

MELHORAMENTO DE FORRAGEIRAS TROPICAIS

ROSANGELA MARIA SIMEÃO¹, LIANA JANK¹, CACILDA BORGES DO VALLES¹, SANZIO CARVALHO LIMA BARRIOS¹, MATEUS FIGUEIREDO SANTOS¹

Pesquisadores EMBRAPA Gado de Corte.

Introdução

No Brasil, nos últimos 22 anos, evidenciou-se uma redução consistente da área total de pastagens cultivadas, de aproximadamente 15%, causada, principalmente, pelo avanço da cultura de grãos e daquelas para produção de bioenergia, papel e celulose (IBGE, 2006; ANUALPEC, 2013). Como a abertura de novas áreas para formação de pastagens é atualmente inconcebível em muitos aspectos, o maior desafio atual da pecuária nacional é o de aumentar a produção de carne em áreas de pastagens cada vez mais restritas. Para tal intento, a pesquisa em melhoramento de forrageiras pode atuar em duas frentes, a primeira pelo aumento da produtividade por animal e a segunda, pelo aumento da produtividade por área, as duas frentes são potencialmente atendidas pelo aumento da produtividade e qualidade das pastagens. Particularmente, no contexto do uso de forrageiras, verifica-se que 90% das pastagens tropicais no Brasil são cultivadas com *Brachiaria brizantha*, *B. decumbens* e *Panicum maximum* representadas por um número restrito de cultivares comercializadas. O cultivo de leguminosas forrageiras em pastagens é ainda bastante incipiente no Brasil, representando menos de 1% da área total, somando-se todas as espécies e cultivares disponíveis comercialmente. O uso de leguminosas forrageiras poderia resultar em uma contribuição potencial ao sistema de produção animal nos trópicos, tanto pela fixação de nitrogênio em pastagens quanto pela elevação da qualidade proteica disponível na dieta de animais ruminantes (SHELTON et al., 2005). Soma-se a esses benefícios a

capacidade de algumas espécies de leguminosas forrageiras de promover a redução da população de espécies de nematoides no solo (GARDIANO et al., 2014), comparativamente maior do que a evidenciada nas gramíneas forrageiras.

O melhoramento de forrageiras tem como objetivo econômico final a maximização de ganhos de peso por animal e por área. No atendimento desses objetivos, os critérios de seleção em gramíneas e leguminosas forrageiras são, segundo Resende et al. (2008) e Hayes et al., (2013): i. produtividade: matéria seca, sementes e resistência a pragas e doenças; ii. persistência: sobrevivência, precocidade, capacidade de estabelecimento e competição; iii. qualidade nutricional: teor proteico, digestibilidade e taninos condensados; iv. estresses abióticos: tolerância ao déficit e excesso hídrico, alumínio e deficiência de fósforo.

Esses caracteres estão estritamente relacionados entre si e com os objetivos do melhoramento. A produtividade forrageira associa a produção de matéria seca por área, da qual faz parte a sobrevivência, a capacidade de estabelecimento e competição e a resistência a pragas e doenças. A persistência está estritamente relacionada com a sobrevivência, a qual depende da longevidade, capacidade de competição e de ressemeadura natural, no caso de leguminosas. Na prática, aspectos relativos ao controle genético do caráter sobrevivência e o seu impacto na seleção de forrageiras não têm recebido muita atenção. A sobrevivência não é um caráter comumente avaliado em programas de melhoramento de forrageiras perenes, embora seu impacto na produtividade possa ser grande, como relatado por Resende et al. (2006), para *Stylosanthes guianensis*.

Melhoramento convencional de forrageiras

O melhoramento de gramíneas forrageiras tropicais, principalmente as introduzidas da África, é relativamente recente no Brasil. Iniciado nas décadas de 1980 e 1990, o melhoramento se baseava na avaliação agronômica e seleção dos acessos poliploides apomíticos (reprodução clonal por sementes) superiores, sua

validação em ensaios de pastejo e lançamento dos melhores como cultivares comerciais.

Quanto ao melhoramento de leguminosas forrageiras conduzidos em vários países tropicais, inclusive no Brasil, constatou-se que eram adotados métodos para espécies anuais autógamas ou alógamas, mesmo considerando que a maior parte das espécies é perene e muitas, provavelmente, de sistema misto de reprodução. Tais procedimentos mostram alguma efetividade, mas deixam de explorar estratégias indicadas para espécies perenes e, ainda, comprometem a seleção para persistência (RESENDE et al., 2008).

