

# 3

## **Genética: estratégias de melhoramento e métodos de seleção**

Marcos Deon Vilela de Resende  
Rodrigo Silva Alves



## Introdução

A cultura do eucalipto é de grande relevância para o Brasil, pois é a base que abastece de matéria-prima grandes empreendimentos industriais de base florestal, como celulose e papel e siderurgia a carvão vegetal. Além disso, tem sido usado para outras finalidades, tais quais madeira serrada, postes, bioenergia, dentre várias outras. Assim, é uma das mais importantes fontes de divisas para o país, além de contribuir para a conservação ambiental e de espécies nativas via minimização da pressão extrativista sobre os recursos florestais autóctones.

O eucalipto foi introduzido comercialmente no Brasil no início do século 20. Inicialmente, foram identificadas espécies mais promissoras para os diversos ambientes de plantio; no período de 1960 a 1980 foram realizados testes de espécies e procedências; subsequentemente, intensificaram-se os testes de progênies e os programas de seleção recorrente intrapopulacional (SRI) (Kageyama; Vencovsky, 1983); a partir de 1990, programas intensivos de hibridação foram implementados; em 2000, iniciaram-se os programas de seleção recorrente recíproca (SRR) para o melhoramento do híbrido entre espécies divergentes (Fonseca et al., 2010) e, em 2007, iniciaram-se as pesquisas com seleção genômica ampla (Resende, 2007a, 2008; Resende et al., 2008, 2012; Grattapaglia; Resende, 2011). Atualmente, os programas de melhoramento constituem prioridade no setor florestal, a fim de se obterem genótipos superiores, principalmente para clonagem, mas também para o plantio via sementes.

O melhoramento do eucalipto no Brasil é praticado principalmente por indústrias de celulose e indústrias siderúrgicas. Melhoramento para usos múltiplos é também realizado por várias empresas do setor e pela Embrapa Florestas. Outras instituições que contribuem para o melhoramento do eucalipto são as universidades UFV/SIF, Esalq/USP/Ipef, Ufla, UFPR e Unesp, as quais geram publicações e estudos referentes a esse tema e algumas dessas fornecem também sementes melhoradas.

Atualmente, a grande maioria dos plantios de eucalipto no Brasil é realizada com clones derivados de plantas híbridas. Várias estratégias baseadas na hibridação têm sido utilizadas para a produção de clones superiores. Assim, o melhoramento vem sendo utilizado na seleção de genitores e no direcionamento dos cruzamentos dentro de programas de seleção recorrente recíproca (SRR) entre populações divergentes e também para a seleção recorrente intrapopulacional (SRI) em população híbrida sintética oriunda do cruzamento entre clones-elite com incorporação de novos clones-elite em cada geração. Este último procedimento tem sido denominado seleção recorrente intrapopulacional em população sintética (SRIPS), população essa ressintetizada a cada geração via cruzamentos controlados (Resende; Barbosa, 2005).

Este capítulo aborda, de forma sucinta, tópicos que a Embrapa Florestas concentra esforços e contribui com resultados de pesquisa científica, visando principalmente o melhoramento de eucalipto.

## Germoplasma

O eucalipto pertence à divisão *Angiospermae*, classe *Dicotyledonea*, ordem *Myrtales*, família *Myrtaceae* e gênero *Eucalyptus*. O gênero *Eucalyptus* possui cerca de 600 espécies, quase todas (exceto *E. urophylla* que ocorre na Indonésia e *E. deglupta* que ocorre na Indonésia e em Papua Nova Guiné) nativas da Austrália. Uma classificação detalhada das principais espécies utilizadas no Brasil (e de outras não utilizadas no Brasil, mas empregadas pela indústria de celulose no mundo) é apresentada por Eldridge et al. (1993).

As espécies *E. grandis*, *E. saligna*, *E. urophylla* e *E. pellita* são comumente empregadas pela indústria de celulose e cultivadas para este fim em regiões tropicais e subtropicais, assim como os seus híbridos. Destas, *E. grandis* e *E. saligna* são espécies próximas, pertencentes a Série *Salignae* e *E. urophylla* e *E. pellita* são também espécies próximas. As espécies da Secção *Maidenaria* são utilizadas pela indústria de celulose e cultivadas para este fim em regiões temperadas e subtropicais.

Para a produção de energia (carvão), as espécies mais recomendadas para regiões tropicais são *E. camaldulensis*, *E. urophylla*, *E. cloeziana* e *E. tereticornis*, as quais apresentam maior densidade da madeira. Destas, *E. camaldulensis* e *E. tereticornis* são espécies muito próximas. No Brasil, os materiais genéticos mais plantados para este fim são: clones de eucalipto *urocam* (*E. urophylla* x *E. camaldulensis*); *urograndis* (*E. urophylla* x *E. grandis*); *E. urophylla*; e *E. cloeziana*. Para a produção de óleo essencial uma das espécies mais plantadas é *Corymbia citriodora*.

O subgênero *Symphyomyrtus* contempla a maioria das espécies de interesse econômico no Brasil, como *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus urophylla* e seus híbridos que representam a quase totalidade dos plantios de Minas Gerais, Espírito Santo e Bahia. Destacam-se ainda neste subgênero as espécies *E. camaldulensis*, *E. tereticornis*, *E. pellita* e *E. globulus* como estratégicas aos programas de hibridação, como portadoras de genes para características especiais tais como densidade, resistência à deficiência hídrica, resistência a doenças e qualidade da matéria-prima.

*Eucalyptus grandis* é uma das principais espécies para a silvicultura brasileira como matéria-prima para papel e celulose e mais recentemente como madeira para serraria. Na década de 1960, procedências da costa sudeste da Austrália foram amplamente plantadas no Brasil com sementes colhidas em parcelas estabelecidas no horto florestal de Rio Claro, em São Paulo, e sementes importadas de Nova Gales do Sul e do Sul de Queensland, latitudes 26°S a 32°52'S. Em vários locais de plantio, e principalmente no litoral do Espírito Santo, *Eucalyptus grandis* apresentou qualidade satisfatória para a produção de celulose de fibra curta, rápido crescimento, mas com grande variação na performance produtiva e alta incidência de cancro causado pelo fungo *Chrysosporthe cubensis*. Apesar disso, vários indivíduos superiores em volume

de madeira se destacaram com tolerância ao cancro, os quais foram multiplicados para os plantios clonais de alta produtividade.

Material básico, na forma de progênes de *Eucalyptus urophylla* foi introduzido no Brasil na década de 1970 com sementes colhidas em diversas ilhas da Indonésia e apresentou boa capacidade de adaptação em vários locais, rusticidade, tolerância ao cancro, alto percentual de rebrota, porém com menor produtividade, se comparado a *Eucalyptus grandis* em alguns locais. Os híbridos de *E. urophylla* x *E. grandis* assumiram posição de destaque na silvicultura brasileira pela apresentação de vigor para diversas características.

Os híbridos sintéticos de polinização controlada entre indivíduos selecionados pelo seu valor genotípico, plantados em testes de progênes e/ou parcelas de avaliação para seleção e clonagem, resultaram em ganhos genéticos significativos devido aos efeitos da heterose e/ou combinação entre características.

## Objetivos do melhoramento e critérios de seleção

Além da produtividade volumétrica, as propriedades tecnológicas da madeira são características essenciais nos programas de melhoramento genético atuais. No caso da produção de celulose, três características são consideradas fundamentais na economicidade do processo produtivo industrial: a produtividade de celulose por área de plantio (função do incremento volumétrico, da densidade da madeira e do rendimento em celulose), o custo da produção de madeira e o teor de lignina na madeira.

Para a produção de biorredutor, o melhoramento visa ao aumento da produtividade em carbono por hectare. Essa variável é um caráter relacionado ao volume, à densidade da madeira e ao rendimento gravimétrico. Além dessas características, a resistência mecânica do carvão e a granulometria são importantes no seu uso industrial.

Para a produção de madeira para laminação e serraria as principais características, além do crescimento volumétrico, são a não propensão a rachaduras e os problemas decorrentes da secagem, como colapso, empenamentos, encurvamentos e espiralização das fibras. Essas características são determinantes no aproveitamento industrial das toras, fator que ainda é carente na utilização do eucalipto.

Outras características essenciais na silvicultura industrial são a adaptação, a forma do fuste, quantidade e distribuição de galhos, a bifurcação, a resistência a pragas, doenças e à seca e, em algumas situações, resistência ao vento. A adaptação climática refere-se, principalmente, à adaptação ao regime pluviométrico e térmico. Em determinadas regiões a tolerância ao frio e às geadas é fator fundamental, ao passo que em outras regiões a tolerância ao calor excessivo e à deficiência hídrica é característica extremamente necessária. Em muitos germoplasmas essas duas características, resistência ao frio e à seca, são positivamente correlacionadas.

As características de qualidade da madeira são de herdabilidades mais altas e com maior controle genético aditivo, fato que é interessante ao melhoramento. Por outro lado, as características de crescimento apresentam herdabilidades aditivas mais baixas e demandam estratégias de melhoramento mais elaboradas (Cornellius, 1994; Raymond, 1995).

## **Estrutura da população de melhoramento**

A etapa inicial de um programa de melhoramento é a definição do germoplasma a ser utilizado e, posteriormente, trabalha-se na escolha de estratégias e métodos alternativos de seleção que promovam, de forma eficiente e rápida, ganho genético. Uma vez que o objetivo do melhoramento é o aumento contínuo da expressão das características de interesse, depreende-se que o melhorista necessita trabalhar com germoplasma-base com média alta e variabilidade genética ampla. As populações base para melhoramento devem ser constituídas por um número efetivo de indivíduos suficiente para manter a variabilidade genética da população original, para fins de melhoramento e conservação (Resende, 2002).

