING; ADAMS; WAITS, 2013; SANZ et al., 2009), ou seja, quanto maior a diferença, um menor número de marcadores é requerido nas análises. Isto é confirmado no presente trabalho onde os marcadores foram 100% fixos entre as espécies e úteis para detectar mesmo a hibridação introgressiva.

O modelo de mistura misto mostrou-se uma técnica aplicável e complementar aos dados moleculares para inferir sobre a composição genética dos animais quando a abordagem molecular foi pouco informativa, pois onde a análise molecular classifica ou como pós-F1, foi possível alocar esses indivíduos com alta probabilidade nos grupos pós F1. Além disso, as imputações foram altamente concordantes para os diferentes tipos de caracteres (correlação média de 0,72). Esta alta concordância dos resultados entre várias características atesta e comprova a efetividade da estratégia de imputação adotada, mostrando alta repetibilidade na alocação dos animais nos grupos. Dessa forma, a aplicação de modelos mistos de misturas agrega maior confiabilidade na

descrição de animais cuja composição genética é desconhecida, sendo mais confiável que a utilização da visualização morfológica apenas.

A ausência de correlação entre a matriz de composição genética informada pelos produtores e a imputada para a maioria das características já era esperada devido à alta taxa de erro na classificação da composição genética dos animais pelo produtor, ou seja, a dificuldade de o produtor identificar de forma correta indivíduos híbridos. A presença de correlação significativa de moderada a alta entre as composições genéticas imputadas dos animais entre as características avaliadas pode ser explicada pelo fato de estas características serem correlacionadas em peixes (MELO et al., 2013; REIS NETO et al., 2012).

Com relação à classificação dos animais que tiveram a sua composição genética imputada pelo modelo de mistura, foi observado que parte desses animais apresentaram alta probabilidade de serem híbridos tricross ou retrocruzado. Em alguns trabalhos também foi relatado que híbridos de peixes da família Serrasalmeidos são férteis, como o Tambacu (♀ Tambaqui x ♂ Pacu), Tambatinga (♀ Tambaqui x ♂ Pirapitinga), Patinga (♀ Pacu x ♂ Pirapitinga) (ALMEIDA-TOLEDO et al., 1996; HASHIMOTO et al., 2014; MARTINO, 2002). A presença de híbridos férteis é um fato preocupante do ponto de vista biológico, pois pode ser uma ameaça para as espécies puras se eles chegarem aos estoques naturais por fuga ou por erro de manejo, visto que apresentam maior variabilidade genética, o que aumenta a sua facilidade de adaptação em ambientes diversos (HASHIMOTO et al., 2014; PORTO-FORESTI et al., 2013).

A imputação indicou que dois animais tiveram probabilidade de ser Tambaqui. Pela análise molecular, estes animais foram classificados como híbridos avançados; assim, estes animais podem ser oriundos de um cruzamento absorvente em estágio avançado de Tambaqui com outra ou mais espécies. A imputação de um híbrido de Pacu com Pirapitinga e dois híbridos simples de Pirapitinga com Tambaqui pode ser devido ao acasalamento de híbridos  $F_1$ ; assim, os animais apresentam a mesma composição genética que os híbridos simples.

Os resultados da diferenciação das espécies parentais e seus respectivos híbridos mostraram que o uso em conjunto de diferentes técnicas pode ser considerado excelente ferramentas, fornecendo subsídios para caracterização de outros produtos híbridos atualmente produzidos nas pisciculturas brasileiras. Contudo, os modelos de misturas requerem alguns dados como treinamento e aprendizado – pedigree de alguns materiais conhecidos ou estimados. Por outro lado, técnicas moleculares nem sempre são disponíveis. Assim, a combinação dessas duas estratégias é de grande potencial na identificação de cruzamentos não identificados.

## **5 CONCLUSÕES**

O modelo misto de mistura finita mostrou ser uma técnica útil na imputação da composição genética em espécie de peixes da família Serrasalmideos com parentesco desconhecido, pois a maioria dos animais que teve sua composição genética imputada apresentou alta probabilidade de pertencer a genótipos conhecidos. Para maior confiabilidade, sugere-se a validação do modelo com dados reais onde a composição genética dos animais é conhecida e verificado se os animais estão sendo agrupados corretamente.

## ASCRIBING OF GENETIC PARENTAGE IN SERRASALMIDAE

### ABSTRACT

This work was conducted with the objective of ascribing the genetic composition for missing pedigree data of Serrasalmidae based on body weight and morphometric measurements. We acquired 96 juveniles from two commercial fish farms, with 12 originated from each of the following genetic groups: pacu, pirapitinga, tambaqui, tambacu, tambatinga, patinga, paqui and piraqui. The animals were randomly distributed into 16 water tanks in a water recirculation system, using two tanks per genetic group, in a density of six animals per tank, in which they were reared until 495 days of age. The juveniles were weighed and submitted to morphometric analysis. To confirm the identity of the animals, we used two nuclear and one mitochondrial markers. For the animals considered advanced hybrids (post-F1) by the molecular analysis, we used the mixed models methodology with mixture of the normal distributions to ascribe the parentage of the animals based on body weight and morphometric measures. We used methodology proposed by Griffing (1956a), considering the mixed model in which the environmental effects were estimated by means of EBLUE and the genetic effects were considered as random, obtaining the EBLUP of the general and specific combination effects. To verify the agreement of the genetic composition of the animals obtained for the evaluated traits and between these and that informed by the producer, Pearson correlation was performed using the Mantel test. The molecular analysis showed that the producer was correct on only 48% of the identities of the animals, finding 27 other advanced hybrids. There was correlation between the genetic composition of the animals obtained in the study for all evaluated traits, indicating repeatability. The genetic composition informed by the producers presented no correlation to those obtained in the study, with the exception of head length.

Keywords: *Colossoma macropomum*. Improvement. Mixture model. Round fish. *Piaractus brachypomum*. *Piaractus mesopotamicus*.

## REFERÊNCIAS

ABD-ALMAGGED, W.; DAVIS, L. Density estimation using mixtures of mixtures of gaussians. **Lecture Notes in Computer Science**, Berlin, v. 3954, p. 410-422, 2006.

ALMEIDA-TOLEDO, L. F. et al. Gynogenetic fish produced by a backcross involving a male hybrid (female *Colossoma macropomum* x male *Piaractus mesopotamicus*) and a female *Piaractus mesopotamicus*. **Boletim Técnico CEPTA**, Pirassununga, v. 9, p. 31-37, 1996.

BOECKLEN, W. J.; HOWARD, D. J. Genetic analysis of hybrid zones: numbers of markers and power of resolution. **Ecology**, Durham, v. 78, n. 8, p. 2611-2616, Dec. 1997.

BOHLING, J. H.; ADAMS, J. R.; WAITS, L. P. Evaluating the ability of Bayesian clustering methods to detect hybridization and introgression using an empirical red wolf data set. **Molecular Ecology**, Dordrecht, v. 22, n. 1, p. 74-86, 2013.

BRASIL. Resolução CONAMA nº 357, de 17 de março de 2005. Dispõe sobre a classificação dos corpos de água e diretrizes ambientais para o seu enquadramento, bem como estabelece as condições e padrões de lançamento de efluentes, e dá outras providências. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Brasília, n. 53, p. 58-63, 18 mar. 2005. Seção 1.