Atualmente, o método mais comumente usado no melhoramento de forrageiras perenes é a seleção recorrente fenotípica (WILKINS & HUMPHREYS, 2003; CONAGHAN & CASLER, 2011; RESENDE et al., 2013), mesmo para as espécies apomíticas. O propósito da seleção recorrente é o de aumentar continuamente a frequência de alelos favoráveis para os caracteres a serem selecionados na população de melhoramento. A avaliação experimental e os métodos de seleção podem variar de acordo com o tipo de progênie e o método de estimação. Progênies podem consistir de meios-irmãos ou irmãos completos, sendo que no caso das forrageiras apomíticas, como *Brachiaria* spp. e *P. maximum*, as progênies são oriundas do cruzamento entre genitores apomíticos e sexuais tetraploidizados. A seleção pode ser praticada entre famílias, dentro de famílias, de indivíduos no experimento ou ainda pela utilização de todas as fontes de informação, inclusive as oriundas dos múltiplos cortes e dos vários locais de experimentação.

A decisão do melhorista sobre o melhor método é condicionada pela espécie alvo, pelo sistema de cruzamento, pelo germoplasma disponível, pelos locais nos quais a cultivar candidata será cultivada, pelas exigências ambientais de cultivo da espécie de interesse, pela possibilidade de promover uma pressão de

seleção significativa e pelo tipo de cultivar a ser desenvolvida (se sintético, genótipo de propagação vegetativa ou híbrido) (RESENDE et al., 2013).

Devido à dificuldade de se promover uma pressão de seleção significativa em genótipos dentro de famílias, o método de seleção de famílias em forrageiras mostrou-se altamente ineficiente, mesmo assim esse método foi utilizado por muitos anos. Casler (2008) discutiu a necessidade de capturar a variação genética dentro de famílias, principalmente para caracteres de herança complexa, como produção de biomassa. A seleção de genótipos favoráveis dentro de famílias resulta em ganhos significativos na seleção para produção de biomassa. O uso de todo o espectro da variação genética aditiva é essencial para a obtenção de ganhos com seleção, os quais não sido efetivados no melhoramento de forrageiras quando comparado com os ganhos genéticos em culturas agrícolas, mesmo no melhoramento de forrageiras de regiões temperadas (CASLER & BRUMMER, 2008; BHANDARI et al., 2010).

O melhoramento de forrageiras pode ser bastante complexo quando comparado com o melhoramento de espécies de culturas anuais, principalmente pelo número de espécies, por serem em sua maioria perenes (WILKINS & HUMPHREYS, 2003; SOKOLOVIC et al., 2011) e pelos diferentes modos de reprodução (SANTOS-GARCIA et al., 2011). Ser perene impacta diretamente a escolha do método de seleção em forrageiras, aproximando-o mais do melhoramento de animais e de essências florestais do que dos métodos usados em culturas anuais. A alogamia é o sistema de cruzamento predominante entre as gramíneas e leguminosas forrageiras temperadas (YANG et al., 2008; WALTER et al., 2012), já as gramíneas forrageiras tropicais de maior importância são em sua maioria apomíticas e poliplóides, com poucos representantes sexuais, geralmente diploides. As leguminosas forrageiras tropicais são em sua maioria de sistema misto de reprodução, tendendo à autogamia.

Um ciclo de seleção em forrageiras, tanto temperadas quanto tropicais, geralmente requer de 3 a 5 anos, nos quais indivíduos/famílias são avaliados experimentalmente em múltiplos cortes a fim de medir o rendimento de biomassa, resistência a pragas, persistência e caracteres associados à qualidade nutricional. Comumente, são necessários pelo menos 15 anos para desenvolver, testar e liberar uma nova cultivar forrageira (CASLER & BRUMMER, 2008; POSSELT, 2010).

Os métodos de melhoramento de forrageiras alógamas são amplamente baseados avaliação de progênies de polinização aberta, resultando no desenvolvimento de progênies de meios-irmãos para avaliação e seleção (POSSELT, 2010; WALTER et al., 2012). Em gramíneas forrageiras tropicais apomíticas, os cruzamentos geralmente são realizados de forma controlada, manualmente, por meio de coleta de pólen de apomíticos e polinização de inflorescências sexuais uma a uma, ou ainda, os cruzamentos são realizados no campo com indivíduos sexuais cercados por indivíduos apomíticos fornecedores de pólen. Dessa forma, são geradas progênies de irmãos completos, em dialelos incompletos ou fatoriais. Nesses casos, o número de genitores utilizados é bastante restrito. A escolha do método de melhoramento é baseada na biologia reprodutiva da espécie (alogamia, autogamia, sistema misto) e no tipo de cultivar a ser desenvolvida (sintético, híbrido, genótipo apomítico ou clone propagado vegetativamente). Cruzamentos controlados em forrageiras são promovidos principalmente para amplificar a variabilidade e realizar combinações de caracteres dentro de espécies (RIDAY & BRUMMER, 2002; RESENDE et al., 2004; MARTINEZ-REYNA & VOGEL, 2008; VOGEL & MITCHELL, 2008) ou entre espécies (MILES, 2007), mas também com o intuito de estudar a heterose, herdabilidade e dissecar geneticamente os caracteres de importância agrônômica (BOLAÑOS-AGUILAR et al., 2001; VOGEL & MITCHELL, 2008; ANHALT et al., 2009; TOMASZEWSKI et al., 2012). O uso de híbridos em forrageiras é geralmente restrito às espécies para as quais os genótipos individuais podem ser

propagados por meio de sementes apomíticas ou por propagação vegetativa (MILES, 2007; HANNA & ANDERSON, 2008). O uso de polinização controlada entre genótipos em escala de campo requer mecanismos de autoincompatibilidade e métodos eficientes de propagar os genótipos dos genitores (VOGEL & MITCHELL, 2008; YANG et al., 2008; POSSELT, 2010), não há relatos do uso de tais mecanismos em forrageiras tropicais.

