

Melhoramento Genético de Plantas de Propagação Assexuada



Marcos Deon Vilela de Resende

Márcio Henrique Pereira Barbosa

Melhoramento Genético de Plantas de Propagação Assexuada

República Federativa do Brasil

Luiz Inácio Lula da Silva

Presidente

Ministério da Agricultura e do Abastecimento

Roberto Rodrigues

Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Conselho de Administração

Luís Carlos Guedes Pinto

Presidente

Silvio Crestana

Vice-Presidente

Alexandre Kalil Pires

Hélio Tollini

Ernesto Paterniani

Marcelo Barbosa Saintive

Membros

Diretoria-Executiva da Embrapa

Silvio Crestana

Diretor-Presidente

Tatiana Deane de Abreu Sá

José Geraldo Eugênio de França

Kepler Euclides Filho

Diretores

Embrapa Florestas

Moacir José Sales Medrado

Chefe Geral

Sérgio Gaiad

Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

Antonio Maciel Botelho Machado

Chefe Adjunto de Comunicação, Negócios e Apoio

Miguel Haliski

Chefe Adjunto de Administração

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Florestas
Ministério da Agricultura, Pecuária e do Abastecimento*

Melhoramento Genético de Plantas de Propagação Assexuada

Marcos Deon Vilela de Resende
Márcio Henrique Pereira Barbosa

Colombo, PR
2005

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Florestas

Estrada da Ribeira, km 111 - CP 319

83411-000 - Colombo, PR - Brasil

Fone / Fax: (41) 3675-5600

Home page: www.cnpf.embrapa.br

E-mail: sac@cnpf.embrapa.br

Para reclamações e sugestões *Fale com o ouvidor*: www.embrapa.br/ouvidoria

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Luiz Roberto Graça

Secretária-Executiva: Elisabete Marques Oaida

Membros: Alvaro Figueredo dos Santos, Edilson Batista de Oliveira,

Honorino Roque Rodigheri, Ivar Wendling, Maria Augusta Doetzer

Rosot, Patricia Póvoa de Mattos, Sandra Bos Mikich, Sérgio Ahrens

Supervisor editorial: Luiz Roberto Graça

Revisor de texto: Mauro Marcelo Berté

Normalização bibliográfica: Elizabeth Câmara Trevisan

Lidia Woronkoff

Foto da capa: Márcio Henrique Pereira Barbosa

Editores eletrônicos: Cleide da Silva Neto Fernandes de Oliveira

1ª edição

1ª impressão (2005): 500 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

CIP-Brasil. Catalogação-na-publicação

Embrapa Florestas

Resende, Marcos Deon Vilela de

Melhoramento genético de plantas de propagação assexuada

/ Marcos Deon Vilela de Resende, Márcio Henrique Pereira Barbosa.

– Colombo : Embrapa Florestas, 2005.

130 p.

ISBN 85-8981-08-6

1. Melhoramento genético vegetal. 2. Propagação vegetativa. 3. Reprodução assexuada – Planta. I. Barbosa, Márcio Henrique Pereira. II. Título.

CDD (21. ed.) 581.35

© Embrapa 2005

Autores

Marcos Deon Vilela de Resende

Engenheiro-Agrônomo, Doutor, Pesquisador da
Embrapa Florestas.

deon@cnpf.embrapa.br

Márcio Henrique Pereira Barbosa

Engenheiro-Agrônomo, Doutor, Professor da
Universidade Federal de Viçosa - UFV

barbosa@ufv.br

Apresentação

O presente texto aborda conceitos e estratégias para o melhoramento de plantas de propagação assexuada. Ênfase é dada aos procedimentos de seleção recorrente recíproca e intrapopulacional visando ao melhoramento de caracteres quantitativos. Mas também são abordados temas relevantes como o delineamento de experimentos, a análise estatística de dados e seleção, os delineamentos de cruzamento. Assim, trata-se de um guia completo para o melhoramento de várias espécies de plantas de grande importância econômica. Embora sejam enfatizados o melhoramento do eucalipto e da cana-de-açúcar, os procedimentos descritos aplicam-se a várias espécies florestais, fruteiras, forrageiras, olerícolas, plantas energéticas e estimulantes. Por abranger vários temas, aplica-se também ao melhoramento de plantas de propagação sexuada, tais quais as palmáceas.

Moacir José Sales Medrado
Chefe Geral
Embrapa Florestas

Sumário

| | |
|---|----|
| 1. Espécies com Propagação Assexuada | 13 |
| 2. Estratégias Globais de Melhoramento Genético de Características Quantitativas | 15 |
| a) Melhoramento e seleção dentro de população ou raça..... | 15 |
| b) Melhoramento e seleção em populações sintéticas ou compostos | 15 |
| c) Melhoramento do cruzamento ou híbrido entre populações | 16 |
| 3. Estratégias de Seleção Recorrente em Função dos Aspectos Biológicos das Espécies | 21 |
| (I) Seleção Recorrente Intrapopulacional (SRI ou SRIPS) | 21 |
| a) Utilização de sementes de polinização aberta para plantios comerciais | 21 |
| b) Utilização de sementes de polinização controlada para plantios comerciais ... | 22 |
| c) Utilização de clones para plantios comerciais | 22 |
| d) Utilização de linhagens puras para plantios comerciais via sementes | 22 |
| e) Utilização de linhagens parcialmente puras para plantios comerciais via sementes | 22 |
| (II) Seleção Recorrente Recíproca entre Populações Divergentes (SRR)..... | 23 |
| f) Utilização de sementes de polinização controlada para plantios comerciais ... | 23 |
| g) Utilização de clones para plantios comerciais | 23 |
| (III) Seleção Recorrente Recíproca Individual (SRRI) | 23 |

| | |
|--|----|
| 4. Estratégia Básica do Melhoramento de Plantas de Reprodução Assexuada | 25 |
| 5. Seleção Recorrente Intrapopulacional – Modelo Cana-de-Açúcar e Frutíferas | 27 |
| 6. Seleção Recorrente Recíproca – Modelo Eucalipto | 29 |
| a) Seleção Recorrente Recíproca de Genitores: SRR-G | 33 |
| b) Seleção Recorrente Recíproca com S1: SRR-S1 | 33 |
| c) Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos: SRR-MI ou SRR-S0 | 33 |
| d) Seleção Recorrente Recíproca de Genitores com Híbridos Intermediários: SRR-G-HI | 33 |
| e) Seleção Recorrente Recíproca com S1 e Híbridos Intermediários: SRR-S1-HI | 34 |
| f) Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos ou S0 e Híbridos Intermediários: SRR-MI-HI | 34 |
| g) Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos e Híbridos Intermediários usando Genitores: SRR-MI-HIG | 34 |
| h) Seleção Recorrente Recíproca com Linhagens: SRR-LI | 35 |
| (I) Seleção Recorrente Recíproca Individual: SRR-I | 35 |
| 7. Seleção Recorrente Recíproca Individual e Uso de Autofecundações em Eucalipto | 41 |
| 8. Estratégia combinada SRR-SRIPS-SRR-I em Eucalipto..... | 43 |
| 9. Seleção de Genitores para Híbridaçãõ | 45 |
| 10. Delineamentos de Cruzamentos para a SRR e a SRIPS | 47 |
| 10.1 Número de Cruzamentos por Genitor e Eficiência na Avaliação da Capacidade Geral de Híbridaçãõ dos Genitores | 48 |
| 10.2 Número de Cruzamentos por Genitor e Eficiência da Seleção de Clones na Populaçãõ Híbrida | 53 |
| 11. Métodos Ótimos de Seleção | 59 |
| 11.1 Seleção de Genitores para Cruzamento e Recombinaçãõ | 60 |
| 11.2 Seleção de Clones em Testes Clonais | 61 |
| 11.3 Seleção de Clones Potenciais | 61 |
| 11.4 Seleção de Genitores Potenciais | 64 |
| 11.5 Seleção de Famílias | 65 |

