

Modelo genético-estatístico para estimação de componentes da variação genética e parâmetros genéticos em testes de progênie com indivíduos repetidos clonalmente

MARCOS DEON VILELA DE RESENDE*
ANTONIO JOSÉ DE ARAÚJO**

RESUMO

Neste trabalho são apresentados modelos biométricos adequados ao estudo da variabilidade genética em testes de procedência/progênie com indivíduos repetidos clonalmente, de acordo com um delineamento experimental. São apresentados estimadores para os componentes de variância genética (aditiva e dominante), coeficientes de herdabilidade, valores genéticos e valores genotípicos. Tais estimadores são apresentados de acordo com várias estratégias de seleção e propagação do material selecionado. O trabalho baseia-se em delineamentos de cruzamento comumente utilizados no melhoramento aplicado, tais como aqueles que geram famílias de meio-irmãos ou de irmãos germanos. Assim, é de grande utilidade e deverá contribuir para o melhor entendimento da base genética de caracteres quantitativos, bem como para maior eficiência nos processos seletivos.

Palavras-chave: modelos biométricos, parâmetros genéticos, valores genéticos, seleção

ABSTRACT

Genetic-statistic model for genetic variance components and genetic parameters estimation in progeny tests with individuals clonally replicated. In this paper, biometric models for study of genetic variation in provenance/progeny tests with individuals clonally replicated are presented. Estimators for genetic variance components, heritability, genetic values and genotypic values are also presented, according to selection and propagation strategies. These formulations are based on mating designs commonly used in applied breeding, like that polycross and single pair matings. The developments will be of great value in understanding genetic base of quantitative traits as well as in efficiency of selection procedures.

Key words: biometrical models, genetic parameters, breeding values, selection

INTRODUÇÃO

O domínio das técnicas de propagação vegetativa de espécies florestais tem contribuído significativamente para o aumento da produtividade florestal. O sucesso de empreendimentos baseados em florestas clonais tem sido relatado a partir de 1970, em uma série de países (FERREIRA, 1992).

* Eng. Agrônomo, M.Sc., Pesquisador da EMBRAPA/CNPFFlorestas.

** Eng. Florestal, Ph.D., Professor do Departamento de Silvicultura e Manejo, UFPR

Assim, a principal utilidade da técnica tem sido o seu emprego na fixação de genótipos superiores, com vistas aos plantios clonais.

Outros usos da técnica de propagação vegetativa, a nível de pesquisa e experimentação, têm sido relatados, quais sejam: obtenção de informações sobre componentes da variação genética (BURDON & SHELBOURNE, 1974); seleção de indivíduos em testes de progênies, com base em médias de produtividade (BURDON, 1992; SHELBOURNE, 1992); estimação de valores genotípicos (RESENDE & HIGA, 1992).

Apesar de todas estas possibilidades, procedimentos para estimação de parâmetros genéticos e seleção em testes de progênies com indivíduos repetidos clonalmente têm sido escassos. FOSTER & SHAW (1988) apresentaram um processo para estimação dos componentes da variação genética na presença de indivíduos repetidos clonalmente. Entretanto, estes autores utilizaram um delineamento clássico (NC State Design II, COCKERHAM, 1963), o qual não é muito usual em programas aplicados de melhoramento, quando comparado à utilização de famílias de meio-irmãos e irmãos germanos.

Por outro lado, tem-se notado a demanda por procedimentos biométricos diretamente aplicáveis em programas práticos de melhoramento, tais como aquele proposto por SHELBOURNE (1992), baseado em repetições clonais de indivíduos em testes de progênies de meio-irmãos e irmãos germanos. Métodos aplicáveis em estudos de variação genética e controle genético de caracteres envolvendo diferentes populações, progênies e indivíduos repetidos clonalmente, também têm sido demandados.

Com base no exposto, o presente trabalho tem como objetivos apresentar um modelo genético-estatístico e um delineamento experimental para a estimação de parâmetros genéticos, bem como procedimentos para seleção em testes de progênies com indivíduos repetidos clonalmente.