Seleção genômica no melhoramento de forrageiras

A seleção genômica ampla (GWS) ou seleção genômica (GS) foi proposta por Meuwissen et al. (2001) como uma forma de aumentar a eficiência e acelerar o melhoramento genético. A GS enfatiza a predição simultânea (sem o uso de testes de significância para marcas individuais) dos efeitos genéticos de milhares de marcadores genéticos de DNA (SNP, DArT, Microsatélites) dispersos em todo o genoma de um organismo, de forma a capturar os efeitos de todos os locos (tanto de pequenos quanto de grandes efeitos) e explicar toda a variação genética de um caráter quantitativo. A condição fundamental para isso é que haja desequilíbrio de ligação, em nível populacional, entre alelos dos marcadores e alelos dos genes que controlam o caráter. A predição dos efeitos genéticos é realizada com base em dados genotípicos e fenotípicos de indivíduos pertencentes a uma amostra da população de seleção (RESENDE et al., 2012).

Os benefícios da seleção genômica evidenciados no melhoramento de animais domésticos (SCHAEFFER, 2006; HAYES et al., 2009a), culturas agrícolas (ASORO et al., 2011; ZHAO et al., 2012) e essências florestais (RESENDE et al., 2012a, 2012b) podem e devem ser estendidos para gramíneas e leguminosas forrageiras, uma a vez que as suas vantagens são grandes demais para serem ignoradas. O primeiro e principal benefício esperado da seleção genômica no melhoramento de forrageiras é a redução do tempo de cada ciclo de seleção e, concomitantemente, o aumento do ganho genético médio anual. O melhoramento

genético tradicional das forrageiras, tanto de regiões temperadas quanto tropicais, resultou em um ganho quase nulo na produção de biomassa. As causas principais são a duração do ciclo de seleção e o grande número de caracteres alvo nos primeiros ciclos (CASLER & BRUMMER, 2008), o que reduziu a pressão de seleção em caracteres individuais. A seleção genômica deve solucionar parcialmente esse problema de duas formas. Primeiro, o número de caracteres a ser avaliado fenotipicamente deve ser reduzido se os valores genético-genômicos (*genomic breeding values* - GEBV) puderem ser preditos para aqueles caracteres mais difíceis de serem medidos ou de custo mais alto para avaliação. Segundo, com base nos efeitos dos marcadores, é possível identificar aqueles que estão associados a múltiplos caracteres na predição e acelerar a análise nas centenas ou milhares de indivíduos candidatos à seleção.

Particularidades associadas às unidades de avaliação e de seleção no melhoramento de forrageiras exigiram uma investigação inicial e comparação entre métodos, para a melhor aplicação da seleção genômica. Dessa forma, Resende et al. (2013; 2014) realizaram uma comparação, em termos de acurácia e ganho por ciclo, dos métodos de seleção fenotípicos tradicionais com a seleção genômica, bem como a combinação entre eles. Os métodos de seleção genômica aplicados em testes de progênies com plantas espaçadas e seleção individual (INDGS e SI(P-GS), respectivamente) resultaram em ganhos de 47% a 330% superiores à seleção fenotípica equivalente (seleção individual - IND e seleção combinada BLUP - CSBLUP), para amplitudes de herdabilidade dos caracteres entre 0,01 a 0,7 (Figura 1a e 1b). As vantagens da seleção genômica são mais evidentes para herdabilidades baixas (<0,3), o que corrobora estudos prévios (BERNARDO & YU, 2007; ZHONG et al., 2009; IWATA & JANNINK, 2011). Foram considerados na comparação os métodos tradicionais de seleção entre e dentro de famílias, nos quais as famílias são selecionadas em *sward-plots* (parcelas grande com competição - HS) e a seleção fenotípica dentro de famílias ou individual em

plantas espaçadas (AWFS e HS-IND), com a seleção genômica dentro de famílias e individual no experimento (HS-WFGS e HS-INDGS, respectivamente). Nesses métodos, para todos os valores de herdabilidade, exceto $h^2 = 0,01$, a seleção fenotípica foi superior ou similar à seleção genômica aplicada em indivíduos após a seleção de famílias (Figura 1c e 1d). Essa informação é bastante importante, uma vez que a seleção entre e dentro de famílias é o principal método de seleção em forrageiras temperadas. O método de seleção proposto por Resende et al. (2014), que se baseia na utilização da informação de famílias (ou clones) em *sward-plots* juntamente com a informação genotípica e fenotípica de plantas individuais, denominado índice de seleção geno-fenotípico individual (SI(P-GS)), proporcionou os maiores ganhos relativos, principalmente para herdabilidade inferiores a 0,3 (Figura 1e), valor esse que coincide com a maioria dos caracteres de importância econômica em forrageiras (ROSE et al., 2008; BHANDARI et al. 2010, 2011).