A constituição da população de melhoramento visa o melhoramento ao longo prazo, ou seja, o aumento contínuo e progressivo das frequências dos alelos favoráveis, por meio da implementação de vários ciclos seletivos. O ganho genético ao longo prazo depende, fundamentalmente, da variabilidade genética potencial, ou seja, daquela variabilidade que é mantida mediante ciclos seletivos e é liberada por meio da recombinação, ao final de cada ciclo de seleção. Assim, a questão do estabelecimento das populações de melhoramento deve ser analisada sob o ponto de vista da teoria dos limites seletivos. O caminho seguro (sem risco de perdas de alelos favoráveis) em direção à obtenção do teto seletivo das populações implica a manutenção de um tamanho efetivo populacional adequado. Dessa forma, os ganhos genéticos na população de melhoramento em cada ciclo seletivo devem ser maximizados para uma condição de restrição no tamanho efetivo populacional (Resende et al., 1995; Resende, 2002, 2015).

É importante relatar que o tamanho efetivo populacional necessário para a obtenção do teto seletivo, de maneira geral, não é de grande magnitude, situando-se na faixa de 30 a 60 (Pereira; Vencovsky, 1988). O importante é, por ocasião da seleção, considerar o tamanho efetivo populacional.

## **Delineamentos de cruzamento**

Indivíduos fenotipicamente superiores são selecionados por apresentarem características desejáveis, mas é necessário avaliar se produzirão progênes também superiores. A única maneira de avaliar o valor genético, nesse caso, é cultivando sua progênie de tal maneira que permita uma estimativa de seu valor genético como genitor, ou seja, por meio de teste de progênes, o qual permite avaliar se a superioridade fenotípica do genitor é causada pelo ambiente ou pelo genótipo.

A geração de progênes pode ser obtida mediante policruzamentos, onde um grupo de indivíduos selecionados, genitores femininos e masculinos, são intercruzados naturalmente em um pomar de recombinação. Nesse caso, são geradas famílias de meios-irmãos. Por outro lado, cruzamentos aos pares, realizados artificialmente, permitem maior direcionamento de acordo com os objetivos da seleção, gerando famílias de irmãos germanos.

A geração de famílias de irmãos germanos pode advir da realização de cruzamentos preferenciais positivos, onde indivíduos de maiores valores genéticos para uma mesma característica são cruzados. Pode advir também da realização de cruzamentos preferenciais corretivos, onde indivíduos superiores em valores genéticos, para diferentes características, são cruzados, visando a correção de determinados defeitos na população.

Os delineamentos de cruzamento referem-se aos tipos de progênes a serem avaliadas na população experimental e, portanto, relacionam-se com a eficiência seletiva. Os principais objetivos dos testes de progênes são: avaliação genética de parentais e geração da população base para nova seleção.

Para avaliação da Capacidade Geral de Combinação (CGC) dos parentais, um número de quatro ou cinco cruzamentos com outros parentais tem sido relatado como adequado (Fonseca et al., 2010; Resende; Barbosa, 2005). Por outro lado, os seguintes requisitos devem ser observados na geração de uma população base adequada:

- Grande número de indivíduos e razoável número de cruzamentos para permitir uma alta intensidade de seleção.
- Possibilidade de gerenciamento do parentesco entre indivíduos por meio de informações de genealogia, geradas por cruzamentos controlados.
- Tamanho efetivo adequado.
- Garantia de que cada genitor não tenha sido cruzado apenas com genitores bons ou ruins. Neste sentido, alguma forma de seleção de cruzamentos ou a utilização de policruzamentos (polinização aberta) são desejáveis.

O principal objetivo de um programa de melhoramento é desenvolver combinações genéticas entre genitores, visando a geração de descendentes superiores. Para isto,

é necessário cruzar cada genitor com um certo número de outros genitores e determinar o desempenho geral das progênies, determinando a capacidade de combinação desses genitores. Há inúmeras maneiras de combinar indivíduos para determinar o seu valor genético. Dentre elas, merece destaque o delineamento dialélico, com suas várias modalidades como: dialélico completo, dialélico incompleto, dialélico circulante, etc.

De maneira geral dialélicos são úteis para avaliar valores genéticos de genitores via suas capacidades de combinação. Capacidade de combinação é o resultado da combinação dos alelos de um indivíduo com os alelos de outros indivíduos e é expresso pelo desempenho da progênie produzida. Nesse caso, tem-se dois tipos de capacidade de combinação:

- Capacidade geral de combinação (CGC) é o desempenho médio das progênies de um indivíduo particular em combinação com diversos indivíduos. Esse parâmetro é maior para genitores que apresentam maior quantidade de alelos favoráveis para a característica em avaliação. A CGC é equivalente à metade do valor genético aditivo, pois o genitor em questão contribui somente com a metade dos genes para a descendência e a outra metade advém de outros membros da população, que forneceram pólen.
- Capacidade específica de combinação (CEC) é o desempenho de uma progênie produzida pela combinação de dois genitores específicos menos a CGC dos genitores. Como são descontados os efeitos aditivos ao excluir os efeitos de CGC dos pais, a CEC depende somente da ação gênica não aditiva, ou seja, dominância e epistasia.

Quatro aspectos devem ser analisados para a escolha do delineamento de cruzamento mais adequado (Resende; Barbosa, 2005):

- Eficiência na avaliação da Capacidade Geral de Combinação (CGC) dos genitores;
- Possibilidade de identificação de cruzamentos superiores.
- Eficiência da seleção de indivíduos na população híbrida.
- Capacidade de avaliação de muitos genitores, o que é favorável em termos de intensidade de seleção e tamanho efetivo populacional e, portanto, em termos de ganho genético acumulado com as gerações de seleção.

Em nível de facilidade operacional, os delineamentos de cruzamento mais recomendados são o dialélico parcial, o fatorial desconexo e o meio dialélico desconexo. Por outro lado, mesmo delineamentos mais simples como os de polinização aberta (progênies de meios-irmãos) e pares simples (progênies de irmãos germanos) podem ser muito eficientes se associados a métodos elaborados de seleção.

De maneira geral, os cruzamentos dialélico parcial e fatorial desconexo são os mais eficientes. A eficiência na predição da capacidade geral de hibridação dos

genitores pode ser avaliada tomando-se como referência o delineamento de policruzamento, o qual propicia a eficiência máxima. Em termos de acurácia, o uso de apenas um cruzamento por genitor (delineamento em pares simples) é 37% menos eficiente que o policruzamento. O uso de três e quatro cruzamentos por genitor reduz a 7% e 6% a perda em eficiência, respectivamente. Assim, três cruzamentos por genitor é adequado, pois maximiza a eficiência da seleção de clones na população híbrida. Este é o número empregado em várias indústrias de celulose (Resende; Barbosa, 2005).

O delineamento em V apresentado por Resende (2002) deve ser usado para os genitores de maiores valores genéticos aditivos na seleção recorrente recíproca (SRR). Tal delineamento permite cruzar os melhores genitores mais vezes. Isto é uma forma de aumentar a probabilidade de obtenção de indivíduos superiores nas progênes. Considerando os dez melhores genitores de uma população, ordenados de acordo com os seus valores genéticos preditos, o delineamento em V apresentado na Tabela 1 permite definir os cruzamentos a serem realizados, quando o número total de cruzamentos é fixado em 25.

**Tabela 1.** Delineamento em V considerando 10 genitores e 25 cruzamentos.

Genitores	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1		x	x	x	x	x	x	x	x	x
2			x	x	x	x	x	x	x	
3				x	x	x	x	x		
4					x	x	x			
5						x				

Nesse caso, apenas os melhores cruzamentos são realizados e os números de cruzamentos por genitor são apresentados na Tabela 2.

**Tabela 2.** Número de cruzamentos por genitor.

Genitor	Nº de cruzamentos	Genitor	Nº de cruzamentos
1	9	6	5
2	8	7	4
3	7	8	3
4	6	9	2
5	5	10	1

No caso do melhoramento interpopulacional (ou melhoramento intrapopulacional em espécies dioicas), os 25 melhores cruzamentos são dados por um delineamento fatorial 5 x 5, envolvendo os cinco melhores genitores de cada população.

## Estratégias de melhoramento – seleção recorrente

Em eucalipto, a existência de dominância é suficiente para propiciar vantagem da propagação clonal sobre a sexuada e para permitir a exploração da capacidade específica de combinação (CEC) entre genitores, principalmente em nível interespecífico. Dessa forma, híbridos de *Eucalyptus* têm sido utilizados em vários países, destacando-se as combinações *E. urophylla* x *E. grandis* no Brasil, África do Sul, Colômbia e Venezuela e *E. urophylla* x *E. grandis*, *E. grandis* x *E. tereticornis* e *E. urophylla* x *E. pellita* no Congo. Recentemente, *E. urophylla* x *E. grandis* x *E. globulus* também tem sido usado no Brasil.

As estratégias de melhoramento de espécies perenes resultam basicamente da combinação entre delineamentos de cruzamento, métodos de seleção e estrutura de populações. A etapa básica do processo de melhoramento refere-se à implantação de testes de progênies e testes clonais, a partir dos quais os indivíduos selecionados são recombinados para a continuidade do melhoramento e ou recomendados para plantios de produção.

Os programas de melhoramento genético florestal, assim como em outras culturas, normalmente, baseiam-se em estratégias para realizar a seleção e a recombinação genética, visando o avanço das gerações. O método de melhoramento mais utilizado na área florestal é o método da seleção recorrente, pois é o mais indicado para espécies alógamas (polinização cruzada), que é o tipo de polinização da maioria das espécies florestais (Resende; Barbosa, 2005).

A seleção recorrente é o principal método capaz de melhorar características quantitativas, controladas por muitos genes e/ou sujeitas a elevada influência ambiental, apresentando herdabilidades moderadas a baixas. Para tais características, devido ao elevado número de genes, não é possível atingir o objetivo do melhoramento em apenas um ciclo seletivo. O princípio da seleção recorrente é o aumento contínuo e progressivo dos alelos favoráveis, por vários ciclos seletivos. Para isto, conforme comentado anteriormente, o melhorista necessita trabalhar com germoplasma-base com média alta e variabilidade genética ampla, a fim de fornecer os alelos favoráveis para uma determinada característica. Para eucalipto, as estratégias de seleção recorrente assumem grande importância devido à necessidade de se obter o maior ganho possível em cada ciclo seletivo.

