

ESTRUTURA GENÉTICA DA RAÇA GIR MOCHA REGISTRADA NO BRASIL¹

FÁBIO JOSÉ CARVALHO FARIA², ANIBAL EUGÊNIO VERCESI FILHO³, FERNANDO ENRIQUE MADALENA⁴, LUIZ ANTÔNIO JOSAHKIAN⁵

¹Recebido para publicação em 13/06/06. Aceito para publicação em 27/09/06.

²Departamento de Zootecnia, FMVZ, UFMS, Cidade Universitária s/n, Cx P. 549, CEP 79070-900, Campo Grande, MS. E-mail fariafjc@nin.ufms.br

³PRDTA Nordeste Paulista, APTA, SAA do Estado de São Paulo, Av. Presidente Castelo Branco s/n, Caixa postal 58, CEP 13730-970, Mococa, SP.

⁴Departamento de Zootecnia, Escola de Veterinária, UFMG, Av. Antônio Carlos 6627, Caixa postal 567, CEP 30123-970, Belo Horizonte, MG.

⁵ABCZ, Praça Vicentino Rodrigues da Cunha, 110 Bl 1, CEP 38022-330, Uberaba, MG.

RESUMO: Utilizando dados do registro genealógico de animais da raça Gir Mocho, nascidos entre 1976 e 1998, foram calculadas a endogamia, o tamanho efetivo e avaliada a variabilidade genética desta raça por meio dos parâmetros de probabilidade de origem do gene. O banco de dados foi separado nos seguintes períodos: 1979-1983, 1984-1988, 1989-1993 e 1994-1998. A endogamia total aumentou de 0,22% para 3,06%, a esperada sob acasalamento ao acaso aumentou de 0,07% para 1,54%, e a endogamia atribuída a subdivisão populacional aumentou de 0,14% para 1,54% indicando a existência de subdivisão genética na raça Gir Mocho. O tamanho efetivo populacional estimado pelo coeficiente total de endogamia decresceu de 229 para 24. Tendo-se como base a probabilidade de origem do gene foram calculados os números efetivos de fundadores, de ancestrais e de genomas remanescentes. Esses parâmetros decresceram ao longo dos períodos atingindo valores de 29, 28 e 19. Os parâmetros que expressam a variabilidade genética da raça decresceram ao longo dos períodos, indicando a necessidade de monitoração da raça para fins de conservação e melhoramento genético.

Palavras chave: Endogamia, Gir Mocho, tamanho efetivo populacional, variabilidade genética.

GENETIC STRUCTURE OF THE REGISTERED POLLED GIR BREED IN BRAZIL

ABSTRACT: Using pedigree records of the Polled Gir animals in Brazil born between 1976 and 1998, the inbreeding and effective population size were calculated and genetic variability was determined by parameters based on probabilities of gene origin. The data file was separated in the following periods: 1979-1983, 1984-1988, 1989-1993 e 1994-1998. The total inbreeding increased from 0.22% to 3.06%, the expected inbreeding under random mating increased from 0.07% to 1.54% and the inbreeding due to population subdivision increased from 0.14% to 1.54%, indicating that genetic subdivision in this population is relevant. The effective population size was estimated from the total inbreeding and decreased from 229 to 24. Based on the probabilities of gene origin the effective number of founders, ancestries and remaining genomes decreased over the periods, reaching values of 29, 28 and 19. The results of this study indicate the need for active management to increase genetic variability for conservation and breeding purposes.

Key words: Inbreeding, Polled Gir, effective population size, genetic variability.

INTRODUÇÃO

Dos principais grupamentos zebuínos trazidos para o Brasil e que posteriormente tiveram seu registro genealógico, destacou-se o Gir, que foi durante algum tempo a raça zebuína com maior número de animais e a mais valorizada. Foi introduzida provavelmente por volta de 1906, e corresponde à raça homônima na Índia (SANTIAGO, 1986). No seu país de origem é utilizada para produção de leite, entretanto, no início de sua exploração no Brasil foi utilizada para corte. Nas regiões tropicais o gado crioulo (Caracú, Crioulo, Curraleiro e outros) foi sendo substituído por animais zebuínos que passaram a ter importância fundamental na exploração pecuária nacional.