A acurácia ($r_{\hat{g}g}$) na seleção genômica depende da proporção da variação genética explicada por marcadores (r_{mq}^2) (RESENDE et al., 2008; GODDARD et al., 2011) e da acurácia da predição dos efeitos desses marcadores ($r_{\hat{m}m}^2$) ou haplótipos que estão em desequilíbrio de ligação com o QTL, conforme a seguinte equação $r_{\hat{g}g} = (r_{\hat{m}m}^2 r_{mq}^2)^{1/2}$ (RESENDE et al., 2008). O parâmetro r_{mq}^2 depende da densidade de marcadores e do desequilíbrio de ligação na população de seleção. A estimação acurada do parâmetro $r_{\hat{m}m}^2$ é dependente da quantidade e precisão dos dados para estimar os efeitos dos marcadores, incluindo a eficiência do método estatístico de estimação. De acordo com Resende (2008) e Resende et al. (2008), a equação geral para a acurácia esperada na seleção genômica é dada por $r_{\hat{g}g} = (r_{\hat{m}m}^2 r_{mq}^2)^{1/2} = \sqrt{r_{mq}^2 (Nh_m^2) / [1 + (N-1)h_m^2]}$ (Eq. 1), onde N é o número

de dados fenotípicos e genotípicos (população de estimação), $h_m^2 = (h_a^2 r_{mq}^2 / n_Q)$, h_a^2 é a herdabilidade no sentido restrito e n_Q é o número efetivo de segmentos no genoma que estão segregando entre indivíduos na população (HAYES et al., 2009b; GODDARD, 2009; GODDARD et al., 2011). Substituindo h_m^2 na Eq. 1 e assumindo $[(N-1) = N]$ para N grande, a acurácia esperada torna-se

$$r_{gg}^2 = \sqrt{r_{mq}^2 (N r_{mq}^2 h_a^2 / n_Q) / [1 + N r_{mq}^2 h_a^2 / n_Q]} \quad \text{Eq. (2)}$$

A equação 2, embora expressa em notação completamente diferente e derivada por um método diferente, é equivalente à expressão apresentada por Goddard et al. (2011). Como o número de locos controlando o caráter é desconhecido *a priori*, n_Q pode ser inferido com base no tamanho efetivo populacional (N_e) e no tamanho do genoma da espécie, L_g , expresso em Morgans (GODDARD, 2009; HAYES et al., 2009d; MEUWISSEN, 2009; GRATTAPAGLIA & RESENDE, 2010). O número de segmentos segregando, n_Q

, é então estimado como $n_Q = \frac{2N_e L_g}{[Ln(2N_e)]}$. O desequilíbrio de ligação (LD) entre

marcadores adjacentes pode ser calculado de acordo com a estatística r^2 (SVED,

1971) como $r_{mq}^2 = E(r^2) = \frac{1}{4N_e L_s + 1}$. O valor esperado de r^2 depende de N_e e

do tamanho do segmento do cromossomo entre os marcadores (L_s), o qual é uma função do tamanho do genoma e uma pressuposição de que os marcadores estão casualmente distribuídos ao longo dos cromossomos.

Baseados nessas informações, conclui-se que a acurácia na seleção genômica é diretamente proporcional ao número de indivíduos fenotipados e genotipados, à herdabilidade no sentido restrito e à proporção da variação genética

explicada pelos marcadores e é inversamente proporcional ao número de segmentos cromossômicos segregando na população de avaliação (HAYES et al., 2009d; GRATTAPAGLIA & RESENDE, 2010; DAETWYLER et al., 2013), que é dependente do N_e (HILL, 1981).

Aspecto prático interessante e aplicável ao uso dos métodos de predição na seleção genômica em diplóides e poliploides é que, conforme Resende et al. (2008), Callus et al. (2008) e Solberg et al. (2008), a seleção genômica pode ser praticada eficientemente apenas com o uso de marcadores e os fenótipos dos indivíduos, como Gouy et al. (2013) em cana-de-açúcar, ou seja, com a predição direta dos efeitos dos marcadores. Em princípio, não há necessidade de estimar a fase de ligação entre os marcadores, as quais são geralmente estimadas com algum erro, principalmente em autopoliploides. Assim, teoricamente, a utilização da seleção genômica não é limitada pelo nível de ploidia da espécie investigada, desde que os critérios para obtenção de elevada acurácia sejam atendidos.