| | |
|--|-----|
| 12. Delineamento de Experimentos de Seleção, Tamanho de Parcela e Número de Repetições, de Medidas Repetidas e de Locais para Maximização da Acurácia Seletiva | 67 |
| 12.1 Delineamentos Experimentais | 67 |
| 12.2 Tamanho de Parcela | 71 |
| 12.3 Número de Medidas Repetidas | 73 |
| 12.4 Número de Locais | 80 |
| 12.5 Número de repetições ou indivíduos por progênie ou clone (amostragem genética) | 85 |
| 12.5.1 <i>Seleção de clones em testes clonais</i> | 85 |
| 12.5.2 <i>Seleção de genitores com base em suas progênies de meios irmãos</i> | 87 |
| 12.5.3 <i>Seleção de genitores com base em suas progênies obtidas sob cruzamentos dialélicos ou fatoriais</i> | 88 |
| 12.5.4 <i>Seleção de genitores com base em suas progênies de autofecundação (S1)</i> | 90 |
| 12.5.5 <i>Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com progênies de meios irmãos</i> | 91 |
| 12.5.6 <i>Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com progênies de irmãos germanos</i> | 93 |
| 12.5.7 <i>Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com progênies de autofecundação</i> | 94 |
| 12.5.8 <i>Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com cruzamentos dialélicos e fatoriais</i> | 95 |
| 12.5.9 <i>Seleção de indivíduos (clones potenciais) em testes de progênies de meios irmãos</i> | 97 |
| 12.5.10 <i>Seleção de indivíduos (clones potenciais) em testes de progênies de irmãos germanos</i> | 98 |
| 12.5.11 <i>Seleção de indivíduos (clones potenciais) em testes de progênies obtidas sob cruzamentos dialélicos e fatoriais</i> | 99 |
| 12.5.12 <i>Seleção de famílias de irmãos germanos obtidas sob cruzamentos em pares simples</i> | 100 |
| 12.5.13 <i>Seleção de famílias de irmãos germanos obtidas sob cruzamentos dialélicos e fatoriais</i> | 102 |
| 13. Intensidade de Seleção e Tamanho Efetivo Populacional | 105 |
| 13.1 Intensidade de Seleção e N_e na SRI | 105 |

| | |
|--|-----|
| 13.2 Tamanho Efetivo Populacional e Intensidade de Seleção de Genitores na SRR | 108 |
| 13.3 Ne e Intensidade de Seleção de Clones Dentro de Famílias | 109 |
| 14. Número de Clones a Serem Incluídos em Teste Clonal | 115 |
| 14.1 Espécies com Avaliação em Nível de Indivíduos | 115 |
| 14.2 Espécies sem Avaliação em Nível de Indivíduos | 117 |
| 15. Comparação entre a Seleção baseada nos Conceitos de Média Aritmética, Média Harmônica e Valor Máximo | 119 |
| 16. Referências | 123 |

1

Espécies com Propagação Assexuada

Várias espécies de plantas relevantes ao Brasil são cultivadas por meio de propagação assexuada via vegetativa ou via apomixia. Dentre as espécies mais importantes, em termos de área cultivada, destacam-se o eucalipto e a cana-de-açúcar. Outras espécies importantes são a seringueira, o caju, o cacau, o café canéfora, o guaraná, o cupuaçú, a acerola, a maçã, a banana, a laranja, a uva, a manga, o pêssego, a pêra, a mandioca, a batata, o capim elefante, a braquiária, o capim colômbio (*Panicum*), dentre outras. Espécies com potencial para propagação vegetativa em escala comercial são a erva-mate e o café arábica. A maioria de todas essas espécies mencionadas são predominantemente alógamas. No entanto, a estratégia básica (cruzamento entre genitores, seguido por seleção clonal de indivíduos nas progênes) de melhoramento empregada nestas espécies de propagação assexuada independe se a espécie é alógama ou autógama por natureza. Por exemplo, a mesma estratégia básica é aplicada em macieira (alógama) e em pessegueiro (autógama). A maioria das espécies de propagação vegetativa são também perenes. Dentre as mencionadas, apenas as oleráceas batata e mandioca são de plantios anuais.

O melhoramento genético de caracteres quantitativos (controlados por um grande número de genes e/ou sujeitos a elevada influência ambiental, apresentando herdabilidades baixas) geralmente baseia-se em três estratégias globais.



2

Estratégias Globais de Melhoramento Genético de Características Quantitativas

(a) Melhoramento e seleção dentro de população ou raça

Esta estratégia visa ao melhoramento do valor genético aditivo (a) médio da população por meio de vários ciclos seletivos via seleção recorrente intrapopulacional (SRI). 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. Esta estratégia é comumente adotada em melhoramento animal, visando o melhoramento de raças puras como o Nelore e o Holandês. É também usada no melhoramento de várias espécies de plantas anuais e perenes, alógamas e com sistema reprodutivo misto, visando a utilização em plantios via sementes (exploração de a) ou clonagem (exploração de g). Em plantas, é geralmente adotado em estágios iniciais do melhoramento de cada espécie.

(b) Melhoramento e seleção em populações sintéticas ou compostos

Esta estratégia baseia-se na formação de uma nova população ou raça e visa aos mesmos objetivos da situação anterior, ou seja, melhoramento do valor genético aditivo médio via SRI e, de forma indireta, do valor genotípico. Entretanto, a população sintética origina do cruzamento entre diferentes populações, linhagens ou raças. Este fato conduz a uma maior variabilidade e heterozigose na população. A maior variabilidade culmina com a possibilidade de obtenção e

seleção de indivíduos segregantes transgressivos em termos de valor genético aditivo. A maior heterozigose possibilita aumentar o efeito de dominância ou contribuição dos locos em heterozigose e, conseqüentemente, contribui também para aumentar o valor genotípico dos indivíduos. Esta estratégia é utilizada no melhoramento da maioria das espécies de plantas e animais. Em plantas autógamias, é a principal estratégia utilizada na obtenção de segregantes transgressivos. O processo de melhoramento é a seleção recorrente intrapopulacional em população sintética (SRIPS).

Uma alternativa à SRIPS é o melhoramento ou seleção recorrente via cruzamentos rotacionais (SRCR) em que a cada geração, indivíduos superiores da população híbrida são cruzados alternadamente com indivíduos das populações puras, gerando novos indivíduos superiores. Este esquema é usado em animais e em eucalipto. Tem como vantagem a manutenção de uma maior taxa de heterozigose do que a SRIPS, conforme será visto adiante.