BRASIL. Ministério da Pesca e Aquicultura. **Boletim estatístico da pesca e aquicultura do Brasil**. Brasília, 2012. 128 p.

CASTANEDO, O. D.; ESPINOSA, D. A. M. Desempeño de los sistemas acuícolas de recirculación en el cultivo intensivo del Pacú *Piaractus mesopotamicus* (Characiformes: Characidae). **Revista de Biología Tropical**, San José, v. 60, n. 1, p. 381-391, mar. 2012.

DELALLEAU, O.; COURVILLE, A.; BENGIO, Y. **Efficient EM training of gaussian mixtures with missing data**. Disponível em: <<http://arxiv.org/pdf/1209.0521.pdf>>. Acesso em: 10 dez. 2012.

DEMPSTER, A. P. et al. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. **Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)**, London, v. 1, p. 1-38, 1977.

EIROLA, E. et al. Mixture of Gaussians for distance estimation with missing data. **Neurocomputing**, New York, v. 131, p. 32-42, May 2014.

FAUSTINO, F. et al. Structural and ultrastructural characterization of the embryonic development of *Pseudoplatystoma* spp. hybrids. **The International Journal of Developmental Biology**, Washington, v. 54, n. 4, p. 723-730, 2010.

GHAHRAMANI, Z.; JORDAN, M. I. **Learning from incomplete data**: technical report. Cambridge: MIT Center for Biological and Computational Learning, 1994. 11 p.

GOMES, F. et al. Innovative molecular approach to the identification of the tambaqui (*Colossoma macropomum*) and its hybrids, the tambacu and the tambatinga. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 84, n. 2, p. 89-97, jun. 2012.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Science**, East Melbourne, v. 9, n. 4, p. 463-493, 1956.

HASHIMOTO, D. T. et al. Molecular diagnostic methods for identifying Serrasalmid fish (Pacu, Pirapitinga, and Tambaqui) and their hybrids in the Brazilian aquaculture industry. **Aquaculture**, Amsterdam, v.321, n. 1/2, p. 49-53, Nov. 2011.

HASHIMOTO, D. T. et al. Detection of post-F1 fish hybrids in broodstock using molecular markers: approaches for genetic management in aquaculture. **Aquaculture Research**, Oxford, v. 44, n. 6, p. 876-884, 2013.

HASHIMOTO, D. T. et al. Genetic identification of F1 and Post-F1 Serrasalmid Juvenile Hybrids in Brazilian aquaculture. **Plos One**, San Francisco, v. 9, Mar. 2014. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0089902>>. Acesso em: 10 dez. 2014.

HISANO, H. et al. Hybrid sorubim viscera protein concentrate in the diets for barred sorubim. **Boletim do Instituto de Pesca**, São Paulo, v. 39, n. 1, p. 37-44, 2013.

JANG, K. et al. Lip localization based on active shape model and gaussian mixture model. **Lecture Notes in Computer Science**, Berlin, v. 4319, p. 1049-1058, 2006.

LIN, T. I.; LEE, J. C.; HO, H. J. On fast supervised learning for normal mixture models with missing information. **Pattern Recognition**, Amsterdam, v. 39, n. 6, p. 1177-1187, June 2006.

LUCA, G.; ZUCCOLOTTO, P. Finite and infinite mixtures for financial durations. **International Journal of Statistics**, New Delhi, v. 51, n. 3, p. 431-455, 2003.

MAIR, G. C. Genetics and breeding in seed supply for inland aquaculture. In: BONDAD-REANTASO, M. G. (Ed.). **Assessment of freshwater fish seed resources for sustainable aquaculture**. Rome: FAO, 2007. p. 519-548. (FAO Fisheries Technical Paper, 501).

MARTINO, G. Retrocruce de hembras híbridas (F1) (*Colossoma macropomun* x *Piaractus brachypomus*) con machos de las especies parentales. In: CONGRESO IBEROAMERICANO VIRTUAL DE ACUICULTURA, 1., 2002, Caracas. **Anales...** Caracas: CIVA, 2002. Disponível em: <<http://www.civa2002.org>>. Acesso em: 5 abr. 2012.

MELO, C. C. V. et al. Direct and indirect effects of measures and reasons morphometric on the body yield of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, Maringá, v. 35, n. 4, p. 357-363, Oct./Dec. 2013.

MIA, M. Y. et al. Detection of hybridization between Chinese carp species (*Hypophthalmichthys molitrix* and *Aristichthys nobilis*) in hatchery broodstock in Bangladesh, using DNA microsatellite loci. **Aquaculture**, Amsterdam, v.247, n. 1/4, p. 267-273, June 2005.

OKSANEN, J. et al. **Vegan**: community ecology package. R Package Version 2.0-10. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 10 dez. 2013.

PORTO-FORESTI, F. et al. Genetic markers for the identification of hybrids among catfish species of the family Pimelodidae. **Journal of Applied Ichthyology**, Berlin, v. 29, p. 643-647, 2013.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2014. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 10 out. 2014.

REIS NETO, R. V. et al. Interrelationships between morphometric variables and rounded fish body yields evaluated by path analysis. **Brazilian Journal of Animal Science**, Brasília, v. 41, n. 7, p. 1576-1582, July 2012.

SANZ, N. et al. Efficiency of markers and methods for detecting hybrids and introgression in stocked populations. **Conservation Genetics**, Berlin, v. 10, n. 1, p. 225-236, 2009.

STEELE, R. J.; WANG, N.; RAFTERY, A. E. Inference from multiple imputation for missing data using mixtures of normals. **Statistical Methodology**, Oxford, v. 7, n. 3, p. 351-365, May 2010.

**ARTIGO 2 Predição das capacidades combinatórias em serrasalmideos**

**Artigo Normalizado de acordo com a NBR 6022 (ABNT, 2003), conforme  
instrução do Manual de Normalização da UFLA.**

## RESUMO

Este trabalho foi realizado com o objetivo de prever as capacidades combinatórias, geral e específica, para características de desempenho e de rendimentos corporais em Serrasalmideos. Foram adquiridos de duas pisciculturas comerciais 96 juvenis, sendo 12 de cada um dos seguintes grupos genéticos: pacu, pirapitinga, tambaqui, tambacu, tambatinga, patinga, paqui e piraqui. Os animais foram distribuídos aleatoriamente em 16 caixas d'água (500 litros) em um sistema de recirculação de água (28°C), onde foram cultivados até 495 dias de idade, sendo pesados, submetidos à análise morfométrica e processados para obtenção dos rendimentos corporais. Para confirmar a identidade dos animais, foram utilizados dois marcadores nucleares e um mitocondrial. As predições das capacidades combinatórias das variáveis analisadas foram obtidas utilizando a metodologia de modelos mistos com mistura de distribuições normais para imputar as capacidades combinatórias dos animais considerados híbridos avançados pela análise molecular. As capacidades de combinações foram obtidas utilizando-se a metodologia proposta por Griffing (1956a), considerando o modelo misto onde os efeitos ambientais foram estimados através dos EBLUE e os efeitos genéticos foram consideradas como aleatórios, sendo obtidos os EBLUP dos efeitos gerais e específicos de combinações. O tambaqui apresentou maiores CGC e CEC para a maioria das variáveis analisadas, sendo dessa forma, o grupo genético mais importante. A CGC mostrou-se mais importante que a CEC para todas as variáveis analisadas.

Palavras-chave: *Colossoma macropomum*. Melhoramento. Peixes redondos. *Piaractus brachypomum*. *Piaractus mesopotamicus*.