METODOLOGIA

MODELO GENÉTICO

Considerou-se o modelo $G = A + D$, em que G é o valor genotípico, A é o valor aditivo e D é o desvio associado à dominância gênica. Portanto, neste modelo, que ignora os efeitos epistáticos, a variância genética total (V_G) entre indivíduos de uma população pode ser expressa como:

$$V_G = V_A + V_D$$

onde:

V_A = variância genética aditiva

V_D = variância genética dominante

MODELO LINEAR GERAL

Considere-se a avaliação de indivíduos repetidos clonalmente, indivíduos esses pertencentes a diferentes famílias que, por sua vez, pertencem a diferentes procedências ou populações. Visando obter o máximo possível de

informações e precisão na avaliação dos indivíduos, recomenda-se a distribuição dos propágulos de cada indivíduo em várias parcelas (repetições) com várias plantas. É desejável também a adoção de um esquema hierárquico de indivíduos dentro de família e família dentro de procedências. Nesta situação, empregando-se o delineamento de blocos casualizados, o seguinte modelo linear pode ser especificado:

$$Y_{ijklm} = \mu + p_i + f_{j(i)} + b_k + pb_{ik} + fb_{j(i)k} + c_{l(j(i))} + cb_{l(j(i))k} + e_{ijklm} \quad (1)$$

onde:

Y_{ijklm} = observação referente ao propágulo m do clone l da família j da procedência i no bloco k

μ = média geral

p_i = efeito da procedência i, $i = 1, 2, \dots, p$

$f_{j(i)}$ = efeito da progênie j dentro da procedência i, $j = 1, 2, \dots, f$

b_k = efeito do bloco k, $k = 1, 2, \dots, b$

pb_{ik} = interação da procedência i com o bloco k

$fb_{j(i)k}$ = interação da família j dentro da procedência i com o bloco k

$c_{l(j(i))}$ = efeito do clone l dentro da família j dentro da procedência i, $l = 1, 2, \dots, c$

$cb_{l(j(i))k}$ = efeito da interação do clone lji com o bloco k

e_{ijklm} = efeito do propágulo m do clone l da família j da procedência i no bloco k, $m = 1, 2, \dots, n$

Considerou-se no modelo todos os efeitos como aleatórios, com exceção da média geral.

A análise dos dados obtidos a partir deste delineamento pode ser realizada em duas etapas: inicialmente a nível de famílias dentro de procedências e, posteriormente, a nível de procedências.

MODELOS LINEARES PARA ANÁLISE DE FAMÍLIAS DENTRO DE CADA PROCEDÊNCIA ISOLADA

a) Experimentos com várias plantas por parcela

$$Y_{jklm} = \mu + f_j + b_k + fb_{jk} + c_{l(j)} + cb_{l(j)k} + e_{ijklm} \quad (2)$$

b) Experimentos com uma planta por parcela

$$Y_{jkl} = \mu + f_j + b_k + fb_{jk} + c_{l(j)} + cb_{l(j)k} \quad (3)$$

MODELO LINEAR PARA ANÁLISE DE PROCEDÊNCIA

$$Y_{ik} = \mu + P_i + b_k + pb_{ik} \quad (4)$$

Na derivação das esperanças de quadrados médios, empregou-se processo descrito por BENNET & FRANKLIN (1963).

RESULTADOS

ANÁLISE DE VARIÂNCIA, ESPERANÇA DE QUADRADOS MÉDIOS E TESTES DOS EFEITOS

Nas Tabelas 1, 2, 3 e 4 são apresentadas as esperanças de quadrados médios associados aos modelos (1), (2), (3) e (4), respectivamente.