(c) Melhoramento do cruzamento ou híbrido entre populações

Esta estratégia visou o melhoramento da média do cruzamento entre duas ou mais populações (ou indivíduos) divergentes. E o melhoramento da média do cruzamento implica melhorar simultaneamente a média do valor genético aditivo interpopulacional das duas populações bem como a heterose do cruzamento entre as mesmas. A heterose é função direta da divergência genética entre as populações e do grau de dominância do caráter sob melhoramento. O processo de melhoramento da média do cruzamento e da heterose é a seleção recorrente recíproca (SRR) ou interpopulacional (COMSTOCK et al., 1949). A SRI aplicada às duas populações é também capaz de melhorar a média do cruzamento mas não melhora a heterose, sendo assim, um procedimento inferior quando o grau de dominância é considerável e existe divergência genética. Comparações entre a SRR e SRI para o melhoramento do híbrido interpopulacional são apresentadas por Wricke & Weber (1986), Gallais (1989) e Resende (2002a, p. 718).

A exploração prática comercial da heterose dos cruzamentos, híbridos ou mestiços tem sido o principal foco dos programas de melhoramento de animais (bovinos, suínos, ovinos e aves), plantas predominantemente autógamias anuais (milho, girassol e algumas hortaliças) e perenes (florestais, fruteiras, palmáceas,

estimulantes, forrageiras, cana-de-açúcar), autógamias perenes com propagação vegetativa (pessegueiro) e autógamias anuais com facilidade de produção de sementes híbridas via polinização controlada (tomate). Mas a SRR não é adotada para o melhoramento de todas estas espécies. Em muitos casos, a SRIPS e a SRCR são usadas em lugar da SRR, como por exemplo em bovinos de corte.

A seguir, será realizada uma breve comparação entre as estratégias SRR, SRIPS e SRCR em termos da manutenção das taxas de heterose e heterozigose. Para tanto, será utilizado o eucalipto como exemplo. Neste gênero, a recente utilização de clones comerciais (híbridos e puros) em cruzamentos com outros clones híbridos, visando à seleção de novos clones superiores na descendência, gerou um novo cenário no melhoramento. Este cenário aponta para o melhoramento contínuo de híbridos multiespécies.

A utilização contínua de clones comerciais híbridos e puros em cruzamentos implica melhoramento contínuo de uma população sintética similar a um composto. A utilização deste esquema apresenta mais vantagens do que riscos. Como vantagens, apontam-se: (i) o conhecimento prévio dos genitores para vários caracteres associados à qualidade da madeira (os quais são de alta herdabilidade), fato que permite um melhor direcionamento dos cruzamentos; (ii) maior probabilidade de obtenção de indivíduos superiores, visto que muitos caracteres desejáveis já se encontram fixados nos genitores; (iii) maior probabilidade de obtenção de recombinantes superiores explorando novos padrões heteróticos (cruzamentos envolvendo maior número de espécies); (iv) possibilidade de uso de maior gama de recursos genéticos. Como riscos, pode-se apontar: (i) perda de heterose pela realização de cruzamentos sucessivos entre clones híbridos de apenas duas espécies; (ii) redução da variabilidade genética, decorrente do exposto em (i); (iii) perda do padrão heterótico envolvendo as várias espécies.

Para evitar os riscos e capitalizar as vantagens, devem ser adotadas estratégias cuidadosas. Neste sentido, são apresentados a seguir alguns aspectos concernentes à utilização de compostos e populações sintéticas.

(A) Híbridos envolvendo duas espécies (*E. urophylla* x *E. grandis*)

| Estratégia | | | Heterozigose (%) * | Heterose | Padrão Heterótico |
|------------------------------------|--|--|--------------------|-------------------------|-------------------|
| Seleção recorrente recíproca (SRR) | | | 100 | 1 (H _{UG}) | Manutenção |
| Composto ou Sintético (SRIPS) | | | 50 | 0,5 (H _{UG}) | Quebra |
| Cruzamentos rotacionais (SRCR) | | | 67 | 0,67 (H _{UG}) | Quebra parcial |

| Geração | Pai | Mãe | Heterozigose (%) * | <i>E. urophylla</i> (%) * | <i>E. grandis</i> (%) * |
|---------|-----|--------------------------------|--------------------|---------------------------|-------------------------|
| 1 | G | U | 100 | 50 | 50 |
| 2 | G | $\frac{1}{2}G\frac{1}{2}U$ | 50 | 25 | 75 |
| 3 | U | $\frac{3}{4}G\frac{1}{4}U$ | 75 | 62 | 38 |
| 4 | G | $\frac{3}{8}G\frac{5}{8}U$ | 62,5 | 31 | 69 |
| 5 | U | $\frac{11}{16}G\frac{5}{16}U$ | 68,75 | 66 | 34 |
| 6 | G | $\frac{11}{32}G\frac{21}{32}U$ | 65,63 | | |
| ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ |
| n | U | $\frac{2}{3}G\frac{1}{3}U$ | 67 | 67 | 33 |
| n + 1 | G | $\frac{1}{3}G\frac{2}{3}U$ | 67 | 33 | 67 |

* % na descendência.

(B) Híbridos envolvendo três espécies [*E. globulus* x (*E. urophylla* x *E. grandis*)]

| Estratégia | | | Heterozigose(%) * | Heterose | Padrão Heterótico | |
|------------------------------------|-----|--|----------------------|---|--------------------------|-------------------------|
| Seleção recorrente recíproca (SRR) | | | 100 | 1 [(H _{GIU} + H _{GI(G)})/2] | Manutenção | |
| Composto ou Sintético (SRIPS) | | | 67 | 0,67 [(H _{GIU} + H _{GI(G)})/2] | Quebra | |
| Cruzamentos rotacionais SRCR) | | | 87,5 | 0,875 [(H _{GIU} + H _{GI(G)})/2] | Quebra parcial | |
| Geração | Pai | Mãe | Heterozigose (%)* | <i>E. grandis</i> (%)* | <i>E. urophylla</i> (%)* | <i>E. globulus</i> (%)* |
| 1 | G | U | 100 | 50 | 50 | 0 |
| 2 | GI | $\frac{1}{2}G\frac{1}{2}U$ | 100 | 25 | 25 | 50 |
| 3 | G | $\frac{1}{4}G\frac{1}{4}U\frac{1}{2}GI$ | 75 | 62 | 13 | 25 |
| 4 | U | $\frac{5}{8}G\frac{1}{8}U\frac{2}{8}GI$ | 87,5 | 31 | 56 | 13 |
| 5 | GI | $\frac{5}{16}G\frac{2}{16}U\frac{2}{16}GI$ | 87,5 | 16 | 28 | 56 |

* % na descendência.

(C) Híbridos envolvendo quatro espécies [*E. urophylla* x (*E. grandis* x (*E. globulus* x *E. camaldulensis*))]

| Estratégia | Heterozigose(%)* | Heterose |
|------------------------------------|------------------|--|
| Seleção recorrente recíproca (SRR) | 100 | [0,5 H _{UG} + 0,25 H _{UGI} + 0,25 H _{UC}] |
| Composto ou sintético (SRIPS) | 75 | 0,75 [0,5 H _{UG} + 0,25 H _{UGI} + 0,25 H _{UC}] |

* % na descendência.