## 1 INTRODUÇÃO

No Brasil a tilapicultura tem dominado o mercado da aquicultura continental devido aos avanços em sua tecnologia de produção (MELO et al., 2013; VERAS et al., 2014). Por outro lado, estudos recentes sobre as espécies nativas e alguns híbridos demonstram alto potencial produtivo (HASHIMOTO et al., 2013; REIS NETO et al., 2012a). Dentre as espécies nativas, os representantes da família Serrasalmideos, ou seja, o pacu *Piaractus mesopotamicus*, apirapitinga *Piaractus brachypomus* e o tambaqui *Colossoma macropomum*, além de seus híbridos interespecíficos, são os peixes nativos com a maior produção na aquicultura brasileira (BRASIL, 2012).

Devido à falta de programas de melhoramento genético em Serrasalmideos, a hibridização vem sendo realizada de forma desordenada em pisciculturas brasileiras, com objetivo de explorar a heterose para características de desempenho e de qualidade de carcaça (HASHIMOTO et al., 2011; REIS NETO et al., 2012a).

Uma forma de avaliar o cruzamento entre espécies é por meio da análise dialélica. Através desta análise é possível estimar parâmetros genéticos úteis na seleção de genitores para a hibridação e no entendimento da natureza e magnitude dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres. Neste tipo de análise é quantificada a variabilidade genética do caráter de interesse, avaliando a capacidade geral de combinação dos genitores e a capacidade específica (GARDNER; EBERHART, 1966; GRIFFING, 1956a, 1956b).

A capacidade geral de combinação (CGC) representa o desempenho médio em cruzamento das linhas utilizadas nas combinações permitindo identificar os genitores com capacidade para transmitir caracteres desejáveis à descendência, ou seja, proporcionam informações sobre a magnitude dos efeitos gênicos aditivos e são de utilidade na indicação de genitores a serem usados em programas de melhoramento. Quanto mais altas forem essas estimativas, maiores as chances de determinado genitor ser considerado superior aos demais incluídos no dialelo, e, se próximas de zero, seu comportamento não difere da média geral dos cruzamentos. Portanto, genitores com estimativas de CGC altas e positivas são os que mais contribuem para o aumento da expressão do caráter, enquanto valores negativos contribuem para a redução da expressão (GRIFFING, 1956a, 1956b; HAYMAN, 1957).

Já a capacidade específica de combinação (CEC) refere-se aos casos em que as combinações apresentam desempenho acima ou abaixo do esperado com base no desempenho médio dos grupos genéticos envolvidos, possibilitando conhecer combinações específicas superiores e inferiores. É na CEC que são medidos os efeitos gênicos não aditivos e indica a existência ou não de dominância unidirecional, epistasia e heterose (GRIFFING, 1956a, 1956b; HAYMAN, 1957), sendo que a heterose depende simultaneamente da presença de dominância alélica e divergência genética entre os materiais cruzados. A combinação mais favorável (de maior valor genotípico total) apresenta maior (positiva) ou menor (negativa) estimativa de CEC dependendo do caractere, e geralmente é resultante de um cruzamento em que pelo menos um dos genitores apresente elevada CGC (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO,

2012). Quando um grupo genético apresenta valores baixos de CEC para uma determinada característica, sendo que o desejável seria valores altos, significa que o grupo genético formado pelos parentais em questão comporta-se como esperado com base na CGC dos parentais (GRIFFING, 1956a, 1956b; HAYMAN, 1957).

As características de interesse zootécnico advindas da produção de híbridos envolvendo o cruzamento entre pacu, pirapitinga e tambaqui ainda não foram devidamente estudadas, assim, os produtores vêm realizando esta prática sem orientação e de forma desordenada (HASHIMOTO et al., 2014). Portanto, este trabalho foi realizado com o objetivo de predizer as capacidades combinatórias (geral e específica) para as características desempenho, morfométricas e para os pesos e rendimentos dos produtos gerados com o processamento em Serrasalmideos.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Instalações, material biológico e manejo

Os dados utilizados são oriundos de um experimento realizado na Estação de Piscicultura da Universidade Federal de Lavras, com duração de 465 dias, sendo 180 dias de adaptação e 285 dias de experimento. O ensaio experimental foi conduzido em um laboratório de recirculação de água, provido com 16 caixas d'água, com capacidade de 500 litros. Este sistema é composto por biofiltro, sonda pt 100, controlador de temperatura (N540) e uma bomba (1/3 CV da somar).

Foram adquiridos 96 juvenis de Serrasalmideos de duas pisciculturas comerciais do estado de São Paulo, sendo informado pelos fornecedores que havia 12 juvenis (30 dias de idade) de cada um dos seguintes grupos genéticos (espécies e seus híbridos): pacu, pirapitinga, tambaqui, patinga (♀pacu x ♂pirapitinga), paqui (♀pacu x ♂tambaqui), piraqui (♀pirapitinga x ♂tambaqui), tambacu (♀tambaqui x ♂pacu) e tambatinga (♀tambaqui x ♂pirapitinga).

Os animais foram distribuídos aleatoriamente nas 16 caixas d'água do sistema de recirculação, sendo duas caixas por grupo genético em uma densidade de seis animais por caixa. O sistema de recirculação foi controlado para que houvesse três renovações totais a cada hora e a temperatura mantida a 28°C durante todo o período experimental. Os animais foram alimentados *ad libitum* com ração comercial com 32% de proteína bruta, ofertada três vezes ao dia até atingirem 100 gramas de peso vivo (8, 12 e 16 horas) e duas vezes ao dia após esta faixa de peso (8

e 14 horas). O oxigênio dissolvido foi monitorado diariamente e a amônia, nitrito, nitrato e pH a cada três dias. Aos 180 dias de idade os animais foram pesados e contabilizados dentro das caixas, sendo estes valores utilizados como efeito fixo no modelo estatístico.

## **2.2 Avaliação morfométrica**

No final do período experimental, os animais foram eutanasiados conforme proposto por Pedrazzani et al. (2009), pesados e submetidos às seguintes análises morfométricas:

- a) comprimento padrão (CP): compreendido entre a extremidade anterior da cabeça e a inserção da nadadeira caudal;
- b) comprimento de cabeça (CC): compreendido entre a extremidade anterior da cabeça e a borda caudal do opérculo;
- c) altura do corpo medida à frente do 1º raio das nadadeiras dorsal (AC);
- d) largura do corpo tomada na região do 1º raio das nadadeiras dorsal (LC).

## **2.3 Análise molecular**

Para verificar a que grupo pertence cada animal, amostras de nadadeiras foram coletadas e fixadas em álcool 100% e, posteriormente, foram utilizados os métodos de extração e purificação do DNA total baseados no kit comercial “Wizard Genomic DNA Purification Kit -

Promega”. Em seguida, para as análises de identificação molecular das amostras, foram utilizadas as técnicas de PCR-Multiplex e PCR-RFLP, padronizadas conforme protocolos desenvolvidos pelo Laboratório de Genética de Peixes da UNESP de Bauru. Foram utilizados os marcadores moleculares descritos em Hashimoto et al. (2011), por meio dos genes nucleares RAG2 (recombination activating gene) e  $\alpha$ -tropomiosina (TROP), e genes mitocondriais COI (Cytochrome C Oxidase subunit I) e CYTB (Cytochrome b). As sequências dos *primers*, enzimas de restrição e condições das reações foram as mesmas de Hashimoto et al. (2011). Além disso, para identificação de híbridos avançados, foram também utilizados outros dois marcadores de SNPs (*single nucleotide polymorphisms*) de genes nucleares obtidos por sequenciamento de nova geração (HASHIMOTO et al. em preparação).