A seleção recorrente com base em famílias pode visar uma única população (intrapopulacional) ou duas populações (interpopulacional). Nos dois casos, compreende:

- Seleção dos indivíduos na população que se deseja melhorar para obtenção das famílias.
- Avaliação das famílias em ensaios com repetições dentro e entre ambientes.
- Recombinação das famílias ou indivíduos superiores para formar a população do próximo ciclo.

Em espécies perenes, os procedimentos de recombinação estão relacionados à eficiência seletiva de duas maneiras:

- Geralmente a etapa de recombinação coincide com a obtenção de progênies para avaliação no ciclo subsequente e, como determinados delineamentos de cruzamento propiciam uma seleção mais acurada, esta fase está relacionada à eficiência seletiva no ciclo subsequente.
- A recombinação pode ser realizada de maneira desbalanceada, com maior ênfase aos indivíduos com maiores valores genéticos. Assim, além da maximização do ganho com base na utilização de métodos acurados de seleção, ganhos adicionais podem ser conseguidos com a utilização de proporção maior de indivíduos superiores, na população de produção, e com a seleção de cruzamentos na população de melhoramento.

De maneira geral, a obtenção de novas progênies deve ser fundamentada na predição da descendência, utilizando-se as informações dos valores genéticos dos indivíduos selecionados. Dessa forma, poderão ser geradas progênies já sabidamente superiores. Verifica-se, portanto, que a eficiência dos diferentes programas de melhoramento é função dos diferentes procedimentos de seleção e recombinação (cruzamentos). Para recombinação, os seguintes tipos de famílias podem ser utilizados: famílias de meios-irmãos, de irmãos completos e endogâmicas.

A eficiência dos programas de melhoramento deve ser medida pelo ganho genético por unidade de tempo. Assim, o intervalo entre gerações desempenha relevante papel no melhoramento de espécies perenes, onde a seleção precoce deve ser uma meta constante.

A seleção recorrente intrapopulacional (SRI) visa ao melhoramento do valor genético aditivo ( $a$ ) médio da população (pura ou sintética) por meio de vários ciclos seletivos. Neste processo, melhora-se também, de forma indireta, o valor genotípico ( $g = a + d$ , em que  $d$  é o efeito de dominância ou contribuição dos locos em heterozigose) médio da população. A SRI é usada no melhoramento de várias espécies de plantas visando a utilização em plantios via sementes (exploração de  $a$ ) ou clonagem (exploração de  $g$ ) e, geralmente, é adotada em estágios iniciais do melhoramento.

Os indivíduos superiores gerados ao final do procedimento básico (cruzamento seguido pela seleção) são inter cruzados (recombinação) para a geração das famílias

híbridas de um novo ciclo seletivo. É importante relatar que nas espécies perenes há sobreposição de gerações e indivíduos de diferentes gerações são inter cruzados e não apenas aqueles de determinado ciclo seletivo. Esse esquema é mais eficiente em espécies que não apresentam elevada heterose e/ou divergência genética na população de melhoramento. Caso contrário, a seleção recorrente recíproca (SRR) deve ser preferida.

Outro esquema é o cruzamento entre genitores potenciais selecionados nos testes de famílias, com base em seus valores genéticos aditivos (a). Tal esquema é usado em populações sintéticas de eucalipto e constitui a seleção recorrente intrapopulacional (SRI) propriamente dita.

A seleção recorrente recíproca (SRR) foi proposta por Comstock et al. (1949) e é a principal ferramenta para o melhoramento da média de cruzamentos interpopulacionais. Assim, deve ser utilizada no melhoramento de espécies em que a heterose é relevante nas características de importância econômica.

Em eucalipto, Resende e Higa (1990) propuseram um esquema de seleção recorrente recíproca (SRR) no contexto da estratégia de melhoramento do cruzamento ou híbrido entre populações. O esquema prevê também a utilização dos melhores indivíduos híbridos selecionados no contexto de SRR, na formação de compostos ou sintéticos, conforme a estratégia de melhoramento e seleção em populações sintéticas ou compostos. O primeiro programa de SRR em eucalipto foi implementado no Congo (Vigneron, 1992). Tal programa culminou, no primeiro ciclo de SRR envolvendo *E. grandis* x *E. urophylla*, com a obtenção de cinco cultivares clonais híbridos, num ganho genético realizado de 75% (Baudouin et al., 1997). No Brasil, vários programas de SRR para o melhoramento do híbrido *E. grandis* x *E. urophylla* vem sendo conduzidos, mas ainda sem resultados publicados.

A seleção recorrente recíproca (SRR) conduz ao melhoramento do híbrido interpopulacional. Para isto são melhoradas a heterose do cruzamento interpopulacional e pelo menos uma das populações envolvidas no cruzamento. A escolha de qual população a ser utilizada como testadora (na qual são utilizadas progênies intrapopulacionais para seleção) depende das propriedades genéticas das populações envolvidas. Resende (2002) apresenta uma abordagem matemática para essa escolha.

Várias opções existem para a SRR (Resende; Barbosa, 2005):

- Seleção recorrente recíproca de genitores (SRR-G).
- Seleção recorrente recíproca com S1 (SRR-S1).
- Seleção recorrente recíproca com meios-irmãos (SRR-MI ou SRR-S0).
- Seleção recorrente recíproca de genitores com híbridos intermediários (SRR-G-HI).
- Seleção recorrente recíproca com S1 e híbridos intermediários (SRR-S1-HI).
- Seleção recorrente recíproca com meios-irmãos ou S0 e híbridos intermediários (SRR-MI-HI).

- Seleção recorrente recíproca com meios irmãos e híbridos intermediários usando genitores (SRR-MI-HIG).
- Seleção recorrente recíproca com linhagens (SRR-LI).
- Seleção recorrente recíproca individual (SRRI).

Um esquema modificado ou misto entre a seleção recorrente intrapopulacional (SRI) e a seleção recorrente recíproca (SRR) promove o melhoramento da heterose em taxa similar à SRR e o melhoramento “per se” de ambas as populações envolvidas. Este esquema é denominado seleção recorrente mista (SRM) e utiliza progênes interpopulacionais para seleção e orientação da recombinação de genitores em uma população e progênes intrapopulacionais para seleção e orientação da recombinação de genitores na outra população.

A maior vantagem da seleção recorrente mista (SRM) é o maior ganho em uma das populações “per se”. Assim, o seu uso é justificado em espécies perenes, quando for necessário melhorar uma população como fonte de clones (ou melhorar a adaptação de uma população pura) e esta população coincidir de ser a melhor testadora. Em espécies anuais, o uso da SRM é plenamente justificado visto que o melhoramento das populações “per se” é essencial para a extração de linhagens adequadas (boas produtoras de sementes) à obtenção dos híbridos simples.

Recentemente, surgiu a necessidade de inclusão de outras espécies nos cruzamentos visando a combinação, em um único indivíduo, das características alto crescimento, alta densidade da madeira, alto rendimento de celulose, resistência à seca, resistência a doenças e, em alguns casos, resistência ao frio. Essas espécies são *E. globulus*, *E. camaldulensis*, *E. pellita*, *E. dunnii*, *E. benthamii*, *E. viminalis*, dentre outras.

É praticamente impossível conduzir programas de SRR para todas as combinações duas a duas dessas espécies. Em função disso, Resende e Assis (2008) propuseram uma nova estratégia de melhoramento para o eucalipto no Brasil, no contexto da indústria de celulose. Essa estratégia contempla, em um mesmo indivíduo destinado à clonagem, todas as características desejáveis e, simultaneamente, que capitaliza e melhora a heterose para crescimento, advinda de vários pares de espécies cujas combinações são sabidamente heteróticas.

A nova estratégia proposta baseia-se na obtenção de duas populações sintéticas multi-espécies e posterior SRR entre essas. Esse esquema é denominado seleção recorrente recíproca entre populações sintéticas multi-espécies (SRR-PSME) e visa congrega e melhorar simultaneamente todas as características de importância adaptativa (resistência à seca e a doenças), quantitativa (volume, densidade e rendimento) e qualitativa (teor de lignina) para a produção de celulose. As características resistência à seca e a doenças, densidade da madeira, rendimento de celulose e teor de lignina apresentam herança aditiva e devem estar adequadamente contempladas em cada uma das populações base para a SRR. No contexto da SRR essas características

serão também continuamente melhoradas na etapa da seleção de indivíduos recombinados, visando o início dos novos ciclos de SRR. A característica volume de madeira apresenta dominância alélica e, portanto, exhibe heterose quando materiais divergentes são cruzados. Essa heterose é continuamente melhorada pela SRR-PSME.

## Experimentação adequada

Os procedimentos de seleção serão ótimos quando os dados para a avaliação genética advirem de uma experimentação adequada. Os principais fatores que contribuem para uma experimentação adequada são: delineamentos experimentais eficientes (blocos ou látice), adequado tamanho de parcela (uma planta por parcela), número de repetições suficientes para maximização da acurácia seletiva, adequado número de locais de experimentação tendo por base o nível de interação genótipos x ambientes entre os locais de plantio.

A tecnologia de seleção atualmente disponível baseia-se no valor genético predito pelo BLUP, o qual é obtido após rigorosa correção para todos os efeitos ambientais. Assim, ocorre ajuste para a variação físico-química do solo, por meio do ajuste para os efeitos de blocos e locais. Vários estudos realizados confirmam a maior eficiência dos delineamentos com uma planta por parcela em relação aqueles com várias plantas por parcela.