Tabela 1 - Esperança matemática dos quadrados médios [E(QM)] associados ao modelo 1 em teste de procedência/progênie com indivíduos repetidos clonalmente

Table 1 - Expected mean squares [E(QM)] for model 1 in a provenance/progeny test with individuals clonally replicated

F.V.	QM	E(QM)	F
blocos (B) blocks (B)	Q ₁		
procedências (P) provenances (P)	Q ₂	$V_E + nV_{(C/F/P) \times B} + ncV_{(F/P) \times B} + nbV_{C/P} + ncbV_{F/P} + ncfV_{PB} + ncbV_P$	Q ₂ + Q ₇ Q ₃ + Q ₄
B x P	Q ₃	$V_E + nV_{(C/F/P) \times B} + ncV_{(F/P) \times B} + ncfV_{PB}$	Q ₃ / Q ₇
famílias(F)/P families (F)/P	Q ₄	$V_E + nV_{(C/F/P) \times B} + ncV_{(F/P) \times B} + nbV_{C/P} + ncbV_{F/P}$	Q ₄ + Q ₇ Q ₄ + Q ₆
(F/P) x B	Q ₅	$V_E + nV_{(F/P) \times B} + ncV_{(F/P) \times B}$	Q ₇ / Q ₆
clones/F/P	Q ₆	$V_E + nV_{(C/F/P) \times B} + nbV_{C/P}$	Q ₃ / Q ₇
(C/F/P) x B	Q ₇	$V_E + nV_{(C/F/P) \times B}$	Q ₇ / Q ₈
dentro/within	Q ₈	V _E	-

Tabela 2 - Esperança matemática dos quadrados médios [E(QM)] associados ao modelo 2 em teste de progênie com indivíduos repetidos clonalmente e parcelas com várias plantas

Table 2 - Expected mean squares [E(QM)] for model 2 in a progeny test with individuals clonally replicated and several plants per plot

F.V.	QM	E(QM)	F
blocos (B) blocks (B)	Q ₁		
famílias(F) families (F)	Q ₂	$V_E' + nV_{(C/F) \times B} + ncV_{FB} + nbV_{CF} + ncbV_F$	Q ₂ + Q ₅ Q ₃ + Q ₄
F x B	Q ₃	$V_E' + nV_{(C/F) \times B} + ncV_{FB}$	Q ₄ / Q ₅
clones/F	Q ₄	$V_E' + nV_{(C/F) \times B} + nbV_{CF}$	Q ₃ / Q ₅
(C/F) x B	Q ₅	$V_E' + nV_{(C/F) \times B}$	Q ₅ / Q ₆
dentro /within	Q ₆	V _E '	-

Tabela 3 - Esperança matemática dos quadrados médios [E(QM)] associados ao modelo 3 em teste de progênie com indivíduos repetidos clonalmente e parcelas com uma planta
 Table 3 - Expected mean squares [E(QM)] for model 3 in a progeny test with individuals clonally replicated and one plant per plot

F.V.	QM	E(QM)	F
blocos (B) blocks (B)	Q ₁		
famílias(F)/P families (F)/P	Q ₂	$V'_{(CF) \times B} + cV_{PB} + bV_{CF} + cbV_F$	$Q_2 + Q_3$ $Q_1 + Q_3$
F x B	Q ₄	$V'_{(CB) \times B} + cV_{FB}$	
clones/F	Q ₃	$V'_{(CF) \times B} + bV_{CF}$	Q_3 / Q_5
(C/F) x B	Q ₅	$V'_{(CB) \times B}$	

Tabela 4 - Esperança matemática dos quadrados médios [E(QM)] associados ao modelo 4 em teste de procedências com análise ao nível de médias de procedências
 Table 4 - Expected mean squares [E(QM)] for model 4 in a provenance test with analysis at level of provenance means

F.V.	QM	E(QM)	F
blocos (B) blocks (B)	Q ₁		
procedências (P) provenances(P)	Q ₂	$V_{PB} + bV_p$	Q_2 / Q_3
B x P	Q ₃	V'_{PB}	