#### **2.4 Abate e dissecação**

Para obtenção dos pesos das partes corporais, os peixes foram eviscerados, pesando-se a carcaça (PCAR). Em seguida, o couro foi retirado com auxílio de um alicate, no sentido crânio-caudal. Após a retirada do couro, seccionou-se por meio de cortes na linha após a extremidade caudal do opérculo, separando a cabeça do tronco. Com o uso de uma faca de filetagem, os filés foram separados da espinha e os produtos foram pesados, ou seja, couro (PCOU), cabeça (PCAB), tronco (PTRO), filé (PFIL) e resíduo (espinha - PRES), sendo estes pesados e calculados seus rendimentos em relação ao peso corporal.

## 2.5 Análise dos dados

A análise molecular foi realizada através da visualização de diferentes tamanhos de fragmentos diagnósticos de DNA, espécie específico, em gel de eletroforese (HASHIMOTO et al., 2011). Foi possível evidenciar cinco grupos genéticos (três espécies puras e dois híbridos) e também híbridos avançados pós F1 (Tabela 1). Assim não foi considerado o efeito do recíproco no modelo.

Dessa forma, foi considerada a informação da composição genética dos animais obtida pela análise molecular, sendo utilizado o modelo misto de mistura de distribuições normais para imputar as matrizes de incidência dos efeitos aleatórios (capacidade geral de combinação - CGC e capacidade específica de combinação - CEC) dos animais considerados híbridos avançados pela análise molecular.

A função de verossimilhança completa pode ser descrita da seguinte forma:

$$L(\theta|Y) = \prod_{j=1}^N p(y_j|\theta)$$

em que,  $\theta = (\mu, I\sigma_g^2 + \text{variância do erro})$  é o vetor de parâmetros do modelo.

O modelo misto de mistura de distribuições normais utilizado considerou  $g$  os grupos genéticos ( $g = 1, 2, \dots, 6$ ),  $\pi_g$  a maximização das proporções (priori de um determinado animal pertença a um certo grupo),  $\mu_g$  o vetor de médias e  $\sigma_g^2$  o vetor de variância, sendo considerada

variância comum a todos ( $\sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma_3^2 = \sigma_4^2 = \sigma_5^2 = \sigma_6^2$ ). A verossimilhança para os dados é representada pela seguinte expressão:

$$L(\theta|y) = \underbrace{\prod_{j=1}^k p(y_j|\theta)}_{\text{Full model}} \underbrace{\prod_{i=k+1}^n \left( \sum_{g=1}^l \pi_g(y_j | \mu_g, \sigma_g^2) \right)}_{\text{missing information}}.$$

Sendo  $\pi_g (\pi_1, \dots, \pi_6) = \frac{1}{6}$ , ou seja, dado o pedigree não observado do  $i$ -ésimo indivíduo a propabilidade a priori de ele pertencer a qualquer um dos cruzamentos é  $1/6$ ,  $\mu_g = (\mu_1, \dots, \mu_6)$  representa a CEC do  $g$ -ésimo cruzamento com  $\sigma_g^2$ .

Os valores observados foram agrupados nos produtórios em que o contador varia de  $j$  até  $k$ . Os dados faltantes foram agrupados no contador que varia de  $i$  até  $n$ , sendo  $i=k+1$ . A esperança de a  $j$ -ésima observação pertencer ao grupo  $g$  é dada pela probabilidade condicional de  $y_j$  dado o grupo e seus parâmetros, normalizada pela soma das probabilidades de  $y_j$ , sendo, portanto, uma variável multinomial:

$$\hat{z}_{gj} = E[z_{gj}] = \frac{\pi_g(y_j | \mu_g, \sigma_g^2)}{\sum_{i=1}^k \pi_i(y_j | \mu_i, \sigma_i^2)}$$

O vetor médio de cada grupo ( $g$ ), ou seja, a média dos dados para todas as observações, ponderadas pelas probabilidades do grupo, foi estimada por:

$$\mu_g = \frac{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj} y_j}{\sum_{j=1}^N \hat{z}_{gj}}$$

Assim, o modelo linear misto utilizado pode ser descrito por:

$$Y = X\beta + E[Z_1]\alpha_1 + E[Z_2]d + \varepsilon$$

Assumiu-se que os resíduos das variáveis estudadas possuem distribuição normal, não são correlacionados e apresentam homogeneidade de variância, sendo utilizado um programa construído no PROC IML do SAS (SAS, INC) para realizaçãodas análises descritas anteriormente.

### **3 RESULTADOS**

Após o período de adaptação, verificou-se que não houve mortalidade dos animais e os parâmetros de qualidade de água estiveram dentro dos níveis adequados para produção, de acordo com os limites recomendados pela Resolução n ° 357, de 2005, Conselho Nacional do Meio Ambiente - CONAMA (BRASIL, 2005).

#### **3.1 Capacidade Geral de Combinação**

Em relação às predições das CGC, observou-se que tambaqui foi o grupo genético que apresentou os maiores valores de CGC (positivos) e o pacu os menores valores (negativos) para as características de desempenho (P180, P485 e GP), medidas morfométricas (CP, CC, AD e LD) e para o peso dos produtos gerados com o processamento (PCAB, PCAR, PCOU, PFIL, PTRO, PVIS e PRES) (Tabela 1). A pirapitinga obteve CGC com valores negativos para estas características, exceto para CP e LD que foram positivas próximas de zero.

Para os rendimentos dos produtos gerados com o processamento, verificou-se que o tambaqui apresentou maiores predições da CGC e a pirapitinga os menores para os rendimentos de cabeça (RCAB), couro (RCOU), vísceras (RVIS) e resíduo (RRES). Já para os demais rendimentos, ou seja, RCAR, RFIL e o RTRO, observou-se o inverso, ou seja, maiores predições de CGC para a pirapitinga e menores para o tambaqui. Verificou-se também que as predições das CGC dos grupos

Tabela 1 Predição dos efeitos da capacidade geral de combinação ( $g_i$ ) (erros-padrão) das variáveis estudadas

Características	Pacu	Pirapitinga	Tambaqui
Desempenho e Medidas morfométricas			
CP	-2,70 (1,65)	0,30 (1,626)	2,40 (1,64)
CC	-0,91 (0,64)	-0,30 (0,63)	1,19 (0,63)
AD	-1,30 (0,83)	-0,13 (0,82)	1,43 (0,82)
LD	-0,27 (0,18)	0,04 (0,17)	0,23 (0,17)
P180	-23,5 (24,5)	-23,0 (24,3)	46,4 (24,3)
P495	-233,1 (161,4)	-37,4 (159,3)	270,5 (159,9)
GP	-210,7 (143,6)	-17,0 (141,3)	227,8 (141,8)
Peso dos produtos gerados com o processamento			
PCAB	-40,4 (31,3)	-17,3 (31,0)	57,6 (31,0)
PCAR	-185,5 (129,6)	-33,6 (127,9)	219,1 (128,4)
PCOU	-15,5 (11,0)	-3,1 (10,8)	18,6 (10,8)
PFIL	-96,6 (67,0)	-10,6 (66,0)	107,2 (66,3)
PTRO	-143,7 (98,8)	-17,3 (97,3)	161 (97,8)
PVIS	-48,7 (35,1)	-8,7 (34,4)	57,4 (34,6)
PRES	-32,1 (22,3)	-5,5 (22,0)	37,6 (22,0)
Rendimentos corporais			
RCAB	-0,047 (1,046)	-1,4867 (0,994)	1,5336 (1,067)
RCAR	-0,008 (0,232)	0,06979 (0,228)	-0,0614 (0,223)
RCOU	-0,117 (0,263)	-0,1930 (0,242)	0,3097 (0,248)
RFIL	1,069 (1,322)	1,5062 (1,328)	-2,575(1,316)
RTRO	0,459 (0,991)	1,3543 (0,984)	-1,813 (0,980)
RVIS	0,008 (0,232)	-0,070 (0,228)	0,061 (0,230)
RRES	-0,288 (0,865)	-0,820 (0,800)	1,107 (0,813)