Na importação de 1907 alguns animais da raça Gir seguiram para Goiás, e já em 1912 animais Gir com caráter mocho foram apresentados na Feira Agropecuária Oficial. Desse modo, surgiu o gado Gir Mocho proveniente do rebanho goiano, e que passou a despertar o interesse dos criadores. O aumento do número de animais mochos no rebanho Gir intensificou-se na década de 70, e em 1976 foram iniciados os registros no livro genealógico.

Atualmente existem no mercado dois touros Gir Mocho provados em teste de progênie com resultado positivo para produção de leite, gordura e proteína. A linhagem leiteira comercializou 3.385 doses em 2005, o que representou uma diminuição de 43,70% em relação a 2001, e a linhagem de corte comercializou 3.459 doses em 2005, o que representou um aumento de 80,16% no mesmo período (ASBIA, 2006). A raça vem apresentando um decréscimo no número de animais puros registrados. No período de 1995-99, tiveram em média 848 animais com registro de nascimento/ano contra apenas 453 animais/ano para o período 2000-04 (ABCZ, 2006). Este resultado é extremamente preocupante para a manutenção deste grupamento genético como raça pura, visto a grande maioria do sêmen comercializado estar sendo utilizado provavelmente para a produção de animais mestiços.

A manutenção da variabilidade genética em uma população doméstica ou selvagem é de suma importância para garantir a resposta à seleção em curto e longo prazo, como para fins de conservação e manutenção da mesma (HILL, 2000). A endogamia deve ser monitorada e controlada por seus efeitos negativos diretos sobre características de importân-

cia econômica (depressão endogâmica) e na variância genética aditiva (FACONER e MACKAY, 1996).

Dessa forma, este trabalho objetivou calcular a endogamia, o tamanho efetivo e quantificar a variabilidade genética da raça Gir Mocho, por meio de informações obtidas de seu registro genealógico.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados dados do registro genealógico da raça Gir Mocho, disponíveis sob processamento eletrônico, da Associação Brasileira de Criadores de Zebu (ABCZ). O arquivo de dados consistiu de 29.146 observações entre os anos de 1976 a 1998, referentes a amostragem de 34.164 registros (<http://www.abcz.org.br>). O arquivo de pedigree foi gerado por meio do banco de dados iniciais e totalizou 34.136 observações. As informações referentes a cada animal consistiam de: pai, mãe, sexo, categoria de registro (puro de origem ou livro aberto), dia, mês e ano de nascimento, criador e proprietário. O banco de dados foi separado em períodos, compreendendo os anos de 1979-1983, 1984-1988, 1989-1993 e 1994-1998.

As estatísticas de F de Wright (1965) F_{IT} , F_{ST} e F_{IS} foram calculadas para verificação da endogamia e posteriormente do tamanho efetivo. F_{IT} é o coeficiente médio de endogamia da população; F_{ST} é estimado como o coeficiente médio de endogamia esperado se os reprodutores de cada período fossem acasalados ao acaso. Este coeficiente foi estimado em populações hipotéticas produzidas pelo acasalamento ao acaso dos pais dentro de cada período. F_{IS} expressa o desvio da casualidade nos acasalamentos na população e é calculado como:

$$F_{is} = \frac{F_{it} - F_{st}}{1 - F_{st}}$$

Se $F_{IS} > 0$, então a endogamia real ultrapassa o nível esperado sob acasalamentos ao acaso, implicando em acasalamentos entre animais mais aparentados que a média, o que gera subdivisão na população. Quando $F_{IS} < 0$, a endogamia está sendo evitada ou predominam os acasalamentos entre subpopulações.

O tamanho efetivo da população (N_e) foi estimado por meio da variação dos coeficientes médios de

endogamia entre gerações, conforme Falconer e MACKAY (1996):

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}} ; \text{ com rearranjos } N_e = \frac{1}{2\Delta F}$$

Em que: F_{it} é o coeficiente médio de endogamia estimado na geração t , e F_{it-1} é o coeficiente médio de endogamia estimado na geração $t-1$.

O número efetivo de fundadores representa o número de animais com igual contribuição que produziram a mesma variabilidade genética encontrada na população estudada (LACY, 1989). A aproximação clássica na determinação do número efetivo de fundadores foi dada por:

$$f_e = \frac{1}{\sum_{k=1}^f q_k^2}$$

Em que: f_e é o número efetivo de fundadores e $\sum_{k=1}^f q_k^2$ é o somatório da contribuição esperada (q_k) do $k^{\text{ésimo}}$ fundador na população.