## Métodos de seleção e predição de valores genéticos

Na década de 1990 ocorreu um grande salto qualitativo nas metodologias analíticas de seleção genética aplicadas ao melhoramento de plantas. No melhoramento do eucalipto a seleção pode ser praticada com os seguintes objetivos:

- Seleção de genitores para cruzamento e recombinação em programas de SRI e SRR.
- Seleção de clones para recomendação visando plantios comerciais.
- Seleção de clones potenciais nas progênies híbridas.
- Seleção de genitores potenciais nas progênies em programas de SRI e SRR.
- Seleção de famílias (ou cruzamentos) para direcionar pares para a seleção recorrente recíproca individual (SRRI) ou para plantios comerciais via sementes ou clonagem.

Para todos esses objetivos, o procedimento ótimo de seleção é o BLUP para os efeitos genéticos aditivos (a), de dominância (d) e genotípicos (g), dependendo da situação. O BLUP é o procedimento que maximiza a acurácia seletiva e, portanto, é

superior a qualquer outro índice de seleção combinada, exceto aquele que usa todos os efeitos aleatórios do modelo estatístico (índice multiefeitos, conforme Resende e Higa, 1994). No caso de experimento balanceado esse índice equivale ao próprio BLUP (Resende; Fernandes, 1999). Para aplicação do BLUP são necessárias estimativas fidedignas de componentes de variância. O procedimento padrão para estimação de componentes de variância é o de máxima verossimilhança restrita (REML), o qual é superior ao método da análise de variância (ANOVA) em situação de dados desbalanceados e delineamentos não ortogonais (como blocos aumentados e alguns blocos incompletos). O procedimento ótimo de avaliação genética é, então, o REML/BLUP, o qual é também denominado de metodologia de modelos mistos.

As principais vantagens do procedimento REML/BLUP são (Resende, 2007b):

- Permite o uso de informações de parentesco (pedigree).
- Corrige simultaneamente os dados para os efeitos ambientais, estima os componentes de variância e parâmetros genéticos e prediz os valores genéticos.
- Permite comparar indivíduos através do tempo e do espaço.
- Produz resultados não viciados.
- Maximiza a acurácia seletiva.
- Maximiza o ganho genético e a eficiência dos programas de melhoramento.
- Não exige balanceamento dos dados.
- Permite utilizar, simultaneamente, grande número de informações, gerando estimativas mais precisas.
- Permite lidar com estruturas complexas de dados (medidas repetidas, diferentes locais, diferentes gerações, diferentes idades, interação genótipos x ambientes, cruzamentos dialélicos e fatoriais, delineamentos em látice, etc.).
- Permite a predição de efeitos de dominância.

No contexto da seleção recorrente no melhoramento de plantas, os métodos de seleção evoluíram seguindo aproximadamente a seguinte cronologia:

- Seleção de famílias:
  - Entre médias de família (Vencovsky, 1987).
  - BLP de famílias (White; Hodge, 1989; Bueno Filho, 1997).
  - BLP de famílias em vários locais (Resende et al., 1993).
  - REML/BLUP de famílias (Resende et al., 1996; Duarte, 2000).
- Seleção de indivíduos:
  - Entre famílias e dentro de parcela (Kageyama; Vencovsky, 1983).
  - Entre famílias corrigida e dentro de família no experimento (Resende, 1991).
  - Individual pela seleção combinada (Resende, 1991; Bueno Filho, 1992).

- Individual pelo índice multi-efeitos (IME) ou BLUP individual (Resende; Higa, 1994);
- Individual pela seleção combinada modificada (Pires et al., 1996).
- REML/BLUP individual (Resende; Fernandes, 1999; Resende, 1999; Resende; Dias, 2000).
- Modelos de regressão aleatória e Bayesianos (Resende, 1997; Resende et al., 2001a, 2001b).
- Modelos generalizados mistos (Resende, 2000a; Resende; Biele, 2002).
- Modelos mistos espaciais (Resende; Sturion, 2001, 2003).
- Modelos multivariados mistos espaciais (Resende; Thompson, 2003).
- Modelos mistos de interação social e competição (Resende; Thompson, 2003; Resende et al., 2005).
- Modelos fatores analíticos mistos (Resende; Thompson, 2003, 2004).
- Seleção genômica ampla (Resende, 2007a; Resende et al., 2008, 2012; Grattapaglia; Resende, 2011).
- Modelos mistos de dados censurados e análise de sobrevivência (Resende et al., 2014).
- Modelos mistos de normas de reação no estudo da interação genótipos x ambientes (Resende et al., 2014, Alves, 2016).
- Modelos hierárquicos generalizados mistos (método HIML/HG-BLUP) (Resende et al., 2018).

No início da década de 1990, as indústrias de celulose de eucalipto no Brasil começaram a demandar métodos acurados de seleção individual a partir da avaliação de dezenas de milhares de indivíduos mensurados no campo, em vários experimentos e locais. Estes indivíduos deveriam ser selecionados com base nos valores genéticos e não fenotípicos. A seleção entre famílias e dentro de parcelas, muito comum à época, mostrava-se inadequada para tal propósito. Havia a necessidade do desenvolvimento de métodos mais adequados. O método BLP, difundido naquela época, prestava-se apenas para a seleção entre famílias.

Em 1992 foi desenvolvido o método do índice multi-efeitos (IME) para a seleção ótima em nível de indivíduos, o qual foi implementado no software Selegen, também desenvolvido na mesma época (Resende; Higa, 1994; Resende et al., 1994). O software Selegen evoluiu gradativamente passando a incorporar o procedimento REML/BLUP (Resende et al., 1993, 1994; Resende; Oliveira, 1997; Resende, 2002). O ano de 1993 marca o início do Selegen e do uso da metodologia de modelos lineares mistos (via melhor predição linear) no melhoramento de plantas no Brasil.

Em 1997/1998 um marco importante foi a demonstração de que o IME equivalia ao procedimento generalizado do BLUP em nível individual. Até então não havia sido demonstrado formalmente na literatura internacional como um BLUP individual

ótimo poderia ser derivado, levando em conta simultaneamente as informações dos delineamentos experimentais e a teoria genética dos índices de seleção combinando informações dos indivíduos e de seus parentes. O trabalho de Resende e Fernandes (1999) permitiu então:

- Demonstração de que o IME é BLUP para o caso balanceado.
- Demonstração de que a seleção combinada e combinada modificada não são BLUP nem para o caso balanceado.
- Construção do BLUP individual passo a passo usando simultaneamente a teoria estatística, a genética e a experimental, garantido a derivação de preditores ótimos.
- Derivação de vários modelos BLUP em nível individual, para inúmeras situações experimentais e estruturas genéticas.

A teoria genérica do BLUP como procedimento ótimo foi difundida completamente a partir da década de 1970 pelos cientistas Charles Henderson nos EUA e Robin Thompson na Inglaterra, dentre outros (Henderson, 1973, 1975a, 1975b, 1976; Thompson, 1976, 1977, 1979).

Para a aplicação do BLUP são necessárias estimativas fidedignas de componentes de variância. O método ótimo de estimação de componentes de variância, com dados desbalanceados ou não, é o REML desenvolvido por Patterson e Thompson (1971) e Thompson (1973, 1977, 1980).

O procedimento REML/BLUP passou a ser usado rotineiramente no melhoramento animal no exterior, a partir da década de 1980. No Brasil, em gado de leite, passou a ser usado a partir de 1994 (Verneque; Valente, 2001). Isto se deveu ao desenvolvimento de softwares específicos que permitem tratar adequadamente a matriz de parentesco genético aditivo entre os indivíduos sob avaliação. Algoritmos para escrever diretamente essa matriz de parentesco genético aditivo foram apresentados por Henderson (1976) nos EUA e Thompson (1977) na Inglaterra.

Os primeiros softwares desenvolvidos foram o REML na Inglaterra (Robinson et al., 1982), o DFREML na Inglaterra e Austrália (Meyer, 1988) e o MTDFREML nos EUA (Boldman et al., 1993), ambos empregando o algoritmo livre de derivadas (DF). Misztal e Perez-Enciso (1993) relatam o uso do algoritmo EM, posteriormente usado no desenvolvimento dos programas BLUPF90 e REMLF90. Posteriormente, foi desenvolvido o software ASREML (Gilmour et al., 1998), que emprega o algoritmo AI desenvolvido por Johnson e Thompson (1995) e Gilmour et al. (1995).

A disponibilidade desses softwares conduziu ao início da aplicação do procedimento REML/BLUP individual ao melhoramento florestal em nível individual, a partir de 1995 (Borralho et al., 1995). No entanto, nenhuma derivação explícita do procedimento BLUP considerando as características dos delineamentos experimentais foi apresentada. Em outras palavras, modelos eram ajustados sem se saber

exatamente como as várias informações eram usadas e se o modelo ajustado era ótimo.

Os softwares mencionados, desenvolvidos para o melhoramento animal, podem ser usados adequadamente para o melhoramento vegetal em algumas situações, principalmente quando apenas os efeitos aditivos são de interesse. Com clonagem e com a diversidade dos sistemas reprodutivos em plantas, limitações existem. O software Selegen-REML/BLUP foi desenvolvido para atender a rotina dos programas de melhoramento genético vegetal e contempla as seguintes categorias de plantas: alógamas, autógamas, de sistema reprodutivo misto e de propagação clonal. Considera vários delineamentos experimentais, vários delineamentos de cruzamento, interação genótipos x ambientes e experimentos repetidos em vários locais, medidas repetidas, progênes pertencentes a várias populações, dentre outros fatores. O software não se restringe a ajustar os efeitos e apresentar os componentes de variância, mas apresenta também os valores genéticos aditivos, de dominância e genotípicos dos indivíduos, o ganho genético com a seleção, o tamanho efetivo populacional dentre outros parâmetros interessantes ao melhoramento vegetal. Do ponto de vista estatístico é também interessante, pois permite o teste da significância dos efeitos via teste da razão de verossimilhança (LRT) e análise de deviance.