Entretanto, na análise de associação genômica ampla (*Genome-wide association studies* – GWAS), o efeito da estrutura de populações deve ser removido visando evitar falso-positivos ou associações espúrias (ZHANG et al., 2012; DAETWYLER et al., 2012). Na predição dos fenótipos futuros, com base na seleção genômica, o efeito da estrutura de populações na acurácia da predição foi investigado por Daetwyler et al. (2012). Esses autores demonstraram que ao considerar a estrutura de populações como covariável na predição, a acurácia era reduzida, o que não é ideal na prática. A questão que se interpõe aqui é que com os métodos de estudo em genética de populações e com os marcadores atualmente disponíveis, as estimativas de parâmetros essenciais para determinar a estrutura de populações, tais como, desequilíbrio de ligação (*linkage disequilibrium* – LD), frequências alélicas e genotípicas e equilíbrio de Hardy-Weinberg (HW) não podem ser obtidas sem alguma taxa de erro em poliploides.

A poliploidia pode ser classificada em autopoliploidia ou alopoliploidia, entretanto, Stebbins (1947) já havia reconhecido que esses são os extremos, sendo que a maioria das espécies apresenta formas intermediárias, denominadas autopoliploidia ou alopoliploidia segmental. Nesses casos, é necessário considerar que: (i) a herança pode desviar do estritamente dissômica ou polissômica e pode variar de loco para loco e com o tempo, entre e dentro indivíduos da mesma espécie; (ii) a dosagem/número de cópias é muitas vezes incerto e alelos nulos afetam a confiabilidade na determinação das frequências alélicas e genotípicas; (iii) as diferenças nos níveis de ploidia entre indivíduos, famílias e populações adiciona um nível de complexidade na análise genética de populações em espécies poliploides. Essa complexidade na herança resulta em uma complicação na análise genética de poliploides, pois os métodos analíticos atualmente disponíveis assumem um padrão específico no modo de herança (STIFT et al., 2008; DUFRESNE et al., 2014). É preciso solucionar e ter confiabilidade na dosagem de alelos em poliploides a fim de calcular as frequências alélicas e genotípicas, as quais são fundamentais nas inferências em genética de populações. Espera-se que essa questão seja resolvida com o contínuo avanço nas tecnologias de sequenciamento.

Portanto, uma nova questão no trabalho com poliploides emerge. Se para o emprego de alguns métodos de predição na seleção genômica não é necessário o conhecimento das frequências alélicas e genotípicas dos marcadores e seus desvios do equilíbrio de HW, esse conhecimento é necessário na genética de populações, a fim de gerar as informações de estrutura populacional e proporcionar o seu uso na GWAS e na maior confiabilidade da seleção genômica. Na revisão publicada por Dufresne et al. (2014) as ferramentas de genética de populações utilizadas para diploides são apresentadas, estendidas e discutidas para poliploides. As soluções devem ser atingidas em um futuro próximo.