CP: comprimento padrão; CC: comprimento de cabeça; AC: altura corporal; P180: peso aos 180 dias; P495: peso aos 495 dias; GP: Ganho em peso; LC: largura corporal; PCAB: peso da cabeça; PCAR: peso da carcaça; peso do tronco; PCOU: peso do couro; PFIL: peso do filé; PTRO: peso do tronco; PRES: peso do resíduo; RCAB: rendimento de cabeça; RCOU: rendimento de couro; PCAR: rendimento da carcaça; RTRO: rendimento do tronco, RRES: rendimento de resíduo.

avaliados apresentaram erros-padrão próximos dentro em uma mesma característica.

### 3.2 Capacidade Específica de Combinação

Observou-se que as espécies tambaqui e pacu, e o híbrido  $F1_{\text{pirapitinga} \times \text{tambaqui}}$  apresentaram CECs positivas para todas as características morfométricas, para os pesos dos produtos gerados com processamento, P495 e GP; tendo os demais grupos apresentado CECs negativas para estas características. Para o P180, verificou-se que apenas a pirapitinga e o híbrido  $F1_{\text{pacu} \times \text{tambaqui}}$  apresentaram valores negativos de CEC, o tambaqui,  $F1_{\text{pacu} \times \text{pirapitinga}}$  e o pacu valores positivos e o  $F1_{\text{pirapitinga} \times \text{tambaqui}}$  igual à zero.

Para os rendimentos de filé, tronco e carcaça, observou-se que a pirapitinga e o híbrido  $F1_{\text{pacu} \times \text{tambaqui}}$  apresentaram valores positivos de CEC e os demais grupos valores negativos. Para o RVIS, foi observado o contrário, ou seja, valores positivos de CEC para as espécies pacu e tambaqui, e para os híbridos  $F1_{\text{pacu} \times \text{tambaqui}}$  e  $F1_{\text{tambaqui} \times \text{pirapitinga}}$  e negativo para os demais grupos genéticos. Os híbridos  $F1_{\text{pacu} \times \text{tambaqui}}$  e  $F1_{\text{tambaqui} \times \text{pirapitinga}}$  apresentaram valores positivos de CEC para o rendimento de cabeça. E para o RCOU, o híbrido  $F1_{\text{tambaqui} \times \text{pirapitinga}}$  e as espécies tambaqui e pacu apresentaram valores positivos.

Tabela 2 Predição dos efeitos da capacidade específica de combinação ( $g_i$ )(erros-padrão)das variáveis estudadas

Variáveis	Pacu	Pacu x Pirapitinga	Pacu x Tambaqui	Tambaqui	Pirapitinga x Tambaqui	Pirapitinga
Desempenho e Morfométricas						
CP	0,54 (1,24)	-0,80 (1,11)	-1,06 (0,97)	0,67 (1,29)	1,09 (1,20)	-0,44 (1,24)
CC	0,06 (0,17)	-0,06 (0,16)	-0,09 (0,14)	0,08 (0,17)	0,08 (0,16)	-0,07 (0,17)
AD	0,14 (0,34)	-0,13 (0,33)	-0,24 (0,30)	0,14 (0,35)	0,15 (0,34)	-0,06 (0,36)
LD	0,04 (0,18)	-0,13 (0,16)	-0,12 (0,14)	0,06 (0,18)	0,21 (0,17)	-0,06 (0,18)
P180	0,9 (10,0)	3,9 (9,7)	-7,2 (8,8)	5,7 (10,2)	0,0 (10,1)	-3,3 (10,5)
P495	56,9 (114,0)	-54 (101,8)	-118,2 (88,4)	85,2 (115,0)	70,7 (108,1)	-40,6 (114,7)
GP	58,1 (112,6)	-67,3 (99,3)	-117,5 (86,8)	79,2 (115,5)	73,2 (110,0)	-25,8 (113,2)
Peso dos produtos gerados com o processamento						
PCAB	8,7 (16,2)	-8,4 (15,0)	-13,8 (12,9)	10,0 (16,0)	9,8 (15,1)	-6,3 (16,8)
PCAR	48,0 (89,9)	-52,4 (81,0)	-88,0 (69,8)	62,1 (90,5)	57,5 (85,0)	-27,2 (90,6)
PCOU	3,7 (7,7)	-4,2 (6,9)	-7,0 (5,9)	5,5 (7,8)	5,5 (7,2)	-3,5 (7,7)
PFIL	25 (53,6)	-32,6 (48,0)	-49,9 (41,6)	31,5 (55,2)	43,9 (51,8)	-17,8 (54,5)
PTRO	38,5 (75,0)	-45,7 (66,9)	-74,1 (57,8)	52,8 (76,6)	51,5 (71,5)	-23,1 (75,1)
PVIS	18,7 (30,0)	-17,5 (24,8)	-39,5 (21,9)	28,5 (29,4)	12,8 (27,0)	-2,96 (27,8)
PRES	9,4 (16,4)	-8,6 (14,2)	-19,1 (12,2)	16,5 (15,8)	6,3 (14,4)	-4,4 (15,8)

“Tabela 2, conclusão”

Variáveis	Pacu	Pacu x Pirapitinga	Pacu x Tambaqui	Tambaqui	Pirapitinga x Tambaqui	Pirapitinga
Rendimentos corporais						
RCAB	-0,774 (1,112)	-0,163 (0,793)	1,676 (0,733)	-1,330 (1,125)	0,681 (0,929)	-0,090 (1,034)
RCAR	-0,716 (0,900)	-0,652 (0,875)	1,6465 (0,822)	-2,180 (0,907)	-0,152 (0,893)	2,053 (1,140)
RCOU	-0,303 (0,433)	0,268 (0,321)	-0,0358 (0,318)	0,228 (0,450)	0,641 (0,377)	-0,798 (0,412)
RFIL	-0,014 (0,236)	-0,052 (0,234)	0,0914 (0,224)	-0,061 (0,236)	-0,014 (0,237)	0,0491 (0,241)
RTRO	-0,058 (0,275)	0,003 (0,274)	0,1270 (0,260)	-0,065 (0,278)	-0,043 (0,279)	0,037 (0,282)
RVIS	0,716 (0,898)	0,652 (0,875)	-1,647 (0,822)	2,180 (0,907)	0,152 (0,893)	-2,053 (1,140)
RRES	-0,702 (1,311)	1,875 (0,906)	-1,144 (0,914)	0,541 (1,302)	1,350 (1,112)	-1,920 (1,183)

CP: comprimento padrão; CC: comprimento de cabeça; AC: altura corporal; P180: peso aos 180 dias; P495: peso aos 495 dias; GP: Ganho em peso; LC: largura corporal; PCAB: peso da cabeça; PCAR: peso da carcaça; peso do tronco; PCOU: peso do couro; PFIL: peso do filé; PTRO: peso do tronco; PRES: peso do resíduo; RCAB: rendimento de cabeça; RCOU: rendimento de couro; PCAR: rendimento da carcaça; RTRO: rendimento do tronco, RRES: rendimento de resíduo.