Softwares como o SAS e o ASREML permitem o ajuste de um número infinito de modelos e, inclusive, modelos muito mais complexos. No entanto, o SAS apresenta limitação para lidar com matriz de parentesco e prever valores genéticos em nível de indivíduos. Códigos para uso do ASREML para análise de alguns modelos mais comuns no melhoramento de plantas foram apresentados por Resende (2000a) e por Resende et al. (2014). O software Selegen-REML/BLUP é de fácil uso e interpretação, permitindo lidar de forma eficiente com a maioria das situações corriqueiras no melhoramento vegetal. O Selegen-REML/BLUP é gratuito para uso em Universidades e Institutos Públicos de Pesquisa no Brasil e no exterior. Alguns softwares de excelência são pagos anualmente inclusive para uso em Universidades e Institutos Públicos de Pesquisa.

É importante relatar que a metodologia de modelos mistos também contempla as falhas ou perdas de plantas que normalmente ocorrem em experimentos de campo e isto pode ser feito considerando três aspectos: trabalhando-se somente com as observações das plantas vivas; fazendo a predição dos valores genéticos para sobrevivência e posteriormente multiplicando-os pelos valores genéticos para a característica crescimento; e ajustando o número de falhas vizinhas como covariável. Este último aspecto sempre foi tradicionalmente ignorado. Entretanto, atualmente não se admite mais desconsiderar o índice de falhas vizinhas na avaliação genética. Assim, o índice de falhas tem sido avaliado no campo e incluído na análise genética para crescimento. É importante relatar que o ajuste do índice de falhas como covariável não pode ser realizado em duas etapas, conforme realizado em algumas culturas anuais.

Ao contrário, deve ser ajustado simultaneamente à estimação de componentes de variância via REML e à predição de valores genéticos individuais via BLUP.

O Software Selegen-REML/BLUP foi delineado para maximizar a eficiência global do melhoramento e aborda de forma intrincada os tópicos mencionados acima, sobrepondo esquema de seleção recorrente, delineamento de cruzamento, delineamento experimental, controle estatístico via covariável e sistema de propagação do material melhorado. Utiliza procedimentos estatísticos de eficiência máxima: procedimentos ótimos de estimação de componentes de variância e de predição de valores genéticos (Resende, 2007b, 2016).

Outras opções de análise podem ser adotadas via: Inferência Bayesiana (Resende, 2000b; Resende et al., 2001a), modelos de regressão aleatória (Resende et al., 2001), Estatística Espacial (Resende; Sturion, 2001), modelos de competição intergenotípica (Resende; Thompson, 2003), BLUP multivariado (Resende, 1999; Alves et al., 2018) e HG-BLUP (Resende et al., 2018).

## **Acurácia e confiabilidade**

De maneira geral, os valores genéticos preditos não são iguais aos valores genéticos verdadeiros. A proximidade entre esses dois valores pode ser avaliada com base na estatística denominada acurácia (Resende, 2002), a qual refere-se à correlação entre os valores genéticos preditos e os valores genéticos verdadeiros dos indivíduos. Quanto maior a acurácia na avaliação de um indivíduo, maior é a confiança na avaliação e no valor genético predito deste indivíduo.

A acurácia seletiva depende da herdabilidade da característica, da quantidade e da qualidade das informações e dos procedimentos utilizados na predição dos valores genéticos. Assim, a acurácia é um parâmetro parcialmente sob controle do melhorista já que seu valor máximo é limitado pela herdabilidade da característica. Como é uma medida que está associada à precisão na seleção, a acurácia é o principal elemento do progresso genético, em que o melhorista pode alterar visando maximizar o ganho genético (Resende; Duarte, 2007).

A acurácia é também o parâmetro mais importante na comparação de métodos de seleção, pois, quanto maior o seu valor, melhor preditor do valor genético verdadeiro é o método de seleção. O quadrado da acurácia é um coeficiente de determinação e é denominado confiabilidade. A confiabilidade expressa a proporção da variação dos valores genéticos verdadeiros que é explicada pelo método de seleção (Resende, 2002).

## Eficiência seletiva

Os melhoristas necessitam encurtar os ciclos seletivos e ter maior agressividade no lançamento de novas cultivares. Acumular dados experimentais na mesma geração pouco impacta o melhoramento de plantas perenes. A velocidade de troca de cultivares é um fator essencial na competitividade do agronegócio. Nesse sentido, é de consenso que a seleção em eucalipto não deve ultrapassar a idade de três anos (Rezende et al., 1994). Isto vem sendo praticado por várias indústrias de celulose.

Em culturas de propagação assexuada, para reduzir a vulnerabilidade dos plantios aos ataques de novas pragas e doenças, é importante se ter uma alta rotatividade de clones em plantios comerciais. Gerações curtas de melhoramento facilitam isso.

Os principais fatores que ditam o sucesso de um programa de melhoramento são:

- Estratégia adequada de melhoramento (método de seleção recorrente e delineamento de cruzamento).
- Eficiência no processo seletivo (método de seleção).
- Curtas gerações de melhoramento, ou seja, seleção precoce maximizando o ganho por unidade de tempo.

Visando alta eficiência seletiva, grande rapidez na obtenção de ganhos genéticos com a seleção e baixo custo, em comparação com a tradicional seleção baseada em dados fenotípicos, Meuwissen et al. (2001) propuseram um novo método de seleção denominado seleção genômica (GS) ou seleção genômica ampla (GWS), a qual pode ser aplicada em todas as famílias sob avaliação nos programas de melhoramento genético, apresenta alta acurácia seletiva para a seleção baseada exclusivamente em marcadores (após terem seus efeitos genéticos estimados a partir de dados fenotípicos em uma amostra da população de seleção) e não exige prévio conhecimento das posições (mapa) dos QTLs, não estando sujeita aos erros do tipo II associados à seleção de marcadores ligados a QTLs (Resende et al., 2012; Resende, 2015). A GWS será abordada, detalhadamente, em um capítulo à parte.

## Heterogeneidade genética e número de clones em plantios comerciais

Um coeficiente de heterogeneidade genética ( $het_p$ ) em um plantio comercial de clones pode ser dado pelo complemento do coeficiente de endogamia ( $F$ ) (que mede homogeneidade), ou seja,  $het_p = 1 - F$ . O coeficiente é dado por uma função do número efetivo ( $N_e$ ) de clones e da proporção de utilização de cada genótipo no plantio

comercial. Assim, tem-se  $F = 1/(2N_e)$ , sendo  $N_e = (\sum n_i)^2/n_i^2$ , em que  $n$  é o número de hectares plantados com cada clone. Expresso em termos de proporções  $p_i$  de plantio de cada clone, o  $N_e$  é dado por  $N_e = 1/\sum p_i^2$ , em que  $p_i = n_i/\sum n_i$ . Essa correção proporcional pode ser denominada “inverso da variância harmônica”, um conceito análogo ao da média harmônica. Finalmente, o coeficiente de heterogeneidade é dado por  $het_p = 1 - \sum p_i^2/2$ . Quando se dispõe da heterozigose ( $h$ ) molecular do clone, a expressão adequada é  $het_{ph} = 1 - \sum p_i^2/2h$  (Resende, 2015). Como exemplo, considere nove clones plantados nas seguintes proporções: cinco deles na proporção 0,1667 e quatro deles na proporção 0,0555. Assim, tem-se:

$$\sum p_i^2 = 5 \cdot 0,1667^2 + 4 \cdot 0,0555^2 = 0,1512$$

$$het_p = 1 - (0,1512/2) = 0,9244$$

$$het_{ph} = 1 - (0,1512/(2 \cdot 0,8)) = 0,9055, \text{ sendo } h = 0,8.$$

Dessa forma, a heterogeneidade no plantio total será de 90,55%, a qual é adequada.

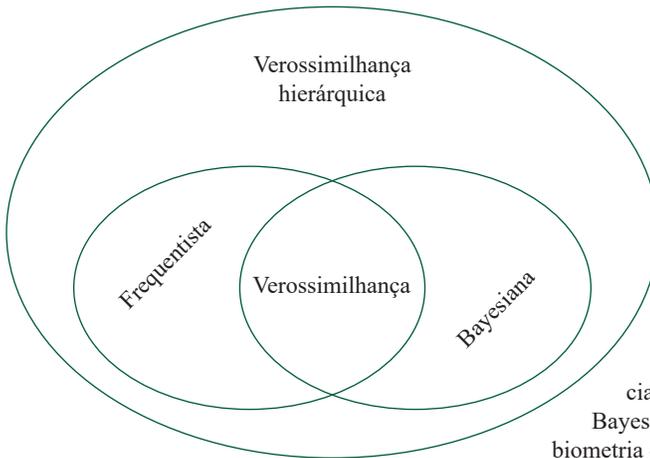
## O futuro da avaliação genética e genômica

### Predição e estimação via HIML/HG-BLUP

Trata-se de uma abordagem estatística recentemente desenvolvida para estimação, predição, inferência e seleção de modelos adequados. Essa metodologia permite predições pelo método BLUP hierárquico generalizado (HG-BLUP) para os efeitos aleatórios e estimações pelo método BLUE hierárquico generalizado (HG-BLUE) para os efeitos fixos. Os componentes de variância são estimados via máxima verossimilhança hierárquica (HIML), pelo algoritmo de quadrados mínimos ponderados iterativos (IWLS).

Até recentemente, existiam três classes de inferência: frequentista, verossimilhança (Fisheriana) e Bayesiana. Segundo Lee e Nelder (1996, 2004, 2009a, 2009b), a verossimilhança hierárquica surgiu recentemente e possibilita a unificação dessas três classes. A abordagem da verossimilhança hierárquica difere de ambas, da inferência frequentista e da Bayesiana. No entanto, ao mesmo tempo, une as duas. A verossimilhança tem sido um conceito central em estatística e é usada em ambos os contextos, frequentista e Bayesiano. Verossimilhançistas e frequentistas não podem fazer inferência para incógnitas aleatórias, e Bayesianos não fazem inferências para incógnitas fixas. A verossimilhança hierárquica propicia inferências para ambas incógnitas,

fixas e aleatórias, unindo as três frentes. Isto está representado na Figura 1, adaptada dos textos de Lee et al. (2017) e Resende et al. (2018).