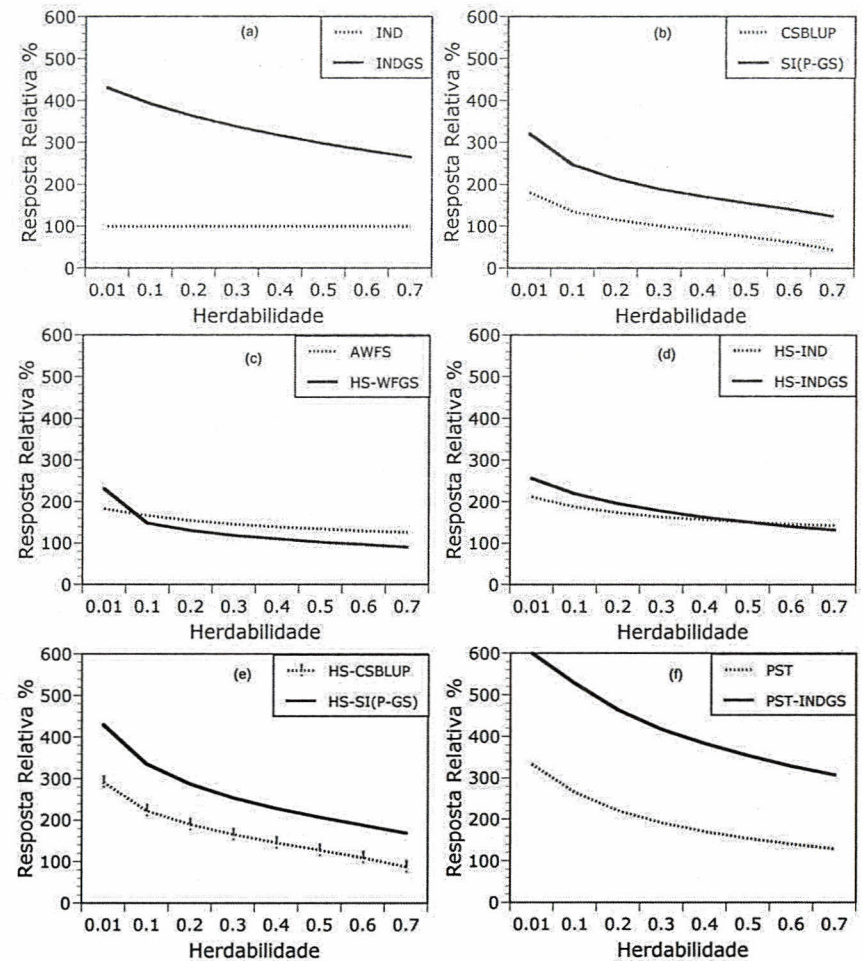


Figura 1. Resposta anual relativa dos métodos de seleção fenotípica tradicionais: Seleção combinada [*best linear unbiased prediction* - BLUP baseada na seleção fenotípica] [CSBLUP]; seleção entre e dentro de famílias [AWFS]; uma combinação da seleção entre famílias de meios-irmãos e seleção individual [HS-IND]; uma combinação de seleção entre famílias de meios-irmãos e seleção combinada-BLUP [HS-CSBLUP] e seleção de genitores [PST] em comparação com métodos que utilizam a informação genômica individual [INDGS]; índice de

seleção fenotípico-genômico [SI(P-GS)]; seleção fenotípica entre famílias de meios-irmãos e seleção genômica de indivíduos dentro de famílias [HS-WFGS]; seleção fenotípica entre famílias de meios-irmãos e seleção genômica individual [HS-INDGS]; seleção fenotípica entre famílias de meios-irmãos e índice de seleção fenotípico-genômico [HS-SI(P-GS)] e seleção fenotípica de genitores e seleção genômica individual [PST-INDGS] nas progênes, dados como proporção da seleção individual (IND), em função da herdabilidade do caráter a ser selecionado.

Referências

ANHALT, U.C.M.; HESLOP-HARRISON, J.S.; PIEPHO, H.P.; BYRNE, S.; BARTH, S. Quantitative trait loci mapping for biomass yield traits in a *Lolium* inbred line derived F2 population. *Euphytica*, v.170, p.99–107, 2009.

ANUALPEC 2013. Anuário da Pecuária Brasileira. 20^a ed. FNP: Informa Economics. 2013.

ASORO, F.G.; NEWELL, M.A.; BEAVIS, W.D.; SCOTT, M.P.; JANNINK, J.-L. Accuracy and training population design for genomic selection on quantitative traits in elite North American oats. *The Plant Genome*, v.4, p.132-144, 2011.

BERNARDO, R.; YU, J.M. Prospects for genomewide selection for quantitative traits in maize. *Crop Sci.*, v.47, p.1082–1090, 2007.

BHANDARI, H.S.; SAHA, M.C.; MASCIA, P.N.; FASOULA, V.A.; BOUTON, J.H. Variation among half-sib families and heritability for biomass yield and other traits in Lowland switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *Crop Sci.*, v.50, p.2355-2363, 2010.

BHANDARI, H.S.; SAHA, M.C.; FASOULA, V.A.; BOUTON, J.H. Estimation of genetic parameters for biomass yield in lowland switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *Crop Sci.*, v.51, p.1525-1533, 2011.

BOLAÑOS-AGUILAR, E.D.; HUYCHE, C.; DJUKO, D.; JULIER, B.; ECALLE, C. Genetic control of alfalfa seed yield and its components. *Plant Breed.*, v.120, p.67–72, 2001.

CASLER, M.D. Among-and-within-family selection in eight forage grass populations. *Crop Sci.*, v.48, p.434–442, 2008.

CASLER, M.D.; BRUMMER, E.C. Theoretical expected genetic gains for among-and-within-family selection methods in perennial forage crops. *Crop Sci.*, v.48, p.890-902, 2008.

CASLER, M.D.; BRUMMER, E.C. Theoretical expected genetic gains for among-and-within-family selection methods in perennial forage crops. *Crop Sci.*, v.48, p.890–902, 2008.

CONAGHAN, P.; CASLER, M.D. A theoretical and practical analysis of the optimum breeding system for perennial ryegrass. *Ir. J. Agric. Food Res.*, v.50, p.47–63, 2011.

DAETWYLER, H.D.; CALUS, M.P.L.; PONG-WONG, R.; DE LOS CAMPOS, G.; HICKEY, J.M. Genomic prediction in animals and plants: simulation of data, validation, reporting, and benchmarking. *Genetics*, v.193, p.347–365, 2013.

DAETWYLER, H.D.; KEMPER, K.E.; VAN DER WERF, J.H.J.; HAYES, B.J. Components of the accuracy of genomic prediction in a multi-breed sheep population. *J. anim. Sci.*, v.90, p. 3375-3384, 2012.

DUFRESNE, F.; STIFT, M.; VERGILINO, R.; MABLES, B.K. Recent progress and challenges in population genetics of polyploidy organisms: an overview of current state-of-the-art molecular and statistical tools. *Molecular Ecology*, v.23, p.40-69, 2014.