Quanto ao teste F e testes de diferenças entre médias, o seguinte pode ser dito em relação ao efeito de procedências: a) com número igual de progênie/procedência (ou observações por procedência), os testes devem seguir o modelo 4 (Tabela 4); b) com número desigual de progênies (ou observações) por procedência, o modelo 4 não deve ser utilizado, uma vez que as médias de procedências serão estimadas com diferentes precisões, e portanto não podem ser comparadas empregando-se um resíduo comum. Neste caso, recomenda-se então, a utilização do modelo 1, sendo que o teste F para comparação de procedências será inexato (Tabela 1). Neste caso, os graus de liberdade do denominador de F devem ser calculados pela fórmula de SATTERTHWAITTE (1946), conforme adaptado de TIETJEN & MOORE (1968):

$$g.l. = \frac{(Q_3 + Q_4 - Q_7)^2}{\frac{(Q_3)^2}{g.l._3} + \frac{(Q_4)^2}{g.l._4} + \frac{(Q_7)^2}{g.l._7}}$$

Há que se ressaltar que, com número desbalanceado de progênies por procedência, o coeficiente do componente de variância V_{bb} (Tabela 1) diferirá para as fontes procedências e bloco x procedência (TORGGGLER, 1987) e, portanto, o teste F pela fórmula apresentada é apenas aproximado.

Uma opção para teste exato da significância do efeito procedência surge quando a fonte de variação bloco x procedência é não significativa ou negligível. Neste caso, o efeito procedência pode ser testado diretamente contra o quadrado médio da fonte de variação progênie/procedência.

Nestes casos de desbalanceamento, a comparação entre médias de procedências é imprecisa. LAND *et al.* (1987) propõem que sejam realizadas repetidas análises tomando-se grupos aleatórios de progênies por procedência e posterior ponderação das estimativas obtidas de cada grupo. Neste caso, o número de famílias em cada grupo seria aquele associado à procedência com o menor número. Conforme o exposto pode-se concluir que a melhor solução é evitar o desbalanceamento, por ocasião da implantação do experimento. Entretanto, isto nem sempre é possível do ponto de vista prático. Os comentários realizados são válidos para situações de testes de procedência/progênie, de maneira geral, e não apenas para casos em que os indivíduos são repetidos clonalmente.

ESTIMAÇÃO DOS COMPONENTES DA VARIÂNCIA GENÉTICA E PARÂMETROS GENÉTICOS

Com base no modelo genético considerado, tem-se as seguintes igualdades:

$$\begin{aligned}
 V_E = V' = V_{ad} & \text{ - variância ambiental entre plantas dentro de parcela} \\
 V_{C/F} = V_{CF} & \text{ - variância genética entre clones dentro de famílias,} \\
 & \text{equivalente a } (1 - r) V_A + (1 - \mu) V_D, \text{ onde } r \text{ equivale ao} \\
 & \text{dobro do coeficiente de parentesco de Malecot e } \mu \\
 & \text{é o coeficiente de parentesco de dominância} \\
 & \text{(KEMPTHORNE, 1957). O valor de } r \text{ equivale a } 1/ \\
 & \text{4 para meio-irmãos e } 1/2 \text{ para irmãos germanos,} \\
 & \text{enquanto } \mu \text{ equivale a } 0 \text{ para meio-irmãos e } 1/4 \\
 & \text{para irmãos germanos.} \\
 V_{F/P} = V_F & \text{ - variância genética entre famílias, equivalendo a } rV_A \\
 & \text{+ } \mu V_D, \\
 V_P & \text{ - variância genética entre procedências, a qual inclui} \\
 & \text{efeitos aditivos e não aditivos.}
 \end{aligned}$$

As variâncias genética aditiva e dominante, no caso de famílias de meio-irmãos, podem ser estimadas como:

$$V_A = 4 V_F \text{ e } V_D = V_{CF} - 3V_F$$

e no caso de irmãos germanos, como:

$$V_D = 2 (V_{CF} - V_F) \text{ e } V_A = 3V_F - V_{CF}$$

De posse dessas estimativas, os seguintes coeficientes de herdabilidade podem ser estimados:

Modelo 1

- a) associados à propagação clonal - válidos para famílias de meio-irmãos e irmãos germanos

$$h^2_p = V_p / \left(V_p + \frac{V_{PB}}{b} + \frac{V_{FP}}{f} + \frac{V_{CFP}}{fc} + \frac{V_{FB}}{fb} + \frac{V_{(CFP)xB}}{cfb} + \frac{V_E}{ncfb} \right) \text{ her-}$$

dabilidade ao nível de médias de procedências

$$h^2_f = V_{FP} / \left(V_{FP} + \frac{V_{CFP}}{c} + \frac{V_{Fb}}{b} + \frac{V_{(CFP)xB}}{cb} + \frac{V_E}{ncb} \right) \text{ - herdabilidade}$$

ao nível de médias de famílias

$$h^2_{mf} = V_{CFP} / \left(V_{CFP} + \frac{V_{(CFP)xB}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right) \text{ - herdabilidade ao nível}$$

de médias de indivíduo dentro de famílias

$$h^2_{ni} = (V_p + V_{FP} + V_{CFP}) / \left(V_p + V_{FP} + V_{CFP} + \frac{V_{PB}}{b} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_{(CFP)xB}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right) \text{ -}$$

herdabilidade ao nível de médias de indivíduo, assumindo o componente de variância entre blocos como negligível

- b) Associados à propagação sexuada - progênicos de meio-irmãos

h^2_p = idem item anterior (a), porém aplicável somente à seleção de procedências individuais (ausência de cruzamento entre procedências selecionadas)

h^2_f = idem item anterior (a)

$$h^2_{mf} = 3V_{FP} / \left(V_{CFP} + \frac{V_{(CFP)}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{ni} = 4V_{FP} / \left(V_p + V_{FP} + V_{CFP} + \frac{V_{PB}}{b} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_{(CFP)xB}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

c) Associados à propagação sexuada - progênies de irmãos germanos
 $h^2_p = \text{idem item anterior (b)}$

$$h^2_f = [(3V_{F/P} - V_{C/F/P}) / 2] / \left(V_{F/P} + \frac{V_{C/F/P}}{c} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_{(C/F/P) \times B}}{cb} + \frac{V_E}{ncb} \right)$$

$$h^2_{mif} = [(3V_{F/P} - V_{C/F/P}) / 2] / \left(V_{C/F/P} + \frac{V_{(C/F/P) \times B}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{ma} = (3V_{F/P} - V_{C/F/P}) / \left(V_p + V_{F/P} + V_{C/F/P} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_{(C/F/P) \times B}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

Nas herdabilidades ao nível de médias de indivíduo, associadas à propagação sexuada (itens b e c), desconsiderou-se nos numeradores das expressões a variância genética aditiva presente na variação genética entre procedências.

Modelo 2

a) Associados à propagação clonal - válidos para famílias de meio-irmãos e irmãos germanos

$$h^2_f = V_F / \left(V_F + \frac{V_{C/F}}{c} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_{(C/F) \times B}}{cb} + \frac{V_E}{ncb} \right)$$

$$h^2_{mif} = V_{C/F} / \left(\frac{V_{C/F}}{b} + \frac{V_{(C/F) \times B}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{ma} = (V_{C/F} + V_F) / \left(V_{C/F} + V_F + \frac{V_{(C/F) \times B}}{b} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{ai} = (V_{C/F} + V_F) / (V_{C/F} + V_F + V_{(C/F) \times B} + V_{FB} + V_E)$$