(D) Híbridos envolvendo cinco espécies [*E. urophylla* x (*E. grandis* x (*E. dunnii* x (*E. globulus* x *E. camaldulensis*)))]

| Estratégia | Heterozigose (%) * | Heterose |
|------------------------------|--------------------|--|
| Seleção recorrente recíproca | 100 | [0,5 H _{UG} + 0,25 H _{UD} + 0,125H _{UGI} + 0,125 H _{UC}] |
| Composto ou Sintético | 80 | 0,80 [0,5 H _{UG} + 0,25 H _{UD} + 0,125H _{UGI} + 0,125 H _{UC}] |

* % na descendência.

Para os híbridos entre duas ou três espécies, verifica-se que a seleção recorrente recíproca é a única forma de manter o padrão heterótico entre as populações. A formação de compostos ou sintéticos (ou o cruzamento desordenado entre indivíduos híbridos e puros) tende a promover a quebra do padrão heterótico. A utilização de cruzamentos rotacionais é uma boa opção, permitindo a capitalização dos avanços já obtidos nos programas operacionais de plantios e conduzindo a uma quebra apenas parcial do padrão heterótico. É importante destacar que, no híbrido que envolve três espécies, para evitar qualquer quebra no padrão heterótico, é necessária a realização de um programa de seleção recorrente recíproca com uma população híbrida e uma pura, ou dois programas de seleção recorrente recíproca, como por exemplo entre *E. urophylla* x *E. grandis* e *E. urophylla* x *E. globulus* para o melhoramento do híbrido *E. urophylla* x (*E. globulus* x *E. grandis*). Este híbrido triplo contém 50% do germoplasma de *E. urophylla*, 25% do germoplasma de *E. grandis* e 25% do germoplasma de *E. globulus*.

Outra opção é o híbrido *E. globulus* x (*E. urophylla* x *E. grandis*) com 50% de germoplasma de *E. globulus* e 25% de *E. urophylla* e *E. grandis*. Neste caso, pode-se trabalhar com uma população sintética de *E. urophylla* x *E. grandis* e aplicar a SRR convencional ou a SRR mista (SRM) de Souza Júnior (1993) com SRIPS para a população sintética e SRR para o *E. globulus* ou vice-versa. Uma comparação entre SRR e SRM é apresentada em tópico específico.

Para os híbridos resultantes de quatro ou cinco espécies, verifica-se que o cruzamento desordenado entre os híbridos (formação de compostos) não é tão prejudicial para a heterozigose quanto nos híbridos envolvendo menos espécies. Também nestes casos, o uso da seleção recorrente recíproca torna-se praticamente proibitiva (para o melhoramento do híbrido entre quatro espécies seriam necessários três programas de seleção recorrente recíproca). Estes híbridos envolvendo mais que três espécies podem ser vistos, também, como passos subsequentes à utilização de híbridos de três espécies por várias gerações, como forma de recuperar e/ou buscar novos padrões heteróticos.

De maneira geral, para os tipos de híbridos descritos em (A) e (B), a utilização dos clones comerciais híbridos e puros, em cruzamento, deve basear-se em cruzamentos rotacionais, sempre escolhendo como material puro a ser cruzado aquela espécie em menor proporção no clone comercial híbrido. Para os híbridos envolvendo mais que três espécies, a SRIPS é uma ótima alternativa.

3

Estratégias de Seleção Recorrente em Função dos Aspectos Biológicos das Espécies

As estratégias de melhoramento adotadas em plantas apresentam estreita relação com os sistemas de propagação e com a utilização ou não da heterose. A seguir, é apresentada uma classificação genérica dessas estratégias.

(I) Seleção Recorrente Intrapopulacional (SRI ou SRIPS)

(a) Utilização de sementes de polinização aberta para plantios comerciais

Esta estratégia é utilizada em espécies que não permitem uma eficiente propagação vegetativa e/ou que não apresentam considerável heterose ou capacidade específica de combinação para os caracteres de interesse econômico. As espécies podem não apresentar heterose devido à ausência de dominância alélica no controle do caráter sob melhoramento ou ausência de divergência genética entre as populações usadas no melhoramento. É empregado nas seguintes espécies perenes predominantemente alógamas: pínus, acácia negra, erva-mate, pupunha, palmeira real, açai, eucalipto (para pequenos produtores).

(b) Utilização de sementes de polinização controlada para plantios comerciais

Esta estratégia tem sido aplicada em espécies com as mesmas características descritas em (a), porém com facilidade de realização de polinização controlada. Neste caso, a grande vantagem refere-se à maximização da intensidade de

seleção. É usado nas seguintes espécies perenes predominantemente alógamas: *Pinus radiata* na Nova Zelândia, *Eucalyptus globulus* em Portugal, na Austrália e no Chile.

(c) Utilização de clones para plantios comerciais

Esta estratégia é utilizada em espécies que permitem a propagação vegetativa em escala comercial e não apresentam considerável heterose no germoplasma usado, devido à baixa divergência genética. Este procedimento também maximiza a intensidade de seleção, capitaliza a heterozigose (e o efeito de dominância) e permite obter homogeneidade dos produtos. Em espécies alógamas nas quais o interesse reside nos frutos, pode ser necessário o plantio de vários clones sexualmente compatíveis e não apenas um. É usado em populações sintéticas das seguintes espécies predominantemente alógamas: cana-de-açúcar, seringueira, mandioca, caju, acerola, guaraná, cupuaçu, capim elefante. Usado também em pessegueiro que é uma espécie autógama perene.

(d) Utilização de linhagens puras para plantios comerciais via sementes

Este procedimento é empregado em espécies autógamas anuais (soja, feijão, arroz, trigo, aveia, cevada, amendoim) e perenes (café arábica e *Leucena leucocephala*).

(e) Utilização de linhagens parcialmente puras para plantios comerciais via sementes

Este procedimento é empregado em espécies com sistema reprodutivo misto, porém com predominância da autogamia. Exemplos típicos são o algodão, o *Stylosanthes guianensis* e a mamona. Nestas espécies, a taxa de autofecundação varia de 60 a 95% aproximadamente. Assim, o conceito de linhas completamente puras não é aplicado. Neste caso, linhagens parciais irmãs podem ser utilizadas como mistura em um plantio comercial. Tais linhagens podem ser selecionadas dentro de um cultivar ou acesso, os quais apresentam determinada variabilidade genética ditada pela taxa de cruzamento. Testes de progênie destas seleções permitem a seleção de linhagens irmãs (por exemplo dentro de uma progênie S1 ou de polinização aberta) as quais são similares e podem ser misturadas e multiplicadas dando origem a um novo cultivar. Linha-

gens parciais irmãs podem também ser selecionadas a partir de população sintética advinda do cruzamento entre diferentes linhagens ou acessos.