**Figura 1.** Unificação das três classes de inferência (Frequentista, Fisheriana e Bayesiana) na análise estatística em biometria e genética.

Nos modelos generalizados lineares mistos (GLMM), assume-se que os resíduos podem não apresentar distribuição Normal, mas os demais efeitos aleatórios do modelo devem seguir distribuição Normal. Entretanto, essa suposição nem sempre é adequada. Dessa forma, modelos em que uma distribuição de probabilidade e uma função de ligação distintas podem ser especificadas para cada fator aleatório do modelo pertencem à classe dos modelos hierárquicos generalizados lineares mistos (HGLMM). Para dados e HGLMM não Normais, o BLUP linear pode não ser tão eficiente (Resende et al., 2018). Sob HGLMM Normais o HG-BLUP produz o próprio BLUP tradicional.

Os HGLMM podem ser ajustados usando suas verossimilhanças hierárquicas. Assim, a inferência é realizada via verossimilhança hierárquica, que se refere a uma verossimilhança estendida em que os parâmetros aleatórios do vetor  $v$  estão na escala canônica. Os estimadores de efeitos fixos e aleatórios são derivados da maximização da verossimilhança hierárquica e produzem extensões diretas das equações de modelos mistos (MME) de Henderson. Os componentes de variância são estimados pela maximização do perfil da verossimilhança hierárquica ajustada, produzindo o método HIML, que é uma extensão direta do método máxima verossimilhança restrita (REML). Dessa forma, Lee e Nelder (1996, 2004, 2009a, 2009b) estenderam a teoria familiar do BLUP para uma classe mais ampla de modelos.

Explorando a natureza hierárquica da verossimilhança hierárquica, modelos para os componentes de variância dos parâmetros de dispersão podem ser adicionados um a um. Uma classe ampla de distribuições pode, então, ser usada para

modelar tanto a variável resposta  $y$  quanto os efeitos aleatórios, fato que aumenta a flexibilidade da modelagem. A verossimilhança hierárquica pode ser usada também na derivação de ferramentas para a seleção de modelos. O Critério de Informação de Akaike (AIC) condicional da verossimilhança hierárquica é, na verdade, equivalente ao Critério de Informação da Deviance (DIC) aplicado na Estatística Bayesiana (Lee; Noh, 2012).

A abordagem da verossimilhança hierárquica não requer distribuição a priori dos parâmetros ou uma intratável integração. A principal vantagem dessa verossimilhança é que, em geral, ela conduz a uma apropriada estimativa dos parâmetros aleatórios, pois pode levar em conta, na predição de  $y$ , a incerteza das estimativas. Existe também uma conexão muito próxima dessa abordagem com a modelagem Bayesiana, embora tal conexão seja somente matemática e não filosófica. O método é filosoficamente não Bayesiano, uma vez que, para ser aplicável, a variável aleatória  $Y$  precisa ter uma distribuição observada. A estimação não Bayesiana de modelos aleatórios, com resultados semelhantes aos obtidos via métodos Bayesianos, pode ser realizada via verossimilhança hierárquica sob HGLMM, algumas vezes com vantagens computacionais (menor tempo de processamento; critério trivial de convergência) (Resende et al., 2018).

A abordagem HGLMM engloba as metodologias de modelos lineares mistos (LMM) e de GLMM, as quais são casos especiais daquela. As metodologias evoluíram na seguinte ordem: modelos de efeitos fixos, LMM, GLMM, modelos Bayesianos aleatórios (BRM) e HGLMM. O nível de sofisticação foi aumentando com a melhoria da especificação e atribuições distribucionais à variável resposta, funções de ligação, efeitos aleatórios, componentes de variância e parâmetros de dispersão. Atualmente, todas essas abordagens são úteis. Mas, BRM e HGLMM são abordagens mais completas.

Lee e Nelder (2006) introduziram a classe dos HGLMM duplos (DHGLMM) nos quais efeitos aleatórios podem ser especificados em ambos, componentes de média e de dispersão. Dessa forma, atualmente é possível ter uma inferência robusta contra outliers pela admissão de distribuições de caudas pesadas. Também, as pressuposições sobre curtose e assimetria podem ser alteradas pelo uso dos efeitos aleatórios no componente de dispersão. O algoritmo de ajuste não requer distribuição a priori para os parâmetros nem quadratura para integração. Os HGLMM admitem o uso de distribuições para todos os efeitos aleatórios e isso enriquece grandemente essa classe de modelos.

A opção do ajuste dos vários fatores de efeitos aleatórios sob diferentes suposições de distribuição é de grande interesse e pode ser feito via HGLMM, ou seja, a definição dessas distribuições não precisa ficar confinada apenas na distribuição Normal. Essa flexibilidade era disponível apenas para os GLMM, ou seja, apenas para o fator aleatório de erros. Este aspecto pode conduzir a maior eficiência preditiva e de

seleção, especialmente no melhoramento de plantas, em que os modelos são constituídos de muitos fatores de efeitos aleatórios.

Os HGLMM permitem também a modelagem dos componentes de variância dos efeitos aleatórios e dos parâmetros de dispersão, tanto para os componentes de média quanto para os de variância. Assim, por exemplo, o modelo para variância residual inclui ambos os efeitos, fixos e aleatórios, em uma escala logarítmica. As distribuições para os componentes de variância não se restringem à Qui-Quadrado Inversa (como geralmente adotado na abordagem Bayesiana de distribuições conjugadas), mas advém da distribuição Gama com suas várias distribuições derivadas. Isso conduz também a maior flexibilidade na modelagem.

A metodologia HGLMM permite especificar  $y$  com distribuições de probabilidade além das tradicionais Normal, Binomial, Poisson e Binomial Negativa. Isto pode ser relevante para diversas aplicações práticas. Por exemplo, características de crescimento (diâmetro e altura) em espécies arbóreas são melhor descritas pela distribuição Weibull do que pela Normal. Nesse caso, a atribuição de uma distribuição Gama para  $y$  pode ser até mais eficiente, pois a Weibull é um caso particular da Gama Generalizada (Percontini et al., 2014).

Para a predição e a estimação via HIML/HG-BLUP os seguintes passos são necessários:

- Definição do modelo estatístico.
- Construção da função de verossimilhança hierárquica.
- Derivação das equações de modelos mistos hierárquicos.
- Derivação dos estimadores de componente de variância via verossimilhança perfilada ajustada.
- Desenvolvimento de um algoritmo iterativo eficiente.
- Implementação computacional eficiente.

No âmbito do melhoramento genético, as aplicações podem ser realizadas tanto no contexto fenotípico quanto genômico.

## Genética quântica

As palavras Quântica e Quantitativa estão associadas à quantidade e quantificação. A Mecânica Estatística é uma área da Física Estatística ou Física Quântica que apresenta importantes contribuições para a Estatística e Biometria. Como exemplo, podem ser citados os conceitos de Entropia, Negentropia, Espaço de Hilbert, Informação de Kullback-Leibler, Teorema H de Boltzmann e Distribuição de Gibbs para o algoritmo MCMC (Amostragem para Simulação Estocástica) (Resende, 2015).

Em física, a entropia é uma grandeza termodinâmica que mede o grau de irreversibilidade de um sistema, geralmente associada à denominação de desordem de um sistema termodinâmico. De acordo com a segunda lei da termodinâmica, trabalho pode ser convertido completamente em calor ou energia, mas energia térmica não pode ser completamente convertida em trabalho. Com a entropia procura-se mensurar a parcela de energia que não pode mais ser transformada em trabalho em transformações termodinâmicas à dada temperatura. A parcela de energia interna de um sistema em seu equilíbrio termodinâmico, que não pode mais ser convertida em trabalho à temperatura de equilíbrio, pode ser determinada pelo produto da entropia  $S$  pela temperatura absoluta  $T$  do sistema no respectivo estado.

Em mecânica estatística clássica, o Teorema-H, introduzido por Boltzmann (1872), descreve a tendência de aumento na quantidade  $H$ , a qual representa a entropia da termodinâmica. O Teorema-H está associado à segunda lei da termodinâmica, fundamentada nos processos irreversíveis. A medida de informação entrópica  $S_H$  propicia uma solução exata sob equilíbrio estatístico. A distribuição que maximiza a entropia, sujeita a restrições, é a distribuição de Boltzmann.

A entropia refere-se à medida de incerteza ou imprevisibilidade de uma variável aleatória ou de um sistema físico. É um conceito usado na Teoria de Informação e quantifica o valor esperado de informação, sendo, portanto, equivalente ao conteúdo de informação. Para uma variável com distribuição Normal a entropia é dada por  $\frac{1}{2} \ln(2\pi e\sigma^2)$ . O termo negentropia refere-se à ordem ou entropia negativa. O princípio da máxima entropia tem sido usado para derivar as expressões matemáticas da Genética de Populações dos caracteres quantitativos sob equilíbrio, mutação, seleção, migração (fluxo gênico) e deriva genética (Resende, 2015).

Um modelo matemático geral para o equilíbrio genético em populações, baseado no princípio da máxima entropia, foi apresentado por Wang et al. (2002). Provou-se que a distribuição de probabilidade da máxima entropia foi equivalente a Lei do Equilíbrio de Hardy-Weinberg. Mostrou-se também que a população atinge o equilíbrio genético quando a entropia dos genótipos na população atinge o máximo valor possível. Isto indica que cruzamentos aleatórios na população é um processo irreversível, o qual aumenta a entropia genotípica da população, ao passo que a endogamia e a seleção diminui. No melhoramento genético a seleção e/ou endogamia são usadas para diminuir a entropia da população e o cruzamento para aumentá-la. Assim, o melhoramento atua por meio da regulação da entropia da população.