• representando a herdabilidade no sentido amplo a nível de indivíduo

b) Associados à propagação sexuada - progênies de meio-irmãos

$h^2_f = \text{idem item (a) do Modelo 2}$

$$h^2_{mif} = 3V_F / \left(V_{C/F} + \frac{V_{(C/F) \times B}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{mi} = 4V_F / \left(V_{C/F} + V_F + \frac{V_{(C/F)xB}}{b} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{ri} = 4V_F / (V_{C/F} + V_F + V_{(C/F)xB} + V_{FB} + V_E)$$

• representando a herdabilidade no sentido restrito a nível de indivíduo

c) Associados à propagação sexuada - progênies de irmãos germanos

$$h^2_f = [(3V_{I/P} - V_{C/F}) 2] / \left(V_F + \frac{V_{C/F}}{c} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_{(C/F)xB}}{cb} + \frac{V_E}{ncb} \right)$$

$$h^2_{mif} = [(3V_F - V_{C/F}) 2] / \left(V_{C/F} + \frac{V_{(C/F)xB}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{mi} = (3V_F - V_{C/F}) / \left(V_{C/F} + V_F + \frac{V_{(C/F)xB}}{b} + \frac{V_{FB}}{b} + \frac{V_E}{nb} \right)$$

$$h^2_{ri} = (3V_F - V_{C/F}) / (V_{C/F} + V_F + V_{(C/F)xB} + V_{FB} + V_E)$$

Modelo 3

São expressões idênticas às apresentadas para o modelo 2, porém, desconsiderando-se o componente V_E .

Modelo 4

$$h^2_p + V_p / \left(V_p + \frac{V'_{pb}}{b} \right)$$

MÉTODOS DE SELEÇÃO

Além das modalidades de seleção associadas aos coeficientes de herdabilidade derivados no item anterior, outras mais eficientes, baseadas em índices de seleção, podem ser empregadas.

Estimação de valores genotípicos (V_{GP})

onde: $V_{GP} = h^2_{mif} (MI - MF) + h^2_f (MF - MP) + h^2_p (MP - MG)$

MI = média das observações de determinado indivíduo ou clone

MF = média das observações de determinada família

MP = média das observações de determinada procedência

MG = média geral do experimento

h^2_{mif} , h^2_f e h^2_p = estimadores definidos no item "a" de cada modelo

Estimação de valores genéticos (V_G)

$$V_G = h_{mf}^2 (MI - MF) + h_f^2 (MF - MP)$$

onde:

h_{mf}^2 e h_f^2 = estimadores definidos nos itens "b" e "c" dos modelos 1, 2 e 3

A partir do delineamento experimental apresentado, é possível melhorar a eficiência da seleção sob dois aspectos. O primeiro deles refere-se à possibilidade de seleção individual a nível de médias de observação, fato este que permite a seleção de indivíduos já testados (conforme conceito de BURDON, 1992). O segundo refere-se à possibilidade de seleção de clones com base em valores genotípicos, conforme sugerido por RESENDE & HIGA (1992).

A metodologia é extremamente útil no estudo de níveis de variabilidade genética para caracteres associados ao enraizamento de estacas e cultivo *in vitro*. Vários estudos têm sido realizados neste sentido, relatando a presença de variabilidade entre indivíduos (WILSON, 1992; DORAN *et al.*, 1992), entre famílias (WILSON, 1992; WYLLYAMS *et al.*, 1992a e b) e entre procedências (WYLLYAMS *et al.*, 1992a). Porém, esta distribuição dos níveis de variabilidade não tem sido quantificada, bem como modelos biométricos para seu estudo, em presença de indivíduos repetidos clonalmente, não têm sido difundidos. O presente modelo, adequado a casos em que existem repetições clonais de indivíduos, caso este, predominante em estudos biológicos *in vitro* é, portanto, de grande utilidade e deve ser utilizado.