O número efetivo de ancestrais representa o número mínimo de animais (fundadores ou não) necessários para se explicar a total diversidade genética da população estudada. Este parâmetro detecta possíveis efeitos "gargalo" sofridos na população como, por exemplo, a utilização intensa de poucos reprodutores através da inseminação artificial (BOICHARD *et al*, 1997). A determinação do número efetivo de ancestrais foi então determinada computando-se a contribuição marginal de cada ancestral como:

$$f_a = \frac{1}{\sum_{k=1}^f P_k^2}$$

Em que: f_a é o número efetivo de ancestrais; $\sum_{k=1}^f P_k^2$ é a contribuição marginal do $k^{\text{ésimo}}$ ancestral na população.

O número efetivo de genomas remanescentes representa o número de fundadores com igual contribuição e sem perda aleatória de alelos fundadores na progênie e que produziram a mesma diver-

sidade genética encontrada na população estudada. Está relacionado com a perda esperada de diversidade pelo processo de deriva genética (LACY, 1989). Este método analisa a probabilidade de um gene presente na população fundadora continuar presente na população estudada (BOICHARD *et al*, 1997). O programa simulou 1.000 segregações para cada progênie, gerando genótipos em função da amostragem aleatória de um alelo em cada genitor. As frequências f_k foram determinadas por contagem na população referência como:

$$N_g = \frac{N_a}{2} = \frac{1}{2} \sum_{k=1}^{2f} f_k^2$$

Em que: N_g é o número efetivo de genomas remanescentes; N_a o número efetivo de alelos (CROW e KIMURA, 1970).

Foram calculados o número médio de ancestrais, a proporção de ancestrais identificados por geração e o número equivalente de gerações completas, definido pela soma entre todas as gerações da proporção de ancestrais identificados em cada geração. Todas essas estatísticas foram computadas para indivíduos com pelo menos um ancestral identificado. O número equivalente de gerações completas calculado como:

$$\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^{n_j} \frac{1}{2^{g_{ij}}}$$

Em que: n_j é o total de ancestrais do animal j ; g_{ij} é o número de gerações entre o indivíduo j e seu ancestral i ; e N é o total de animais na população referência.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A evolução do coeficiente de endogamia (F_{IT}), a taxa de incremento (ΔF) e o tamanho efetivo (N_e) por período podem ser visualizados na Tabela 1. Os valores calculados do primeiro ao último período foram de 0,22%, 0,97%, 1,56% e 3,07% para o F_{IT} que expressa o coeficiente de endogamia, de 0,21%, 0,81%, 1,11% e 2,04% para o DF que expressa a taxa de incremento da endogamia, e de 229, 62, 45 e 24 para o N_e . A endogamia e o DF mostraram-se crescentes do primeiro ao último período, enquanto o

Tabela 1. Evolução do coeficiente de endogamia, delta F (ΔF) e tamanho efetivo na raça Gir Mocho

Período	$F_{IT}(\%)$	F(%)	N_e
1979 a 1983	0,22	0,21	229
1984 a 1988	0,97	0,81	62
1989 a 1993	1,56	1,11	45
1994 a 1998	3,07	2,04	24

N_e , no último período, foi cerca de 9,5 vezes menor que seu valor inicial. O aumento da endogamia, acompanhado pela diminuição do N_e mostra considerável perda de variabilidade genética nesta população. Este fato se deve provavelmente, à diminuição no efetivo da população como um todo. Em 1995, 1208 animais receberam registro de nascimento da ABCZ. Em 2005, esse número caiu para apenas 366 animais, o que representa uma diminuição de quase 70% (ABCZ, 2006). O número de reprodutores que deixaram descendentes, também caiu, passando de 380 touros entre 1989-1993, para 219 entre 1994-1998, o que representou uma diminuição de aproximadamente 43% (FARIA, 2002).

Dos 34.136 animais do arquivo de genealogia, 3.034 apresentaram coeficiente de endogamia positivo, com média de 12,17% e máximo de 43,75%. O coeficiente total de endogamia aumentou entre os períodos, atingindo no último período 3,07%, com crescimento da ordem de 1.400% entre o primeiro e o último período analisado.