(II Seleção Recorrente Recíproca entre Populações Divergentes (SRR)

(f) Utilização de sementes de polinização controlada para plantios comerciais

Esta estratégia é empregada nas espécies com as seguintes características: considerável heterose dada por dominância alélica e divergência genética entre populações; ausência de propagação vegetativa eficiente; facilidade de polinização controlada. Usado em espécies alógamas anuais (milho, girassol e algumas hortaliças) e perenes (coco, dendê). Usado também em tomate (autógama anual). Em dendezeiro e coqueiro, em geral, são usadas linhagens S_1 (uma geração de autofecundação) para obtenção dos híbridos comerciais, visto que a quantidade de material reprodutivo (pólen e sementes) produzido pelos genitores não endógamos não é suficiente. Nas linhagens S_1 são utilizados vários indivíduos para a produção de pólen e semente.

(g) Utilização de clones para plantios comerciais

Este procedimento é utilizado em espécies que propiciam eficiente propagação vegetativa e que apresentam considerável heterose para os caracteres de interesse. Usado nas seguintes espécies perenes predominantemente alógamas: *E. grandis* x *E. urophylla*, café canéfora, cacau e possivelmente em cana-de-açúcar e caju, dependendo das populações utilizadas.

(III) Seleção Recorrente Recíproca Individual (SRR)

Neste procedimento, a seleção recorrente recíproca é conduzida entre apenas dois genitores com alta capacidade específica de combinação e alta média do cruzamento. Estes genitores são autofecundados gerando duas populações S_1 , que são melhoradas, uma em função da outra. Este esquema tem sido empregado no melhoramento das seguintes espécies perenes predominantemente alógamas: *E. grandis* x *E. urophylla*, dendê, e possivelmente em braquiária,

Panicum, café canéfora, cacau, cana-de-açúcar e caju. Usado também em milho, quando dois híbridos simples são melhorados um em função do outro, visando à obtenção de novo híbrido simples superior.

Espécies que apresentam indivíduos apomíticos e também sexuados são comuns dentre as plantas forrageiras, como o capim-colonião (*Panicum maximum*) e a braquiária (*Brachiaria* spp.). Tais espécies têm apresentado heterose no cruzamento entre plantas apomíticas (fornecedoras de pólen) e sexuais (utilizadas como genitores femininos). Neste caso, a estratégia ideal de melhoramento é a seleção recorrente recíproca. No entanto, não é possível a recombinação na população apomítica. Dessa forma, a população sexual deve ser melhorada em função da população apomítica, ou seja, dos indivíduos apomíticos em cruzamento. Assim, a recombinação ocorrerá apenas em uma das populações. Com o avanço do programa de melhoramento, pode-se escolher apenas um genótipo elite da população assexuada e melhorar a população sexual em função de apenas um indivíduo apomítico, usado como testador. Outra opção é a utilização da SRRI, porém, com recombinação em apenas uma população S_1 . É importante relatar que, nessas espécies, os cultivares comerciais são apomíticos, ou seja, são clones cultivados via sementes.

Detalhes do melhoramento de espécies no contexto dos itens (a) e (b) foram apresentados por Resende (1999). No que se refere aos itens (d) e (f), detalhes são apresentados por Ramalho et al. (2001) e Souza Júnior (2001), respectivamente. No presente documento, são enfocados os itens (c), (g) e (III), complementando os aspectos relatados por Barbosa (2000), Resende (2001; 2002a) e Dias & Resende (2001a).

4

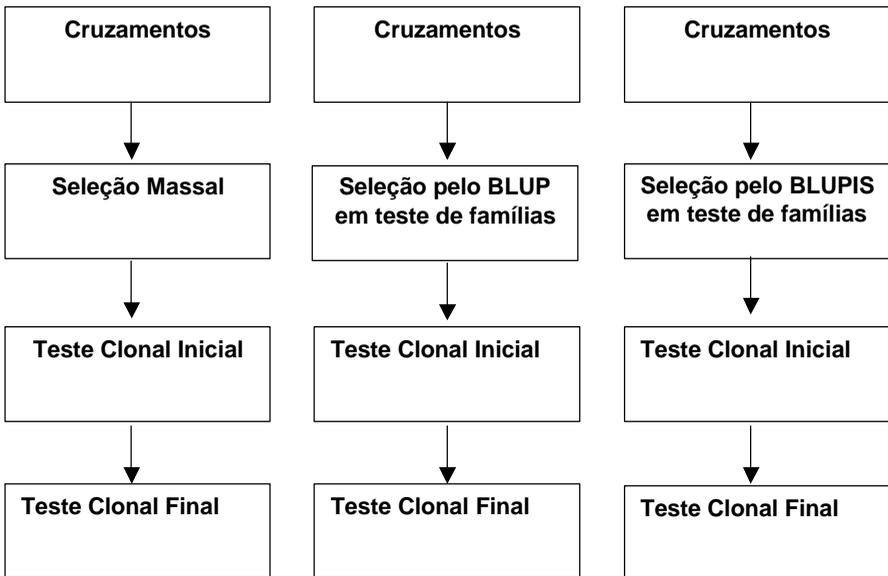
Estratégia Básica do Melhoramento de Plantas de Reprodução Assexuada

A estratégia básica do melhoramento de espécies de propagação assexuada baseia-se no cruzamento entre indivíduos superiores, muitos dos quais são cultivares clonais já em uso comercial. Nas progênies híbridas são selecionados novos indivíduos superiores, os quais são denominados **clones potenciais**. Tais indivíduos são clonados e submetidos a teste clonal em uma ou mais gerações. Os esquemas básicos variam em função das diferentes espécies, podendo ser resumido em três, conforme a Figura 1.

O esquema (a) é adotado em várias espécies de frutíferas, em mandioca, em seringueira, dentre outras. A partir dos cruzamentos, seleciona-se, de forma massal, os indivíduos a serem submetidos a testes clonais. Em outras palavras, não se utiliza da informação de família para a seleção dos clones potenciais. O esquema (b) faz uso de testes de família ou progênies avaliadas em experimentos com repetições, onde são realizadas medições objetivas em nível de indivíduos. Isto possibilita a seleção de clones potenciais com base em seus valores genotípicos preditos pelo procedimento BLUP individual. Esse esquema é usado em eucalipto, acerola, caju, guaraná, cupuaçú, dentre outras espécies.

O esquema (c) também faz uso dos testes de famílias em experimentos com repetições, mas não são realizadas medições em nível individual. Assim, não é possível a predição dos valores genotípicos individuais dos clones potenciais pelo procedimento BLUP individual. Entretanto, pode-se utilizar o procedimento BLUPIS (BLUP Individual Simulado) desenvolvido por Resende & Barbosa (2004), o qual é uma aproximação ao BLUP individual e indica quantos indivídu-

os devem ser selecionados em cada família e submetidos a teste clonal. Detalhes do BLUPIS são apresentados em tópico específico. Esse esquema é utilizado em cana-de-açúcar e forrageiras (capim elefante, braquiária, *Panicum*, *Stylosanthes*), em que as parcelas experimentais são colhidas em sua totalidade. Dos três esquemas apresentados, o (b) é o mais eficiente pois permite maior acurácia seletiva e, portanto, tende a direcionar apenas indivíduos superiores para os testes clonais. Isso permite conduzir testes clonais menores na fase inicial dos testes clonais, aumentando a eficiência da seleção já nesta fase. Conseqüentemente, permite, então, realizar um menor número de fases de testes clonais, geralmente uma ou duas.