Em 2012, pela primeira vez, demonstrações teóricas detalhadas foram realizadas por Smith (2012) usando a Teoria da Informação via entropias da distribuição de frequências alélicas para caracterizar mutação, seleção, deriva genética e fluxo gênico. Também o desequilíbrio de ligação ( $r^2$ ) foi abordado e estabelecidas as relações entre  $r^2$  e  $I$ , sendo  $I$  informação mútua.

A compreensão da evolução das frequências alélicas de uma população pode ser interpretada como um processo biológico cujos mecanismos são exatamente correspondentes às medidas teóricas de informação e as técnicas da teoria de informação podem agregar e simplificar a análise teórica de alguns processos evolutivos (e de melhoramento via seleção) experimentados pelas populações. As conexões entre Genética de Populações e Teoria de Informação são feitas por meio do uso de várias quantidades baseadas em informação, as quais são definidas por Resende (2015).

## **Refinamento da seleção genômica pelo uso de QTNs em lugar de SNPs**

A mutação causal de uma variação genética em nível de nucleotídeo (os QTNs) poderá ser acessada em um futuro próximo. Assim, a seleção genômica poderá ser aperfeiçoada pelo uso direto dos QTNs em lugar dos SNPs. O uso dos QTNs trará as seguintes vantagens (Resende, 2015):

- A seleção genômica ampla (GWS) não dependerá do desequilíbrio de ligação, pois o QTN será acessado diretamente e não via marcadores, isto aumentará a durabilidade da predição genômica, a qual será útil também no longo prazo.
- A predição genômica poderá ter validade (transferibilidade) por meio de diferentes populações e espécies em um mesmo gênero.
- A predição genômica usará QTNs específicos para cada caráter, ao contrário do G-BLUP via SNPs, o qual usa a mesma matriz de parentesco G para todas as características.
- Os índices de seleção multicaracterísticos ponderarão diretamente os QTNs e não as características fenotípicas.
- A seleção genômica poderá usar um menor número de gerações (apenas as últimas) para a composição da matriz G, isto trará maior ganho genético e menor quantidade de dados a serem processados.
- As frequências alélicas dos QTNs serão acessadas diretamente e não via desequilíbrio de ligação com SNPs.

## Referências

- ALVES, R. S. **BLUP via modelos de normas de reação na avaliação da interação genótipos x ambientes em plantas**. Viçosa: UFV, 2016.
- ALVES, R. S.; ROCHA, J. R. A. S. C.; TEODORO, P. E.; RESENDE, M. D. V.; HENRIQUES, E. P.; SILVA, L. A.; CARNEIRO, P. C. S.; BHERING, L. L. Multiple-trait BLUP: a suitable strategy for genetic selection of *Eucalyptus*. **Tree Genetics & Genomes**, v. 14, p. 77, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-018-1292-7>.
- BAUDOUIN, L.; BARIL, C.; CLEMENT-DEMANGE, A.; LEROY, T.; PAULIN, D. Recurrent selection of tropical tree crops. **Euphytica**, v. 96, n. 1, p. 101-114, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1002908918879>.
- BOLDMAN, K. G.; KRIESE, L. A.; VAN VLECK, L. D.; KACHMAN, S. D. **A manual for use of MTDFREML: a set of programs to obtain estimates of variances and covariances**. Washington: USDA, ARS, 1993.
- BOLTZMANN, L. Further studies on the thermal equilibrium of gas molecules. **Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, Wien II**, v. 66, p. 275-370, 1872.
- BORRALHO, N. M. G.; JARVIS, S. F.; POTTS, B. M. Multivariate restricted maximum likelihood estimation of genetic parameters for diameter at 3 to 5 years in the *Eucalyptus globulus* base population in Australia. In: POTTS, B. M.; BORRALHO, N. M. G.; REID, J. B.; CROMER, R. N.; TIBBITS, W. N.; RAYMOND, C. A. **Eucalypt plantations: improving fiber yield and quality: proceedings CRCTHF-IUFRO conference**, Hobart, Tasmania. Australia: CRC for Temperate Hardwood Forestry, 1995.
- BUENO FILHO, J. S. S. **Modelos mistos na predição de valores genéticos aditivos em testes de progênes florestais**. Piracicaba: ESALQ, 1997.
- BUENO FILHO, J. S. S. **Seleção combinada versus seleção sequencial no melhoramento de populações florestais**. Piracicaba: ESALQ, 1992.
- COMSTOCK, R.; ROBINSON, H. F.; HARVEY, P. H. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. **Agronomy Journal**, v. 41, p. 360-367, 1949.
- CORNELLIUS, J. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. **Canadian Journal of Forestry Research**, v. 24, p. 371-379, 1994. DOI: <https://doi.org/10.1139/x94-050>.
- DUARTE, J. B. **Sobre o emprego e a análise estatística do delineamento em blocos aumentados no melhoramento genético vegetal**. Piracicaba: ESALQ, 2000.
- ELDRIDGE, K.; DAVIDSON J.; HARDWOOD, H.; WYK, G. **Eucalypt domestication and breeding**. Oxford: Clarendon Press, 1993.
- FONSECA, S. M.; RESENDE, M. D. V.; ALFENAS, A. C.; GUIMARÃES, L. M. S.; ASSIS, T. F.; GRATTAPAGLIA, D. **Manual prático de melhoramento genético do eucalipto**. Viçosa: Ed. UFV, 2010.
- GILMOUR, A. R.; CULLIS, B. R.; WELHAM, S. J.; THOMPSON, R. **ASREML program user manual**. Australia: Orange Agricultural Institute, NSW Agriculture, 1998.

GILMOUR, A. R.; THOMPSON, R.; CULLIS, B. R. Average information reml: an efficient algorithm for variance parameter estimation in linear mixed models. **Biometrics**, v. 51, p. 1440-1450, 1995.

GRATTAPAGLIA, D.; RESENDE, M. D. V. Genomic selection in forest tree breeding. **Tree Genetics & Genomes**, v. 7, p. 241-255, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0328-4>.

HENDERSON, C. R. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. **Biometrics**, v. 32, p. 69-83, 1976. DOI: <https://doi.org/10.2307/2529339>.

HENDERSON, C. R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. **Biometrics**, v. 31, n. 2, p. 423-447, 1975a. DOI: <https://doi.org/10.2307/2529430>.

HENDERSON, C. R. Sire evaluation and genetic trends. In: Animal breeding and genetics symposium in honor of J. Lush. Champaign: American Society of Animal Science, 1973.

HENDERSON, C. R. Use of all relatives in intraherd prediction of breeding values and producing abilities. **Journal of Dairy Science**, v. 58, p. 1910-1916, 1975b. DOI: [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(75\)84808-9](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(75)84808-9).

JOHNSON, D. L.; THOMPSON, R. Restricted maximum likelihood estimation of variance components for univariate animal models using sparse matrix techniques and average information. **Journal of Dairy Science**, v. 78, p. 449-456, 1995. DOI: [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(95\)76654-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(95)76654-1).

KAGEYAMA, P. Y.; VENCOVSKY, R. Variação genética em progênies de uma população de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. **IPEF**, v. 24, p. 9-26, 1983.

LEE, Y.; NELDER, J. A.; PAWITAN, Y. **Generalized linear models with random effects**. Boca Raton: Chapman and Hall/CRC Press, 2017.

LEE, Y.; NELDER, J. A. Likelihood inference for models with unobservables: another view. **Statistical Science**, v. 24, p. 255-269, 2009a. DOI: <https://doi.org/10.1214/09-STS277>.

LEE, Y.; NELDER, J. A. Rejoinder: Likelihood inference for models with unobservables: another view. **Statistical Science**, v. 24, p. 294-302, 2009b. DOI: <https://doi.org/10.1214/09-STS277REJ>.

LEE, Y.; NOH, M. Modelling random effect variance with double hierarchical generalized linear models. **Statistical Modelling**, v. 12, p. 487-502, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1177/1471082X12460132>

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.

MEYER, K. DFREML - a set of programs to estimate variance components under an individual animal model. **Journal of Dairy Science**, v. 71, n. 2, p. 33-34, 1988. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-0302\(88\)79977-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0302(88)79977-4).

MISZTAL, I.; PÉREZ-ENCISO, M. Sparse matrix inversion for restricted maximum likelihood estimation of variance components by expectation-maximization. **Journal of Dairy Science**, v. 76, p. 1479-1483, 1993. DOI: [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(93\)77478-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(93)77478-0).

PATTERSON, H. D.; THOMPSON, R. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. **Biometrika**, v. 58, p. 545-554, 1971. DOI: <https://doi.org/10.2307/2334389>.

PERCONTINI, A.; SILVA, F. S. G.; RAMOS, M. W. A.; VENANCIO, R.; CORDEIRO, G. M. A. distribuição Gama Weibull Poisson aplicada a dados de sobrevivência. **TEMA**, v. 15, p. 165-176, 2014. DOI: <https://doi.org/10.5540/tema.2014.015.02.0165>.

PEREIRA, M. B.; VENCOSKY, R. Limites da seleção recorrente. I. Fatores que afetam o acréscimo das frequências alélicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 23, p. 769-780, 1988.

PIRES, I. E.; CRUZ, C. D.; BORGES, R. C. G.; REGAZZI, A. J. Índice de seleção combinada aplicado ao melhoramento genético de *Eucalyptus* spp. **Revista Árvore**, v. 20, p. 191-197, 1996.

RAYMOND, C. A. Genetic control of wood and fiber traits in Eucalyptus. In: POTTS, B. M.; BORRALHO, N. M. G.; REID, J. B.; CROMER, R. N.; TIBBITS, W. N.; RAYMOND, C. A. **Eucalypt plantations: improving fiber yield and quality**. Hobart: CRC for Temperate Hardwood Forestry, p. 49-52, 1995.