A manutenção da variabilidade genética em populações sob seleção é de suma importância para aumentar a resposta à seleção à curto e longo prazo, assim como para fins de conservação (HILL, 2000; BAUMUNG e SOLKNER, 2002). De acordo com WRIGHT (1938), a oscilação do N_e pode ser consequência de flutuações no tamanho da população, diferença nos números de machos e fêmeas, assim como diferenças no sucesso reprodutivo dos animais. Falconer & MACKAY (1996) reportaram que a variação no tamanho de família e a variação no número de animais em gerações sucessivas como sendo as principais causas do número efetivo ser diferente do número real em populações.

De acordo com GODDARD e SMITH (1990), N_e mínimo de 40 por geração é necessário para maximizar o ganho genético em população selecionada para produção de leite, e MEUWISSEN e WOOLLIAMS (1994)

recomendaram valores entre 30 a 250 para prevenir decréscimo no valor adaptativo. Os valores encontrados no Gir Mocho estão aquém do mínimo recomendado, e não apresentaram tendência de estabilização. Como foi descrito anteriormente, há um decréscimo no número de animais com registro de nascimento nos últimos anos, o que, juntamente com a perda da variabilidade genética, pode levar esta raça a um processo de extinção. FARIA *et al.* (2002) apresentaram valores de N_e variando de 9 para a raça Sindí a 124 na raça Nelore Mocha, o que comprova problemas semelhantes, de perda de variabilidade genética, para outras raças zebuínas criadas no Brasil.

A evolução das estatísticas de F pode ser vista na Figura 1. O F_{ST} passou de 0,08% no primeiro período para 1,55% no último, sendo que este incremento deveu-se provavelmente à diminuição contínua no número de reprodutores utilizados em cada período. Processo semelhante foi citado por IBI *et al.* (1997) na raça Japanese Brown no Japão. O F_{IS} passou de 0,15% para 1,54% do primeiro ao último período, indicando a existência de subdivisão nesta população. Este fato pode ser resultante da baixa utilização de inseminação artificial na raça, o que acarreta na formação de sub-populações locais com a utilização de touros em monta natural, oriundos dos próprios rebanhos de origem. FARIA (2002) relatou a não existência de touros com mais de 500 progêneses nesta população para o último período estudado. Relatou também um decréscimo da variância de tamanho de família. O número de reprodutores atingiu o ápice no período de 1989-1993, decrescendo no último período, e a razão fêmea:macho decresceu de 15,6:1 para 10,1:1 entre o primeiro e último períodos, o que corrobora com a hipótese para se explicar o aumento no F_{IS} . VERCESI FILHO *et al.* (2002) relataram processo semelhante para a raça Indubrasil.

Resultado oposto foi obtido por NOMURA *et al.* (2001) na raça Japanese Black, e FARIA *et al.* (2002) no Nelore e Nelore Mocho. A ausência de subdivisão descrita por estes autores, é explicada em função da utilização maciça de poucos reprodutores provados em programa de avaliação genética. Para a raça Gir, FARIA (2002) comprovou a existência de subdivisão, com F_{IS} de 2,01% no último período estudado. Nesta raça, assim como na variedade mocha, existem as linhagens de leite e de corte, só que na variedade padrão, a linhagem leiteira comercializou mais de 600.000 doses de sêmen, e a linhagem de

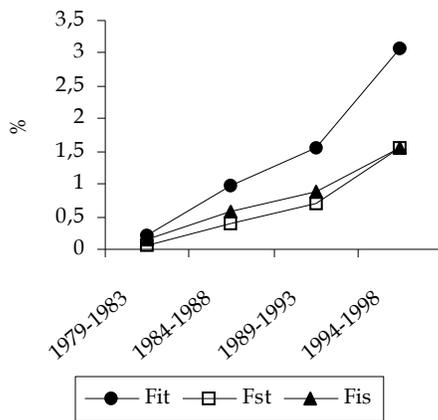


Figura 1. Evolução das estatísticas de F na raça Gir Mocha

corte comercializou menos de 5.000 doses em 2005 (ASBIA, 2006). Este fato pode provocar o surgimento de sub-populações locais na variedade de corte, ao passo que a variedade leiteira pode estar se diferenciando, do ponto de vista genético, por estar sob um processo de seleção para características leiteiras desde o ano de 1985, em função do teste de progênie coordenado pela EMBRAPA/ABCGIL já ter disponibilizado 126 touros com prova leiteira para o mercado.