(a) Esquema sem teste de famílias e com seleção massal

(b) Esquema com teste de famílias e com medições individuais

(c) Esquema com teste de famílias e sem medições individuais

Figura 1 - Esquemas básicos para a geração de clones superiores em espécies de propagação assexuada.

5

Seleção Recorrente Intrapopulacional – Modelo Cana-de-Açúcar e Frutíferas

Em algumas espécies como a cana-de-açúcar e espécies frutíferas, o esquema adotado é, embora não explicitamente, a seleção recorrente intrapopulacional (SRI). Os clones superiores gerados ao final do procedimento básico (cruzamento seguido pela seleção clonal) são inter cruzados (recombinação) para a geração das famílias híbridas de um novo ciclo seletivo (Figura 2). É importante relatar que as espécies são perenes e, portanto, há sobreposição de gerações e clones de diferentes gerações são inter cruzados e não apenas aqueles de determinado ciclo seletivo. Neste caso, a SRI é geralmente aplicada em populações sintéticas (SRIPS). Esse esquema é mais eficiente em espécies que não apresentam elevada heterose e/ou divergência genética no material sob melhoramento. Caso contrário, a SRR deve ser preferida.

Outro esquema é o cruzamento entre **genitores potenciais** selecionados nos testes de famílias, com base em seus valores genéticos aditivos ou valores alélicos. Tal esquema é usado, por exemplo, em acerola e populações sintéticas de eucalipto, e constitui a SRI propriamente dita. É usado também nas fases iniciais do melhoramento de uma espécie, em populações puras, em que a SRI é realizada de forma explícita (Figura 3).

Os delineamentos de cruzamentos, métodos experimentais e de seleção mais eficientes são apresentados em tópicos específicos.

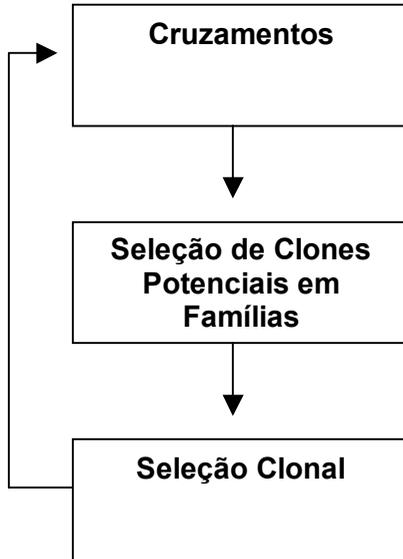


Figura 2 - Esquema de SRI implícito em espécies de propagação assexuada.

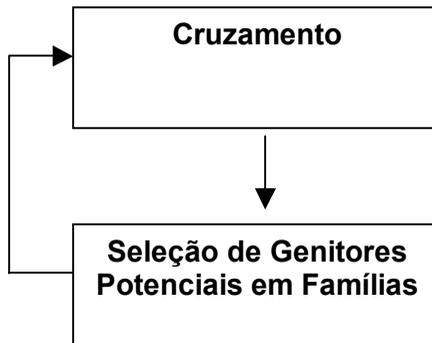


Figura 3. Esquema de SRI explícito em espécies de propagação assexuada.

6

Seleção Recorrente Recíproca – Modelo Eucalipto

A seleção recorrente recíproca (SRR) 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 nos caracteres de importância econômica. De maneira geral, todos os programas de melhoramento que adotam a SRR têm obtido sucesso. A SRR foi proposta para o melhoramento vegetal e animal por Comstock et al. (1949). Desde então, tem sido aplicada ao melhoramento do milho (PATERNIANI & CAMPOS, 1999, p. 449), aves (HEISDORF, 1969; BELL, 1972) e suínos (BELL, 1972), com resultados excelentes. O método tem sido aplicado (igualmente com resultados excelentes) também em outras espécies de plantas, mas não em muitas, devido à necessidade de polinizações controladas e ao longo ciclo seletivo.

Em dendê, a escolha da SRR como o esquema ideal de melhoramento foi definida na década de 1950, logo após a proposição original de Comstock et al. (1949). Meunier & Gascon (1972) descrevem o esquema empregado. O primeiro ciclo de seleção foi completado na Costa do Marfim e em Camarões e o segundo ciclo foi conduzido na Costa do Marfim e na Indonésia. O terceiro ciclo encontra-se em desenvolvimento. Os resultados foram apresentados por Gascon et al. (1988) e Cochard et al. (1993). O ganho genético obtido para produtividade foi de 18% no primeiro ciclo de seleção e aproximadamente a mesma taxa no segundo ciclo. O ganho genético médio realizado foi de 24% em um período de 15 anos. O esquema utilizado usa progênies S_1 para recombinação, tal qual o método original. O esquema de SRR adotado no Brasil pela Embrapa em conjunto com o CIRAD da França (atuando na Costa do Marfim) é apresentado por Barcelos et al. (2000). A estratégia prevê a infusão de

novos materiais genéticos para recombinação em cada população, após teste dos mesmos em cruzamento com a população recíproca.

Em café robusta, a SRR foi iniciada em 1984, na Costa do Marfim (LEROY et al., 1993, 1994). O primeiro ciclo foi encerrado, tendo-se obtido um ganho genético de 60% para produtividade (LEROY et al., 1997). O segundo ciclo de seleção encontra-se em andamento. Em café arábica, tem sido observada também a presença de heterose (CILAS et al., 1998). Assim, com o domínio da técnica de propagação vegetativa, a SRR deve ser utilizada também em café arábica, em substituição aos métodos atualmente empregados, os quais são adequados ao melhoramento de plantas autógamas propagadas por sementes.

Em eucalipto, Resende & Higa (1990) propuseram um esquema de SRR no contexto da estratégia (c) apresentada no tópico 2. O esquema prevê também a utilização dos melhores indivíduos híbridos selecionados no contexto da SRR, na formação de compostos ou sintéticos, conforme a estratégia (b) do tópico 2. Atualmente, vários programas de SRR existem no Brasil para o melhoramento do híbrido *E. grandis* x *E. urophylla*. Entretanto, não existem ainda resultados publicados desses programas. No âmbito mundial, o primeiro programa de SRR em eucalipto foi implementado pelos franceses 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 que propiciaram um ganho genético realizado de 75% (BAUDOUIN et al., 1997). Outro programa de SRR com *E. grandis* x *E. urophylla* vem sendo conduzido na África do Sul (RETIEF & STANGER, 2004). Programas de SRR encontram-se em andamento também em coco e cacau, mas ainda sem resultados publicados (BAUDOUIN et al., 1997).

A seleção recorrente recíproca 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 outra população “per se” geralmente não é melhorada e as vezes é piorada via SRR. Um esquema modificado ou misto (SRM – Seleção Recorrente Mista) entre a SRI e SRR denominado THS (SOUZA JÚNIOR, 1993; 1999) promove o melhoramento da heterose em taxa similar à SRR e promove também o melhoramento “per se” de ambas as populações envolvidas. O esquema THS ou SRM utiliza progênies interpopulacionais para seleção e orientação da recombinação de

genitores em uma população e progênies intrapopulacionais para seleção e orientação da recombinação de genitores na outra população.