### **3.3 Variâncias das capacidades combinatórias, residual e fenotípica**

Observou-se que a contribuição da CGC na variância fenotípica foi maior para as características de desempenho, morfométricas, pesos dos produtos gerados com o processamento e para os rendimentos de cabeça, filé e tronco (Tabela 3). Já para os rendimentos de carcaça, couro, vísceras e resíduo, observou-se maior contribuição da CEC na variância fenotípica.

Constatou-se que as variáveis de desempenho e dos pesos dos produtos gerados com o processamento apresentaram maiores variâncias fenotípicas, CGC, CEC e residual que as variáveis morfométricas e de rendimentos corporais.

Tabela 3 Variâncias da CGC, CEC, residual e fenotípica e a proporção das variâncias da CGC e CEC em relação fenotípica para as características avaliadas

Variáveis	CGC	CEC	Residual	Fenotípica	% CGC	% CEC
Desempenho e Morfométricas						
CP	7,044	2,037	5,869	14,95	47,11	13,63
CC	1,18	0,031	0,296	1,507	78,30	2,06
AD	1,93	0,137	1,249	3,316	58,20	4,13
LD	0,071	0,043	0,100	0,214	33,18	20,09
P180	1672,2	116,2	1155,7	2944,1	56,80	3,95
P495	68635,1	17208,7	45209,0	131052,8	52,37	13,13
GP	52435,9	17053,8	40829,7	110319,4	47,53	15,46
Peso dos produtos gerados com o processamento						
PCAB	2717	331,4	1199,2	4247,6	64,00	7,80
PCAR	44384,4	10632,1	28452	83468,5	53,18	12,74
PCOU	316,4	77,9	208,3	602,6	52,51	12,93
PFIL	11393	3855,2	10036	25284,2	45,06	15,25
PTRO	25226,5	7517,1	18529,6	51273,2	49,20	14,66
PVIS	3116,0	1259,5	1779,6	6155,1	50,62	20,46
PRES	1314,7	363,8	638,9	2317,4	56,73	15,70
Rendimentos corporais						
RCAB	2,5532	1,8788	1,0808	5,5128	46,31	34,08
RCAR	0,0558	2,9676	1,4786	4,502	1,24	65,92
RCOU	0,1119	0,3617	0,1728	0,6464	17,31	55,96
RFIL	5,0864	0,0580	2,1653	7,3097	69,58	0,79
RTRO	2,7470	0,0799	2,7064	5,5333	49,64	1,44
RVIS	0,0558	2,9677	1,4786	4,5021	1,24	65,92
RRES	1,3411	3,1382	1,1684	5,6477	23,75	55,57

CP: comprimento padrão; CC: comprimento de cabeça; AC: altura corporal; P180: peso aos 180 dias; P495: peso aos 495 dias; GP: Ganho em peso; LC: largura corporal; PCAB: peso da cabeça; PCAR: peso da carcaça; peso do tronco; PCOU: peso do couro; PFIL: peso do filé; PTRO: peso do tronco; PRES: peso do resíduo; RCAB: rendimento de cabeça; RCOU: rendimento de couro; PCAR: rendimento da carcaça; RTRO: rendimento do tronco, RRES: rendimento de resíduo.

## **4 DISCUSSÃO**

### **4.1 Capacidade Geral de Combinação**

Os resultados apresentados neste trabalho indicam que o tambaqui é a espécie que tem maior valor genético, e é a espécie que mais contribui para expressão dos caracteres de desempenho, morfométricos, para os pesos dos produtos gerados com o processamento e para os rendimentos de cabeça, couro, vísceras e resíduo. O pacu é a espécie com menor valor genético e a que menos expressa os caracteres de desempenho, os morfométricos e os pesos dos produtos gerados com o processamento. A pirapitinga é a espécie que menos contribui para expressão dos caracteres de rendimento cabeça, couro, vísceras e resíduo e a que mais contribui para expressão dos caracteres de rendimentos de carcaça, filé e tronco.

A concordância no ranqueamento das espécies na CGC para as características de desempenho, morfométricas e dos produtos gerados com o processamento pode ser explicado pelo fato de essas características serem correlacionadas, conforme relatado por Costa (2011) em pacu e tambaqui. As características de rendimentos possuem correlação baixa ou nula com as características de desempenho, morfométricas e com o peso das partes corporais em peixes redondos (REIS NETO et al., 2012b) e em tilápia (MELLO et al., 2013), o que explica a falta de concordância no ranqueamento em CGC das características de rendimento com as demais características analisadas.

Estes resultados indicam que para as características de desempenho, morfométricas e para os produtos gerados com o

processamento, o tambaqui é a espécie que mais apresenta resposta com a seleção, pois consegue transmitir melhor a seus descendentes estes caracteres, e o pacu é a espécie que apresenta pior resposta à seleção dentre as espécies avaliadas. Como a indústria paga pelo peixe com base no peso corporal que é a principal característica estudada em diversos trabalhos (ALLAMAN et al., 2013; FREATO et al., 2012), o produtor deve fazer seleção principalmente para esta característica e utilizar espécie tambaqui para obter maior produtividade.

A seleção para peso corporal permite a seleção indireta de animais com maiores pesos de carcaça, filé e tronco, que são as partes de maiores valores econômicos comercializadas pela indústria. Dessa forma, serão obtidas maiores quantidades de carcaça, filé e tronco gerando mais oferta destes produtos. Além disso, considerando que o tempo de processamento de animais é o mesmo, abater lote de animais mais pesados gerará uma maior quantidade de carne abatida que lote de animais mais leves, neste sentido a seleção para peso corporal também aumentará a eficiência na industrialização. Entretanto, a seleção para peso corporal também proporcionará animais com maiores pesos de cabeça, couro, vísceras e resíduos que tem menor valor econômico.

Os rendimentos dos produtos gerados com o processamento também são importantes, pois eles também podem representar aumento na produtividade quando se utiliza animais com maiores rendimentos das partes comercializáveis. Para a indústria, como os principais produtos comercializados são a carcaça, o filé e a costela, a espécie mais indicada para o desenvolvimento de programas de melhoramento para estas

características é a pirapitinga, por ser a espécie que apresenta maior valor genético para estas características.

De maneira geral, a escolha da melhor espécie para desenvolvimento de um programa de melhoramento vai depender do objetivo do programa, visto que dependendo da característica, há uma espécie mais adequada, sendo que para as características de desempenho, morfométrica e de pesos dos produtos gerados como processamento, o tambaqui é a mais indicada, já para os caracteres de desempenho, a pirapitinga é a mais recomendada. Além disso, outras características que não foram avaliadas neste trabalho, como a conversão alimentar, a eficiência alimentar e o custo de produção são também importantes para se definir qual o melhor grupo genótipo (FREATO et al., 2012).