O arquivo de genealogia permitiu traçar o número médio de ancestrais por indivíduo e o número de gerações. Em 1976 foram registradas 34 fêmeas com média de dois ancestrais identificados, já em 1998 esse número foi de 168 fêmeas registradas com cerca de 12 ancestrais e 2,2 gerações equivalentes em média identificadas por animal. No caso dos machos essas estimativas não foram muito diferentes, em 1976 foram registrados 11 animais com ambos ancestrais identificados, e no ano de 1998 registraram-se 157 machos com número médio de gerações equivalentes e ancestrais similares aos encontrados nas fêmeas. O número máximo de gerações identificadas foi sete para machos e seis para fêmeas, apesar disso, poucos animais encontram-se nessas gerações. Esses resultados não apresentam discrepância quanto ao número de gerações, entretanto, o número de animais registrados tem decrescido. FARIA (2002) encontrou raças zebuínas em que se pode traçar até treze gerações ascendentes como, por exemplo, a raça Nelore, mas que iniciou o registro genealógico em 1938.

Segundo BOICHARD *et al.* (1997), as análises obtidas dos parâmetros baseados na probabilidade de origem do gene são mais eficientes na predição da variabilidade genética porque são menos sensíveis a falhas ou a perdas de informações dos pedigrees. Houve queda na magnitude dos parâmetros estimados entre os períodos, exprimindo redução na variabilidade genética, com a seguinte ordem de magnitude $N_{fun} > N_{anc} > N_{gen}$ (Tabela 2).

Tabela 2. Número efetivo de fundadores (N_{fun}), de ancestrais (N_{anc}), de genomas remanescentes (N_{gen})

Período	Fundadores ^a	N_{fun}	N_{anc}	N_{gen}
1979 a 1983	1.421	25	25	24
1984 a 1988	3.000	48	48	44
1989 a 1993	2.910	49	48	40
1994 a 1998	1.389	29	28	19

^a Fundadores = animais com progênie, mas sem ascendência identificada.

O N_{fun} avalia como o balanço esperado das contribuições dos fundadores é mantido entre as gerações, levando em consideração a taxa de seleção e a variação de tamanho de família. Uma das causas de perda ou fixação de alelos nas populações é a diminuição do número de reprodutores em determinado período (efeito gargalo), e que é levado em consideração quando se estima N_{anc} , ao passo que o N_{gen} avalia o número de alelos fundadores que são mantidos na população para dado loco. Desse modo, o N_{fun} apresentou os maiores valores por expressar somente a contribuição de fundadores, e o N_{gen} as menores estimativas por considerar todas as possibilidades de perdas de alelos fundadores.

O N_{fun} estimado no presente trabalho foi de pequena magnitude, o que pode ser atribuído ao pequeno número de fundadores em uso. Esse parâmetro, assim como os outros derivados da probabilidade de origem do gene, teve seu ápice estimado nos períodos intermediários, reduzindo-se novamente no último período. O N_{anc} no Gir Mocha é praticamente da mesma magnitude que o N_{fun} , o que revela o efeito da seleção ao se comparar esses valores com o número descrito de fundadores, ou seja, entram fundadores na população, mas poucos contribuem, e parecem contribuir mais igualmente. Essa predominância na utilização de alguns reprodutores, explicada por sua contribuição mar-

ginal junto à população referência pode ser vista na Tabela 3. HONDA *et al.*, (2004), para a raça Japanese Black no Japão, relataram queda acentuada nos parâmetros de probabilidade de origem do gene a partir 1980, ocasionada principalmente por deriva genética, pela utilização maciça de poucos touros

provados em processo de inseminação artificial.

Para o último período estudado nota-se que o reprodutor com maior contribuição respondeu por 14,66% dos genes enquanto que os 50 primeiros respondem por 57,86%.