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 (2002a, p. 727) apresenta uma abordagem matemática para esta escolha. Deve-se comparar $h_{22} r_{G_{21}} / h_{21}$ com $h_{11} r_{G_{12}} / h_{12}$. Se $h_{22} r_{G_{21}} / h_{21} > h_{11} r_{G_{12}} / h_{12}$, a população 2 deve ser utilizada como testadora. Caso contrário, a população 1 deve ser usada como testadora. Para haver eficiência do método SRM sobre a SRR no melhoramento do híbrido interpopulacional, uma das duas relações mencionadas ($h_{22} r_{G_{21}} / h_{21}$) ou ($h_{11} r_{G_{12}} / h_{12}$) deve ser maior que 1. Uma das duas relações com certeza será menor que 1, pois r_G é alta para uma população e baixa para a outra. Quando uma das duas relações for igual a 1, os métodos SRM e SRR serão igualmente eficientes para o melhoramento do híbrido interpopulacional. Se $h_{22} r_{G_{21}} / h_{21}$ for menor que 1 e a população 2 for usada como testadora, o método SRM será inferior ao SRR, devido à escolha incorreta da população testadora. Assim, o método SRM poderá ser inferior a SRR se a população testadora for escolhida incorretamente. Dessa forma, estimativas dos parâmetros herdabilidades intrapopulacionais (h_{11}^2 e h_{22}^2), herdabilidades interpopulacionais (h_{12}^2 e h_{21}^2) e correlações entre as performances intrapopulacionais e interpopulacionais, também denominadas correlações entre capacidades gerais de combinação e capacidades gerais de hibridação ($r_{G_{12}}$ e $r_{G_{21}}$), são essenciais na escolha do melhor procedimento de seleção recorrente interpopulacional. É importante relatar que a escolha da população testadora como aquela de menor média (SOUZA JÚNIOR, 1993; 1999) não é adequada (ARIAS & SOUZA JÚNIOR, 1998).

As relações matemáticas apresentadas por Resende (2002a), quando aplicadas aos resultados práticos de Arias & Souza Júnior (1998), explicam os ganhos genéticos obtidos por aqueles autores. Usando os dados apresentados na Tabela VI do trabalho de Arias & Souza Júnior (1998), foram obtidas as seguintes estimativas: $h_{11}^2 = 0,5696$; $h_{12}^2 = 0,4753$ e $r_{G_{12}} = 0,9035$ para a população 1 e $h_{22}^2 = 0,6965$; $h_{21}^2 = 0,6567$ e $r_{G_{21}} = 0,5107$ para a população 2. Assim, tem-se $(h_{11} r_{G_{12}} / h_{12}) = 0,9891$ e $h_{22} r_{G_{21}} / h_{21} = 0,5258$. Esses resultados mostram que a eficiência da SRM sobre a SRR é de 0,99 para a população 1 e de 0,53 para a população 2. Dessa forma, nesse caso, a população 1 é que deve ser usada como testadora e, também, a SRM e a SRR serão igualmente eficientes.

Usando a população 1 como testadora, os ganhos genéticos no híbrido foram de 20,97 pelo procedimento SRM e de 21,05 pelo procedimento SRR (ARIAS & SOUZA JÚNIOR, 1998, tabela VIII). A relação entre esses dois ganhos equivale a 0,9962, confirmando o valor 0,99 obtido com base nas relações matemáticas.

É importante relatar que, quando as populações são divergentes, r_G é alta para uma população e baixa para a outra. A seleção com base em progênies intrapopulacionais deve ser realizada para a população com r_G alta, a qual será então a testadora. E também o teste clonal (as vezes empregado com vistas à estimação dos valores genéticos intrapopulacionais dos genitores) só será efetivo para o melhoramento interpopulacional quando usado na população com r_G alta. Para a outra população, somente a avaliação de progênies interpopulacionais será efetiva para o melhoramento interpopulacional. A seleção por um índice inter + intra (RESENDE, 2002a, p. 728) também só tenderá a ser vantajosa para uma das populações, ou seja, para a população testadora. No entanto, o índice pode ser aplicado nas duas populações, pois o próprio índice atribuirá pesos adequados às performances intra e interpopulacionais, levando-se em conta as correlações r_G .

A maior vantagem da 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. Caso contrário, a SRR (ou a seleção por um índice) será de maior eficiência, a menos que um dos produtos ($h_{22} r_{G_{21}} / h_{21}$ ou $h_{11} r_{G_{12}} / h_{12}$) seja maior que 1, o que tende a ser pouco provável. 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.

Na definição da estratégia ideal, o primeiro passo é realizar a opção entre SRR ou SRM. E esta definição deve ser baseada nos valores de eficiência relatados anteriormente. Se uma destas eficiências for 1, pode-se ainda optar pela SRM quando existe o interesse em melhorar uma das populações "per se". Mesmo quando se opta pela SRM, a SRR é aplicada em uma das populações. Várias opções existem para a SRR, as quais são relatadas na seqüência.

(A) Seleção Recorrente Recíproca de Genitores: SRR-G

É a seleção recorrente recíproca adaptada a espécies perenes, conforme Resende & Higa (1990). Baseia-se na seleção dos genitores com base na progênie híbrida e recombinação dos próprios genitores antes de gerar a nova população experimental híbrida. É, portanto, um processo retrospectivo.

(B) Seleção Recorrente Recíproca com S1: SRR-S1

É a seleção recorrente recíproca original de Comstock et al. (1949). Baseia-se na seleção dos genitores com base na progênie híbrida e recombinação dos S1 (obtidos simultaneamente aos híbridos) associados aos genitores, antes de gerar a nova população experimental híbrida.

(C) Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos: SRR-MI ou SRR-SO

É a seleção recorrente recíproca proposta por Paterniani & Vencovsky (1978). Baseia-se na seleção dos genitores com base na progênie híbrida e recombinação dos MI ou SO intrapopulacionais (obtidos simultaneamente aos híbridos) associados aos genitores, antes de gerar a nova população experimental híbrida. Os indivíduos SO intrapopulacionais podem também advir de progênies de irmãos germanos obtidas sob cruzamentos dialélicos ou fatoriais.

(D) Seleção Recorrente Recíproca de Genitores com Híbridos Intermediários: SRR-G-HI

Este esquema foi relatado por Resende & Higa (1990) e é uma modificação do processo descrito em (A). Baseia-se na seleção dos genitores com base na progênie híbrida seguida por novo direcionamento (via cruzamento dos genitores com maior capacidade geral de combinação com a população recíproca) dos cruzamentos para gerar uma nova população experimental híbrida simultaneamente à recombinação dos genitores. É, portanto, um processo que permite gerar híbridos superiores antes que se complete o ciclo da SRR. Estes são denominados híbridos intermediários (HI) entre o ciclo 0 e o ciclo 1 da SRR.

Após a identificação do par de máximo valor em cruzamento, tal par pode ser submetido a um processo de seleção recorrente recíproca individual (SRRI) ou SRR dentro de cruzamento, conforme descrito no item (I). Assim, este esquema é um direcionador para a SRRI.

(E) Seleção Recorrente Recíproca com S1 e Híbridos Intermediários: SRR-S1-HI

É um melhoramento do processo descrito em (B). Baseia-se na seleção dos genitores com base na progênie híbrida e recombinação dos S1 (obtidos simultaneamente aos híbridos) associados aos genitores e simultâneo (processo progressivo) cruzamento entre S1 em nível interpopulacional para gerar os híbridos intermediários. Por este processo, como em (D), híbridos são gerados a cada geração e não apenas a cada duas gerações como nos processos descritos em (A), (B) e (C).