RESENDE, M. D. V. **Análise estatística de modelos mistos via REML/BLUP no melhoramento de plantas perenes**. Colombo: Embrapa Florestas, 2000a.

RESENDE, M. D. V. Avanços da genética biométrica florestal. In: BANDEL, G.; VELLO, N. A.; MIRANDA FILHO, J. B. **Encontro sobre temas de genética e melhoramento: genética biométrica vegetal**. Piracicaba: ESALQ, 1997.

RESENDE, M. D. V. Correções nas expressões do progresso genético com seleção em função da amostragem finita dentro de famílias e populações e implicações no melhoramento florestal. **Boletim de Pesquisa Florestal**, n. 22/23, p. 61-77, 1991.

RESENDE, M. D. V. Delineamento de experimentos de seleção para a maximização da acurácia seletiva e progresso genético. **Revista Árvore**, v. 19, n. 4, p. 479-500, 1995.

RESENDE, M. D. V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, Colombo: Embrapa Florestas, 2002.

RESENDE, M. D. V. **Genética quantitativa e de populações**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2015.

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

RESENDE, M. D. V. **Inferência bayesiana e simulação estocástica (amostragem de Gibbs) na estimação de componentes de variância e valores genéticos em plantas perenes**. Colombo: Embrapa Florestas, 2000b.

RESENDE, M. D. V. **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007a.

RESENDE, M. D. V. **Predição de valores genéticos, componentes de variância, delineamentos de cruzamento e estrutura de populações no melhoramento florestal**. Curitiba: UFPR, 1999.

RESENDE, M. D. V. **Selegen-REML/BLUP: sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007b.

RESENDE, M. D. V. Software Selegen-REML/BLUP: a useful tool for plant breeding. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 16, p. 330-339, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/1984-70332016v16n4a49>.

- RESENDE, M. D. V.; ASSIS, T. F. Seleção recorrente recíproca entre populações sintéticas multi-espécies (SRR-PSME) de eucalipto. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 57, p. 57-60, 2008.
- RESENDE, M. D. V.; AZEVEDO, C. F.; SILVA, F. F.; NASCIMENTO, M.; GOIS, I. B.; ALVES, R. S. **Modelos hierárquicos generalizados lineares mistos (HGLMM), máxima verossimilhança hierárquica (HIML) e HG-BLUP: unificação das três classes de inferência (frequentista, fisheriana e bayesiana) na análise estatística em biometria e genética**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2018.
- RESENDE, M. D. V.; BARBOSA, M. H. P. **Melhoramento genético de plantas de propagação assexuada**. Colombo: Embrapa Florestas, 2005.
- RESENDE, M. D. V.; BIELE, J. Estimação e predição em modelos lineares generalizados mistos com variáveis binomiais. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 20, p. 30-65, 2002.
- RESENDE, M. D. V.; DIAS, L. A. S. Aplicação da metodologia de modelos mistos (REML/BLUP) na estimação de parâmetros genéticos e predição de valores genéticos aditivos e genotípicos em espécies frutíferas. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 22, n. 1, p. 44-52, 2000.
- RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 37, n. 3, p. 182-194, 2007.
- RESENDE, M. D. V.; DUDA, L. L.; GUIMARÃES, P. R. B.; FERNANDES, J. S. C. Análise de modelos lineares mistos via inferência Bayesiana. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 19, p. 41-70, 2001.
- RESENDE, M. D. V.; FERNANDES, J. S. C. Procedimento BLUP individual para delineamentos experimentais aplicados ao melhoramento florestal. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 17, p. 89-107, 1999.
- RESENDE, M. D. V.; HIGA, A. R. Estratégia de melhoramento para eucalipto visando a seleção de híbridos. **Boletim de Pesquisa Florestal**, v. 20, n. 21, p. 1-20, 1990.
- RESENDE, M. D. V.; HIGA, A. R. Maximização da eficiência da seleção em testes de progênies de *Eucalyptus* através da utilização de todos os efeitos do modelo matemático. **Boletim de Pesquisa Florestal**, v. 28, n. 29, p. 37-55, 1994.
- RESENDE, M. D. V.; HIGA, A. R.; LAVORANTI, O. J. Predição de valores genéticos no melhoramento de *Eucalyptus*: melhor predição linear. **Sociedade Brasileira de Silvicultura**, p. 144-147, 1993.
- RESENDE, M. D. V.; LOPES, P. S.; SILVA, R. L.; PIRES, I. L. Seleção genômica ampla (GWS) e maximização da eficiência do melhoramento genético. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 56, p. 63-77, 2008.
- RESENDE, M. D. V.; PRATES, D. F.; JESUS, A.; YAMADA, C. K. Estimação de componentes de variância e predição de valores genéticos pelo método da máxima verossimilhança restrita (REML) e melhor predição linear não viciada (BLUP) em *Pinus*. **Boletim de Pesquisa Florestal**, v. 32, n. 33, p. 18-45, 1996.
- RESENDE, M. D. V.; REZENDE, G. D. S. P.; FERNANDES, J. S. C. Regressão aleatória e funções de covariância na análise de medidas repetidas. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 19, p. 21-40, 2001.

RESENDE, M. D. V.; SILVA, F. F.; AZEVEDO, C. F. **Estatística matemática, biométrica e computacional: modelos mistos, multivariados, categóricos e generalizados (REML/BLUP), inferência bayesiana, regressão aleatória, seleção genômica, QTL-GWAS, estatística espacial e temporal, competição, sobrevivência.** Visconde do Rio Branco: Suprema, 2014.

RESENDE, M. D. V.; SILVA, F. F.; LOPES, P. S.; AZEVEDO, C. F. **Seleção genômica ampla (GWS) via modelos mistos (REML/BLUP), inferência bayesiana (MCMC), regressão aleatória multivariada (RRM) e estatística espacial.** Viçosa: UFV, 2012.

RESENDE, M. D. V.; STRINGER, J. K.; CULLIS, B. C.; THOMPSON, R. Joint modelling of competition and spatial variability in forest field trials. **Brazilian Journal of Mathematics and Statistics**, v. 23, n. 2, p 7-22, 2005.

RESENDE, M. D. V.; STURION, J. A. Análise estatística espacial de experimentos via modelos mistos individuais com erros modelados por processos ARIMA em duas dimensões. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 21, p. 7-33, 2003.

RESENDE, M. D. V.; STURION, J. A. **Análise genética de dados com dependência espacial e temporal no melhoramento de plantas perenes via modelos geoestatísticos e de séries temporais empregando REML/BLUP individual.** Colombo: Embrapa Florestas, 2001.

RESENDE, M. D. V.; STURION, J. A.; MENDES, S. **Genética e melhoramento da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hill).** Colombo: Embrapa Florestas, 1995.

RESENDE, M. D. V.; THOMPSON, R. Factor analytic multiplicative mixed models in the analysis of multiple experiments. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 22, p. 1-22, 2004.

RESENDE, M. D. V.; THOMPSON, R. **Multivariate spatial statistical analysis of multiple experiments and longitudinal data.** Colombo: Embrapa Florestas, 2003.

RESENDE, M. D. V.; THOMPSON, R.; WELHAM, S. Multivariate spatial statistical analysis of longitudinal data in perennial crops. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 24, p. 147- 169, 2006.

RESENDE, M. D. V.; OLIVEIRA, E. B. Sistema Selegen - Seleção genética computadorizada para o melhoramento de espécies perenes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 32, n. 9, p. 931-939, 1997.

REZENDE, G. D. S. P.; BERTOLUCCI, F. L. G.; RAMALHO, M. A. P. Eficiência da seleção precoce na recomendação de clones de eucalipto avaliados no norte do Espírito Santo e Sul da Bahia. **Cerne**, v. 1, n. 1, p. 45-50, 1994.

ROBINSON, D. L.; THOMPSON, R.; DIGBY, P. G. N. **REML: a program for the analysis of non-orthogonal data by restricted maximum likelihood.** Wien: COMPSTAT, Physica Verlag, p. 231-232, 1982.

SMITH, R. D. **Information theory and population genetics.** Ithaca: Cornell University, arXiv:1103.5625, 2012.

THOMPSON, R. Maximum likelihood estimation of variance components. **Mathematische Operationsforschung und Statistik, Series Statistics**, v. 11, p. 545-561, 1980.

THOMPSON, R. Relationship between the cumulative difference and best linear unbiased predictor methods of evaluating bulls. **Animal Production**, v. 23, p. 15-24, 1976.

THOMPSON, R. Sire evaluation. **Biometrics**, v. 35, p. 339-353, 1979.

- THOMPSON, R. The estimation of heritability with unbalanced data. **Biometrics**, v. 33, p. 485-504, 1977.
- THOMPSON, R. The estimation of variance and covariance components when records are subject to culling. **Biometrics**, v. 29, p. 527-550, 1973.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G. P. **Melhoramento e produção do milho**. 2 ed. Campinas: Fundação Cargill, 1987.
- VERNEQUE, R. S.; VALENTE, J. Avaliação genética de vacas e touros. In: VALENTE, J.; DURÃES, M. C.; MARTINEZ, M. L.; TEIXEIRA, N. M. **Melhoramento genético de bovinos de leite**. Juiz de Fora: Embrapa Gado de Corte, p. 127-154. 2001.
- VIGNERON, P. Création et amélioration de variétés hybrides d'eucalyptus au Congo. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 234, n.4, p. 29-42, 1992.
- WANG, X. L.; YUAN, Z. F.; GUO, M. C.; SONG, S. D.; ZANG, Q. Q.; BAO, Z. M. Maximum entropy principle and population genetics equilibrium. **Acta Genetica Sinica**, v. 29, p. 562-564, 2002.
- WHITE, T. L.; HODGE, G. R. **Predicting breeding values: with applications in forest tree improvement**. London: Kluwer Academic Publishers, 1989.