Tabela 3. Contribuição marginal acumulada de ancestrais na raça Gir Mocho

Proporção de alelos contribuída	Período			
	1979 - 1983	1984 - 1988	1989 - 1993	1994 - 1998
Primeiro ancestral	0,1869	0,1174	0,1092	0,1466
Segundo ancestral	0,2397	0,1774	0,1774	0,2180
Terceiro ancestral	0,2659	0,2057	0,2135	0,2845
Quarto ancestral	0,2837	0,2314	0,2401	0,3277
Quinto ancestral	0,3007	0,2534	0,2603	0,3512
Primeiros 10 ancestrais	0,3644	0,3045	0,3200	0,4206
Primeiros 50 ancestrais	0,4965	0,4539	0,4652	0,5786

Para as raças zebuínas no Brasil, ocorrem situações opostas. Enquanto na raça Guzerá, o fundador com maior contribuição respondeu por apenas 4,07% e os 50 primeiros por 41,06% (FARIA, 2002), na raça Sindi, o primeiro ancestral respondeu por 28,67% dos genes e os cinco primeiros por quase 60% (FARIA *et al.*, 2004).

CONCLUSÕES

O aumento na endogamia, a diminuição no tamanho efetivo juntamente com a diminuição nos parâmetros de probabilidade de origem do gene, indica claramente perda de variabilidade genética na população estudada.

Estes fatores, aliados à diminuição no número de animais registrados servem de alerta para que medidas preventivas sejam tomadas para prevenção da perda continuada de variabilidade genética, o que fatalmente levaria esta população a um processo de extinção.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABCZ. "Estatísticas". <http://www.abcz.org.br>. Acesso em 08/11/2006.
- ASBIA. "Mercado". <http://www.asbia.org.br>. Acesso em 08/11/2005.

BAUMUNG, R.; SOLKNER, J. Analysis of pedigrees of Tux-Zillertal, Carinthian Blond and Original Pinzgau cattle populations in Austria. **Journal Animal Breeding Genetic**, v.119, p.175-181, 2002.

BOICHARD, D.; MAIGNEL, L.; VERRIER, E. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. **Genetique Selection Evolution**, Paris, v.29, p.5-23, 1997.

CROW, J. F.; KIMURA, M. **An introduction to population genetics theory**. New York: Harper and Row, 1970. 591p.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4.ed. London: Longman Group Ltd, 1996. 464 p.

FARIA, F.J.C. **Estrutura genética das populações zebuínas brasileiras registradas**. 2002. 177 f. Tese (Doutorado)- Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2002.

FARIA, F. J. C. et al. Pedigree analysis in the Brazilian zebu breeds. In: **WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION**, 7, 2002, Montpellier, FR. **Proceedings...** Montpellier: WCGALP, 2002. CD-ROM.

FARIA, F. J. C. et al. Estrutura genética da raça Sindi no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.33, n.6, p.1989-1994, 2004.

- GODDARD, M. G.; SMITH, C. Optimum number of bull sires in dairy cattle breeding. **Journal Dairy Science**, London, v.73, p.1113-1122, 1990.
- HILL W. G. Maintenance of quantitative genetic variation in animal breeding programmes. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v.63, p.99-109, 2000.
- HONDA, T. et al. Monitoring of genetic diversity in Japanese Black cattle population by the use of pedigree information. **Journal Animal Breeding Genetic**, v.121, p.242-252, 2004.
- IBI, T. et al. Population structure of the Japanese Brown breed. **Journal Animal Breeding Genetic**, v.114, p.43-48, 1997.
- LACY, R. C. Analysis of founder representation in pedigrees: founder equivalents and founder genome equivalents. **Zoology Biology**, v.8, p.111-123, 1989.
- MEUWISSEN, T. H. E.; WOOLLIAMS, J. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. **Theoretical Applied Genetic**, v.89, p.1019-1026, 1994.
- NOMURA, T., HONDA, T., MUKAI, F. Inbreeding and effective population size of Japanese Black cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v.79, p.366-370, 2001.
- SANTIAGO, A.A. **O zebu na Índia, no Brasil e no mundo**. Campinas: Instituto Campineiro de Ensino Agrícola, 1986. 745p.
- VERCESI FILHO, A.E. et al.. Estrutura populacional do rebanho Indubrasil registrado no Brasil. v.10,n.2, p. 86-92, 2002.
- WRIGHT, S. Size of population and breeding structure in relation to evolution. **Science**, v.87, p. 430-431,1938.
- WRIGHT, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regards to systems of mating. **Evolution**. v.9, p.395-420, 1965.