GARDIANO, C. G.; KRZYŻANOWSKI, A. A.; SAAB, O. J. G. A. Eficiência de espécies de adubos verdes sobre a população do nematoide reniforme. *Semina: Ciências Agrárias*, v. 35, n. 2, p.719-726, 2014.

GODDARD, M.E. Genomic selection: prediction of accuracy and maximization of long-term response. *Genetica*, v.136, p.245-257, 2009.

GODDARD, M.E., HAYES, B.J., MEUWISSEN, T.H.E. Using the genomic relationship matrix to predict the accuracy of genomic selection. *J. Anim. Breed. Genet.*, v.128, p.409-421, 2011.

GOUY, M.; ROUSSELLE, Y.; LECOMTE, P. et al. Experimental assessment of the accuracy of genomic selection in sugarcane. *Theor. Appl. Genet.*, v.126, p.2575-2586, 2013.

GRATTAPAGLIA, D.; RESENDE, M.D.V. Genomic selection in forest tree breeding. *Tree Genetics & Genomes*, v.7, p.241-255, 2010.

HAYES, B.J., BOWMAN, P.J.; CHAMBERLAIN, A.C.; GODDARD, M.E. Genomic selection in dairy cattle: progress and challenges. *J. Dairy Sci.*, v.92, p.433-443, 2009a.

HAYES, B.J., MACLEOD, I.M.; BARANSKI, M. Sampling strategies for whole genome association studies in aquaculture and outcrossing plant species. *Gen. Res.* v.91, p.367-371, 2009b.

HAYES, B.J., VISSCHER, P.M.; GODDARD, M.E. Increased accuracy of artificial selection by using the realized relationship matrix. *Gen. Res.*, v.91, p.47-60, 2009d.

HILL, W.G. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genet. Res.*, v.38, p.209-216, 1981.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Censo Agropecuário 2006. Resultados preliminares. Rio de Janeiro, RJ: IBGE, 2006. 141p.

IWATA, H.; JANNINK, J.-L. Accuracy of genomic selection prediction in barley breeding programs: a simulation study based on the real single nucleotide polymorphism data of barley breeding lines. *Crop Sci.*, v.51, p.1915-1927, 2011.

MARTINEZ-REYNA, J.M.; VOGEL, K.P. Heterosis in switchgrass: Spaced plants. *Crop Sci.*, v.48, p.1312-1320, 2008.

MEUWISSEN, T.H.E. Accuracy of breeding values of 'unrelated' individuals predicted by dense SNP genotyping. *Genet Sel Evol*, v.41, p.35, 2009.

MEUWISSEN, T.H.E.; HAYES, B.J.; GODDARD, M.E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, v.157, p.1819-1829, 2001.

MILES, J. Apomixis for cultivar development in tropical forage grasses. *Crop Sci.* v.47(S3), p.S238-S249, 2007.

POSSELT, U.K. Alternative breeding strategies to exploit heterosis in forage crops. *Biotechnology in Animal Husbandry*, v.26 (spec.issue), p.49-66, 2010.

POSSELT, U.K. Alternative breeding strategies to exploit heterosis in forage crops. *Biotechnol. Anim. Husb.* 26(Spec. Issue):49-66, 2010.

RESENDE JR, M.F.R.; MUNÖZ, P.; ACOSTA, J.J.; PETER, G.F.; DAVIS, J.M.; GRATTAPAGLIA, D.; RESENDE, M.D.V.; KIRST, M. Accelerating the domestication of trees using genomic selection: accuracy of prediction models across ages and environments. *New Phytologist*, v.193, p.617-624, 2012.

RESENDE, M.D.V. Genômica quantitativa e seleção no melhoramento de plantas perenes e animais. Colombo: Embrapa Florestas, 2008. 330p.

RESENDE, M.D.V.; RESENDE JR, M.F.R.; SANSALONI, C.P.; PETROLI, C.D.; MISSIAGGIA, A.A.; AGUIAR, A.M.; ABAD, J.M.; TAKAHASHI, E.K.; ROSADO, A.M.; FARIA, D.A.; PAPPAS JR., G.J.; KILIAN, A.; GRATTAPAGLIA, D. Genomic selection for growth and wood quality in *Eucalyptus*: capturing the missing heritability and accelerating breeding for complex traits in forest trees. *New Phytologist*, v.194, p.116-128, 2012.

RESENDE, M.D.V.; SILVA, F.F.; LOPES, P.S. Seleção Genômica Ampla (GWS) via Modelos Mistos (REML/BLUP), Inferência Bayesiana (MCMC), Regressão Aleatória

Multivariada (RRM) e Estatística Espacial. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa/Departamento de Estatística. 2012. 251 p. http://www.det.ufv.br/ppestbio/corpo_docente.php

RESENDE, R.M.S.; RESENDE, M.D.V.; JANK, L.; VALLE, C.B.; CANÇADO, L.J.; CHIARI, L. Melhoramento genético de leguminosas forrageiras. In: RESENDE, R.M.S.; VALLE, C.B.; JANK, L. Melhoramento de forrageiras tropicais. Campo Grande: Embrapa. p.117-159. 2008.