Ressaltando que este trabalho foi realizado em ambiente onde a temperatura foi mantida a 28°C durante todo período experimental, sendo esta uma situação que não ocorre durante o período de produção de peixes redondos (MOURAD, 2012; REIS NETO et al., 2012b). Mourad (2012) avaliando o crescimento ponderal e morfométrico do pacu, tambaqui e seus híbridos da primavera ao inverno em viveiros escavados relatou que a temperatura afetou o crescimento das características avaliadas. De acordo com a mesma autora quando a temperatura da água foi abaixando, o crescimento das características avaliadas diminuíram. Isso se deve ao fato de as espécies de peixes serem pecilotérmicas, assim, quando a temperatura abaixa, diminuem-se também as reações enzimáticas influenciando o metabolismo dos animais gerando uma menor ingestão de alimentos e crescimento (JOHNSTON; DUNN, 1987). Contudo, este trabalho permitiu avaliar o crescimento do animal dentro da faixa de

temperatura considerada adequada (GOMES et al., 2004), permitindo o máximo da expressão do potencial genético para as características avaliadas.

#### **4.2 Capacidade Específica de Combinação**

Os resultados deste trabalho apontam que as espécies puras de tambaqui e pacu, e o cruzamento entre as espécies pirapitinga e tambaqui são os grupos genéticos mais importantes para as características morfométricas, produtos gerados com o processamento, P495 e GP. Os maiores valores de CEC para o tambaqui podem ser explicados pelo fato de essa espécie apresentar alta proporção de alelos favoráveis que apresentam boa complementação dentro do grupo. Os valores positivos de CEC para o pacu, que é um grupo que apresenta menor CGC, demonstra que o pacu não é uma espécie recomendada para cruzamentos interespecíficos, pois apresentou valores negativos de CEC quando acasalado com as demais espécies.

Em viveiro escavado, avaliando o cruzamento de pacu e tambaqui aos 496 dias de vida, Reis Neto et al. (2012b) encontraram resultados divergentes aos observados neste trabalho, sendo observada heterose positiva para o peso corporal e para a maioria das medidas e razões morfométricas (exceto para o CP e a razão do comprimento da cabeça sobre a altura corporal). Estes autores relataram que para o peso corporal, que é a principal característica, os híbridos destas espécies possuem médias superiores que os puros de 7,2%.

Mourad (2012) avaliando o crescimento morfométrico e do peso corporal de pacu e tambaqui e seus híbridos da primavera ao inverno em viveiro escavado, relatou que o modelo que melhor descreveu o crescimento para estes grupos genéticos foi o modelo Logístico, dessa forma estes grupos apresentam o mesmo comportamento de crescimento para estas características. Entretanto, o autor relatou que houve diferença significativa para o peso assintótico (A) para todas as características avaliadas, sendo que o híbrido tambacu apresentou maiores valores de A que o paqui para todas as características avaliadas, e também foi superior aos puros, exceto para comprimento de cabeça e largura corporal. Em relação ao índice de maturidade (k), que é outro parâmetro de interpretação biológica no modelo logístico, foi observado que o tambacu apresentou menores valores que o tambaqui, e não diferiu dos demais. Desse modo, o tambaqui mostrou-se mais precoce que o tambacu, pois atingiu ponto de inflexão mais rapidamente (MOURAD, 2012). Estes resultados indicam que pode haver heterose positiva para o valor assintótico e para o índice de maturidade para o peso corporal e para as medidas morfométricas.

Para os rendimentos de interesse econômico, ou seja, carcaça, filé e tronco a pirapitinga e o híbrido  $F1_{\text{pacu} \times \text{tambaqui}}$  são os grupos genéticos mais importantes, por apresentarem CEC positiva. Além disso, estes grupos também apresentam menores rendimentos das partes não nobres, como os rendimentos de cabeça, couro, resíduo e vísceras. O pior rendimento de vísceras da pirapitinga e do híbrido  $F1_{\text{pacu} \times \text{tambaqui}}$  é uma consequência direta do maior rendimento de carcaça. O maior rendimento para a pirapitinga para estas características de maior interesse econômico

pode ser explicado pelo fato de ela possuir maiores valores de CGC para estes rendimentos, e os menores rendimentos para as demais características, pelo fato de ela possuir menor CGC para estes demais rendimentos.

Reis Neto et al. (2012b) relataram que híbridos de tambaqui e pacu apresentaram menores rendimentos de carcaça eviscerada e filé, revelando heterose negativa de -0,6 e -7,3%, respectivamente, para estas características. Já para os rendimentos de cabeça, costela e resíduo não foi observado heterose, sugerindo que estas características são controladas por efeitos gênicos aditivos (REIS NETO et al., 2012b). Silva et al. (2010) também relataram que, em tilápia, algumas características de carcaça são influenciadas, principalmente, pelo efeito genético aditivo.

Dessa forma, os resultados observados neste trabalho e os encontrados na literatura indicam que dependendo do sistema de produção, há diferenças no tipo de ação gênica e em sua magnitude destas para as diferentes características.

### **4.3 Variâncias das capacidades combinatórias, residuais e fenotípicas**

A variância da CGC dividida pela variância fenotípica representa a herdabilidade da característica. Como neste trabalho não utiliza a matriz de parentesco dos animais, a herdabilidade obtida realizando este cálculo está superestimado, visto que não contém apenas a variância aditiva (REIS NETO et al., 2012b). Entretanto essa herdabilidade superestimada possui relação direta com a herdabilidade no sentido restrito e vem sendo

utilizada com sucesso em muitos programas de melhoramento de plantas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Neste trabalho, as características de desempenho, morfométricas, pesos dos produtos gerados com o processamento e para os rendimentos de cabeça, filé e tronco apresentaram alta herdabilidade ( $h^2 > 0,30$ ), indicando que estas características em um processo de seleção apresentarão maiores ganhos comparadas às demais características avaliadas.

Trabalhos avaliando a herdabilidade de características em Serrasalmideos são escassos na literatura, assim os resultados foram comparados aos observados em tilapicultura, que é a espécie de maior produção no Brasil. No programa de melhoramento de tilápia (*Oreochromis aureus*) *Genetically Improved Farmed Tilapia* – GIFT, tem sido observado herdabilidade no sentido restrito de moderada a alta (0,28 a 0,31) para o comprimento padrão, profundidade do corpo, largura do corpo e área do corpo (REIS NETO et al., 2014). Para esta mesma espécie foi relatada herdabilidade moderada ao longo de seis gerações para o rendimento de filé ( $h^2 = 0,17$  a  $0,23$ ) (THODESEN et al., 2012). Para o peso corporal em tilápia (*Oreochromis aureus*) em um processo de seleção de três anos, foi observada herdabilidade alta ( $h^2 = 0,33$ ) (ZAK et al., 2014). Esses resultados citados estão de acordo com os observados neste trabalho, ou seja, herdabilidade alta para estas características.

Para os rendimentos de carcaça, couro, vísceras e resíduo, a maior contribuição da CEC na variância fenotípica indica que o cruzamento é a ferramenta mais adequada que o melhorista pode adotar para obter sucesso, sendo desejável que os animais apresentem maiores rendimentos

de carcaça e menores vísceras e resíduos (MELO et al., 2013; REIS NETO et al., 2012b).