CONCLUSÕES

O presente trabalho preenche uma lacuna existente no que diz respeito a modelos biométricos aplicáveis a situações de experimentação com indivíduos repetidos clonalmente, em delineamento de cruzamentos que geram famílias de meio-irmãos ou irmãos germanos. O mesmo fornece subsídios técnicos para a estimação de parâmetros genéticos e seleção em tal situação.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- BENNETT, C. A. & FRANKLIN, N. L. 1963. **Statistical analysis in chemistry and the chemical industry**. John Wiley & Sons, New York. 724 p.
- BURDON, R. D. 1992. Testing and selection: strategies and tactics for the future. In: LAMBETH, C & DVORAK, W. **Breeding Tropical Trees - IUFRO CONFERENCE**. Cali. Proceedings (In press).
- BURDON, R. D. & SHELBOURNE, C. J. A. 1974. The use of vegetative propagules for obtaining genetic information. **New Zealand Journal of Forest Science**, 4(2):418-425.

- COCKERHAM, C. C. 1963. Estimation of genetic variances. In: HANSON, W. D. & ROBINSON, A. F. **Statistical genetics and plant breeding**. National Academy of Science, USA. p. 53-94.
- DORAN, J. C.; CARTER, A. S. & MATHESON, A. C. 1992. Variation in root strike of Petford *Eucalyptus camaldulensis* clones. In: **Mass Production Technology For Genetically Improved Fast Growing Forest Tree Species**. Association Forêt Cellulose, Bordeaux. p. 407-414.
- FERREIRA, M. 1992. Melhoramento e a silvicultura intensiva clonal. **IPEF**, **45**:22-30.
- FOSTER, G. S. & SHAW, D. V. 1988. Using clonal replicates to explore genetic variation in a perennial plant species. **Theoretical and Applied Genetics**, **76**:788-794.
- KEMPTHORNE, O. 1957. **An introduction to genetic statistics**. New York: John Wiley. 545 p.
- LAND, S. B.; BONGARTEN, B. C. & TOLIVER, I. R. 1986. Genetic parameters and selection indices from provenance/progeny tests. In: **Workshop Of Genetics And Breeding Of Southern Forest Trees**. Gainesville, University of Florida. p. 59-47.
- RESENDE, M. D. V. de & HIGA, A. R. 1992. Estimaco de valores genéticos no melhoramento de *Eucalyptus*: Seleço em um carter com base em informaçes do indivduo e seus parentes. **Boletim de Pesquisa Florestal**. (no prelo).
- SATTERTHWAITE, F. E. 1946. An approximate distribution of estimates of variance components. **Biometric Bulletin**, **2**:110-114.
- SHELBOURNE, C. J. A. 1992. Genetic gains from different kinds of breeding populations and seed or plant production population. **South African Forestry Journal**, **160**:49-65.
- TIETJEN, G. L. & MOORE, R. H. 1968. On testing significance of components of variance in the unbalanced nested analysis of variance. **Biometrics**, **24**:423-429.
- TORGGLER, M. G. F. 1987. **Variaco genética em progênies dentro de procedências de *Eucalyptus saligna* Smith**. ESALQ/USP, Piracicaba. 200 p. Tese de mestrado.
- WILLYAMS, D.; WHITEMAN, P.; CAMERON, J. & CHANDLER, S. F. 1992. Inter-and intra-family variability of rooting capacity in micropropagated *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. In: **Mass Production Technology For Genetically Improved Fast Growing Forest Tree Species**. Association Forêt Cellulose, Bordeaux. p. 177-181.
- WILLYAMS, D.; MOOLJHUZEN, P.; VOLKER, P.; RAYMOND, C. & CHANDLER, S. F. 1992. Micropropagation of juvenile *Eucalyptus regnans*. In: **Mass Production Technology For Genetically Improved Fast Growing Forest Tree Species**. Association Forêt Cellulose, Bordeaux. p. 415-419.
- WILSON, P. J. 1992. The development of new clones of *Eucalyptus globulus* and *E. globulus* hybrids by stem cuttings propagation. In: **Mass Production Technology For Genetically Improved Fast Growing Forest Tree Species**. Association Forêt Cellulose, Bordeaux. p. 379-386.