RESENDE, R.M.S.; CASLER, M.D.; RESENDE, M.D.V. Selection methods in forage breeding: a quantitative appraisal. *Crop Science*, v.53, p.1925-1936, 2013.

RESENDE, R.M.S.; CASLER, M.D.; RESENDE, M.D.V. Genomic selection in forage breeding: accuracy and methods. *Crop Science*, v.54, p.143-156, 2014.

RESENDE, R.M.S.; JANK, L.; VALLE, C.B.; BONATO, A.L.V. Biometrical analysis and selection of tetraploid progenies of *Panicum maximum* using mixed models. *Pesqu. Agropec. Bras.*, v.39, p.335-341, 2004.

RESENDE, R.M.S.; RESENDE, M.D.V.; LAURA, V.A.; JANK, L.; VALLE, C.B. Genotypic evaluation of accessions and individual selection in *Stylosanthes* spp. by simulated BLUP method. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.*, v.6, p.253-260, 2006.

RIDAY, H.; BRUMMER, E.C. Performance of intersubspecific alfalfa hybrids in sward versus space planted plots. *Euphytica*, v.138, p.107-112, 2004.

ROSE IV, L.W.; DAS, M.K.; TALIAFERRO, C.M. Estimation of genetic variability and heritability for biofuel feedstock yield in several populations of switchgrass. *Ann. Appl. Biol.*, v.152, p.11-17, 2008.

SANTOS-GARCIA, M.O.; RESENDE, R.M.S.; CHIARI, L.; ZUCCHI, M.I.; SOUZA, A.P. Mating systems in tropical forages: *Stylosanthes capitata* Vog. and *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. *Euphytica*, v.178, p.185-193, 2011.

SCHAEFFER, L.R. Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. *J. Anim. Breed. Genet.*, v.123, p.218-223, 2006.

SHELTON, H. M.; FRANZEL, S.; PETERS, M. Adoption of tropical legume technology around the world: analysis of success. In: MCGILLOWAY, D.A. (ed.) *Grassland: a global resource*. Wageningen: Academic Press, 2005. p.149-166.

SOKOLOVIC', D.; RADOVIC', J.; TOMIC', Z. Perennial forage grasses, from breeding to healthy ruminant feed. *Biotechnol. Anim. Husb.*, v.27, p.599-614, 2011.

SOLBERG, T.R.; SONESSON, A. K.; WOOLLIAMS, J. A.; MEUWISSEN, T. H. E. Genomic selection using different marker types and densities. *J. Anim. Sci.*, v.86, p.2447–2454, 2008.

STEBBINS, G.L. Jr. Types of polyploids: their classification and significance. *Advances in Genetics*, v.1, p. 403-429, 1947.

STIFT, M.; BERENOS, C.; KUPERUS, P.; VAN TIENDEREN, P.H. Segregation models for disomic, tetrasomic and intermediate inheritance in tetraploids: a general procedure applied to *Rorippa* (yellow crest) microsatellite data. *Genetics*, v.179, p.2113-2123, 2008.

SVED, J.A. Linkage disequilibrium and homozygosity of chromosome segments in finite populations. *Theoretical Population Biology*, v.2, p.125-141, 1971.

TOMASZEWSKI, C.; BYRNE, S.L.; FOITO, A.; KILDEA, S.; KOPECKÝ, D.; DOLEŽEL, J.; HESLOP-HARRISON, J.S.; STEWART, D.; BARTH, S. Genetic linkage mapping in an F2 perennial ryegrass population using DArT markers. *Plant Breed.*, v.131, p.345–349, 2012.

VOGEL, K.P.; MITCHELL, R.B. Heterosis in switchgrass: Biomass yield in swards. *Crop Sci.*, v.48, p.2159–2164, 2008.

WALTER, A.; STUBER, B.; KÖLLIKER, R. Advanced phenotyping offers opportunities for improved breeding of forage and turf species. *Ann. Bot. (London)*, v.110, p.1271–1279, 2012.

WILKINS, P.W.; HUMPHREYS, M.O. Progress in breeding perennial forage grasses for temperate agriculture. *J. Agric. Sci.*, v.140, p.129–150, 2003.

YANG, B.; THOROGOOD, D.; ARMSTEAD, I.S.B.; BARTH, S. How far are we from unraveling self-incompatibility in grasses? *New Phytol.*, v.178, p.740–753, 2008.

ZHAO, Y.; GOWDA, M.; LIU, W. et al. Accuracy of genomic selection in European maize elite breeding populations. *Theor. Appl. Genet.*, v.124, p.769–776, 2012.

ZHONG, S.; DEKKERS, J.C.M.; FERNANDO, R.L.; JANNINK, J.-L. Factors affecting accuracy from genomic selection in populations derived from multiple inbred lines: A barley case study. *Genetics*, v.182, p.355–364. 2009.