Um fator que pode alterar as CGC, CEC e suas variâncias, são os grupos heteróticos formados em uma análise dialélica (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Neste trabalho foi utilizado só parte dos híbridos, dessa forma as predições obtidas poderiam ser diferentes das observadas se fossem utilizados os recíprocos. Assim, sugere-se que trabalhos futuros sejam realizados avaliando o cruzamento destas espécies utilizando os híbridos e os recíprocos com o objetivo de obter maior conhecimento no cruzamento dessas três espécies.

## **5 CONCLUSÕES**

Com base nos resultados, pode-se concluir que o ranqueamento das predições das CGC e CEC varia de acordo com as características avaliadas. Para as características de desempenho, medidas morfométricas e para o peso dos produtos gerados com o processamento o tambaqui é a espécie que apresenta maiores valores de CGC e CEC. Para os rendimentos de importância econômica, a pirapitinga é a que apresenta maiores valores de CGC e CEC. Também se pode concluir que há maior contribuição da CGC na variância fenotípica para a maioria das características avaliadas.

## PREDICTION OF COMBINATION ABILITIES FOR SERRASALMIDAE

### ABSTRACT

This work was conducted with the objective of predicting the general and specific combination abilities for performance and body yield traits in Serrasalmidae. We acquired 96 juveniles from two commercial fish farms, with 12 originated from each of the following genetic groups: pacu, pirapitinga, tambaqui, tambacu, tambatinga, patinga, paqui and piraqui. The animals were randomly distributed into 16 water tanks (500 liters) in a water recirculation system (28°C), in which they were reared until 495 days of age. The juveniles were weighed, submitted to morphometric analysis and processed for obtaining the body yields. To confirm the identity of the animals, we used two nuclear and one mitochondrial markers. The predictions of the combination abilities of the analyzed variables were obtained using the mixed models methodology with a mixture of the normal distributions to ascribe the combination abilities of the animal considered advanced hybrids by the molecular analysis. The combination abilities were obtained using methodology proposed by Griffing (1956a), considering the mixed model in which the environmental effects were estimated by means of the EBLUE and with the genetic effects considered random, obtaining the EBLUP of the general and specific combinations. The tambaqui presented highest GCA and SCA for the majority of the analyzed variables, therefore, being the most important genetic group. The GCA was shown to be more important than the SCA for all analyzed variables.

Keywords: *Colossoma macropomum*. Improvement. Round fish. *Piaractus brachypomum*. *Piaractus mesopotamicus*.

## REFERÊNCIAS

ALLAMAN, I. B. Weight and morphometric growth of different strains of tilápia (*Oreochromis sp*). **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 42, n. 5, p. 315-311, maio 2013.

BRASIL. Resolução CONAMA nº 357, de 17 de março de 2005. Dispõe sobre a classificação dos corpos de água e diretrizes ambientais para o seu enquadramento, bem como estabelece as condições e padrões de lançamento de efluentes, e dá outras providências. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Brasília, n. 53, p. 58-63, 18 mar. 2005. Seção 1.

BRASIL. Ministério da Pesca e Aquicultura. **Boletim estatístico da pesca e aquicultura do Brasil**. Brasília, 2012. 128 p.

COSTA, A. C. **Medidas morfométricas na avaliação de pesos e rendimentos corporais de pacu *Piaractus mesopotamicus* e tambaqui *Collossoma macropomum***. 2011. 64 f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2011.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 4. ed. Viçosa, MG: UFV, 2012. 514 p.

FREATO, T. A. et al. Evaluation of Nile tilapia strains cultivated in cages under different feeding programmes. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 41, p. 1332-1336, 2012.

GARDNER, C. O.; EBERHART, S. A analysis and Interpretation of the variety cross diallel and related populations. **Biometrics**, Washington, v. 22, n. 3, p. 439-452, Sept. 1966.

GOMES, L. C. et al. Efeito do volume do tanque-rede na produtividade de tambaqui (*Collossoma macropomum*) durante a recria. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 34, n. 1, p.111-113, 2004.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Science**, East Melbourne, v. 9, n. 4, p. 463-493, 1956a.

GRIFFING, B. A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. **Heredity**, Cary, v. 1, p. 31-50, 1956b.

HASHIMOTO, D. T. et al. Detection of post-F1 fish hybrids in broodstock using molecular markers: approaches for genetic management in aquaculture. **Aquaculture Research**, Oxford, v. 44, n. 6, p. 876-884, 2013.

HASHIMOTO, D. T. et al. Genetic identification of F1 and Post-F1 Serrasalmid Juvenile Hybrids in Brazilian aquaculture. **Plos One**, San Francisco, v. 9, n. 3, p. e89902, Mar. 2014.

HASHIMOTO, D. T. et al. Molecular diagnostic methods for identifying Serrasalmid fish (Pacu, Pirapitinga, and Tambaqui) and their hybrids in the Brazilian aquaculture industry. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 321, n. 1/2, p. 49-53, Nov. 2011.

HAYMAN, B. I. Interaction, heterosis and diallel crosses. **Genetics**, Austin, v. 42, p. 336-355, 1957.

JOHNSTON, I. A.; DUNN, J. Temperature acclimation and metabolism in ectotherms with particular reference to teleost fish. In: BOWLER, K. (Ed.). **Temperature and animal cells**. Cambridge: Cambridge University, 1987. p. 67-93.

MELO, C. C. V. et al. Direct and indirect effects of measures and reasons morphometric on the body yield of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, Maringá, v. 35, n. 4, p. 357-363, Oct./Dec. 2013.

MOURAD, N. M. N. **Crescimento ponderal e morfométrico do pacu *Piaractus mesopotamicus*, tambaqui e seus híbridos da primavera ao inverno**. 2012. 74 p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

PEDRAZZANI, A. S. et al. Impacto negativo de secção de medula e termonarcose no bem-estar e na qualidade da carne da tilápia-do-Nilo. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, Salvador, v. 10, n. 1, p. 188-197, jan./mar. 2009.

REIS NETO, R. V. et al. Genetic parameters and trends of morphometric traits of GIFT tilapia under selection for weight gain. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 71, p. 259-265, 2014.

REIS NETO, R. V. et al. Interrelationships between morphometric variables and rounded fish body yields evaluated by path analysis. **Brazilian Journal of Animal Science**, Brasília, v. 41, n. 7, p. 1576-1582, July 2012a.

REIS NETO, R. V. et al. Performance and carcass traits in the diallel crossing of pacu and tambaqui. **Brazilian Journal of Animal Science**, Brasília, v. 41, n. 12, p. 2390-2395, Dec. 2012b.

THODESEN, J. et al. Genetic improvement of tilapias in China: genetic parameters and selection responses in fillet traits of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) after six generations of multi-trait selection for growth and fillet yield. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 366/367, p. 67-75, 2012.

SILVA, R. F. et al. Avaliação genética do crescimento de tilápia do Nilo em condições de baixa temperatura. **Zootecnia Tropical**, Maracay, v. 28, n. 3, p. 395-401, 2010.

VERAS, G. C. et al. Efeito do fotoperíodo sobre a composição do filé de juvenis de tilápia do Nilo. **Ciência Animal Brasileira**, Goiânia, v. 15, n. 2, p. 168-173, abr./jun. 2014.

ZAK, T. et al. Genetic improvement of Israeli blue (Jordan) tilapia, *Oreochromis aureus* (Steindachner), through selective breeding for harvest weight. **AquacultureResearch**, Oxford, v. 45, p. 546-557, 2014.