(F) Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos ou S0 e Híbridos Intermediários: SRR-MI-HI

É um melhoramento do processo descrito em (C). Baseia-se na seleção dos genitores com base na progênie híbrida e recombinação dos MI ou S0 intrapopulacionais (obtidos simultaneamente aos híbridos) associados aos genitores e simultâneo (processo progressivo) cruzamento entre S0 em nível interpopulacional para gerar os híbridos intermediários. Por este processo, híbridos são gerados a cada geração e não apenas a cada duas gerações como nos processos descritos em (A), (B) e (C).

(G) Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos e Híbridos Intermediários usando Genitores: SRR-MI-HIG

É uma modificação do procedimento descrito em (F), em que os híbridos intermediários são obtidos cruzando-se os genitores originais como em (D) e não os seus descendentes como em (F). Pode ser mais eficiente que (F) em termos dos híbridos intermediários, pois usam-se os próprios genitores e não os seus filhos oriundos de pais desconhecidos.

(H) Seleção Recorrente Recíproca com Linhagens: SRR-LI

Este esquema foi proposto para o melhoramento do milho por Hallauer (1967) e Lonquist & Williams (1967) e tem sido denominado método dos híbridos crípticos. Em plantas perenes, é uma modificação do processo descrito em (E). Baseia-se na seleção dos genitores com base na progênie híbrida e cruzamento entre S1 em nível interpopulacional para gerar a nova população experimental híbrida. Não há recombinação dos S1 de maneira geral. Há apenas os cruzamentos desses em nível interpopulacional e autofecundação para obtenção de progênie S2. Por este processo, híbridos são gerados a cada geração e sempre advirão de materiais com progressivo grau de endogamia. O final culmina com a seleção de híbridos de linhagens, os quais podem ser propagados via sementes. Há uma certa similaridade deste processo com o componente híbrido intermediário seguido pela seleção recorrente recíproca individual, porém sem o melhoramento contínuo dos híbridos ao longo prazo.

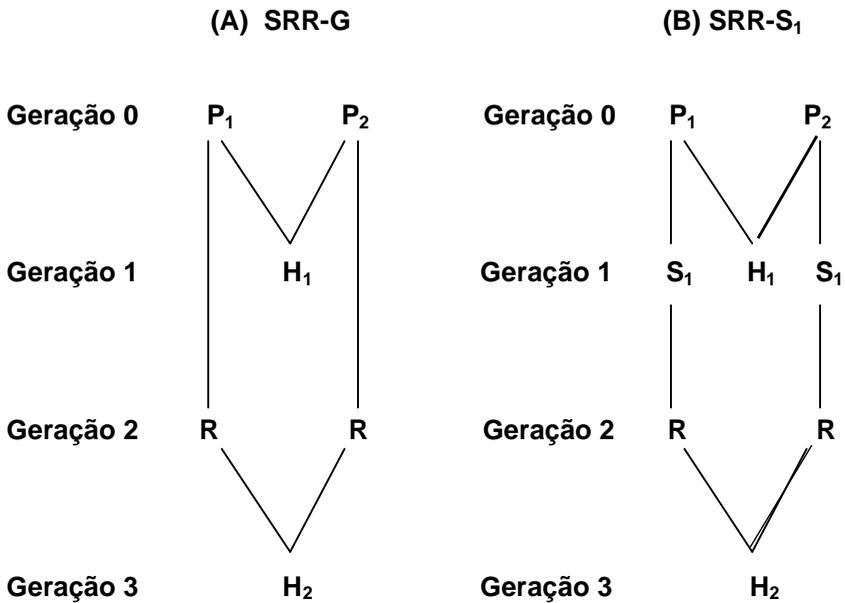
Neste caso, a progênie S_1 é considerada como o genitor já recombinado e o ciclo seletivo é encurtado. Em outras palavras, o teste dos genitores em cruzamento e o plantio das sementes recombinadas são realizados simultaneamente. Então, no momento em que se identifica os melhores genitores em cruzamentos pode-se imediatamente identificar o melhor indivíduo dentro da progênie S_1 e cruzá-lo para início do segundo ciclo de seleção. Genitores favoráveis ao esquema SRR-LI são aqueles que apresentam baixa depressão por endogamia, pois serão usadas sementes obtidas de linhagens, para os plantios comerciais. Uma forma de avaliar isto é através da comparação entre progênie S0 (meios irmãos) e progênie S1 do mesmo genitor ou entre o genitor e sua progênie S1.

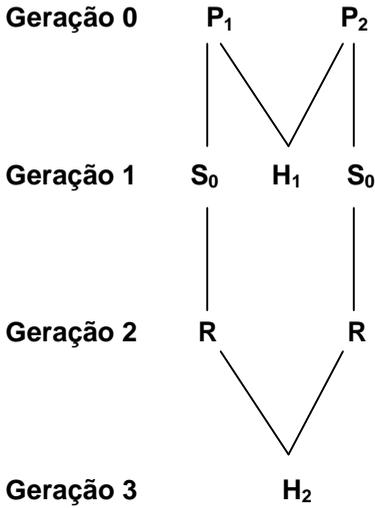
(I) Seleção Recorrente Recíproca Individual: SRRI

Os processos descritos de (A) a (H) referem-se a processos de seleção recorrente recíproca populacional, pois envolvem simultaneamente vários indivíduos de cada população. O processo descrito neste item refere-se a SRRI, visto que a seleção interpopulacional envolve inicialmente apenas um indivíduo de cada população e visa explorar o limite máximo da CEC. Qualquer dos oito esquemas descritos de (A) até (H) podem ser aplicados dentro da SRRI. A escolha da SRRI é recomendada quando existe um cruzamento (identificado nos estágios iniciais

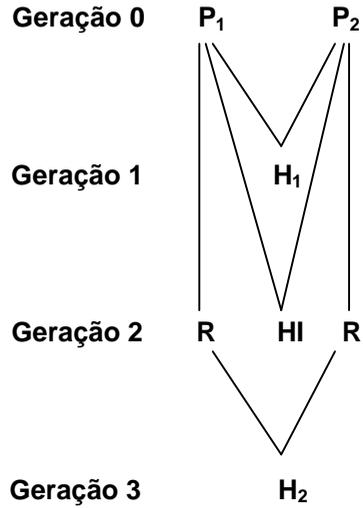
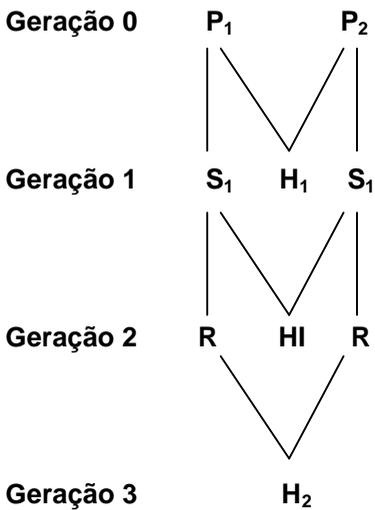
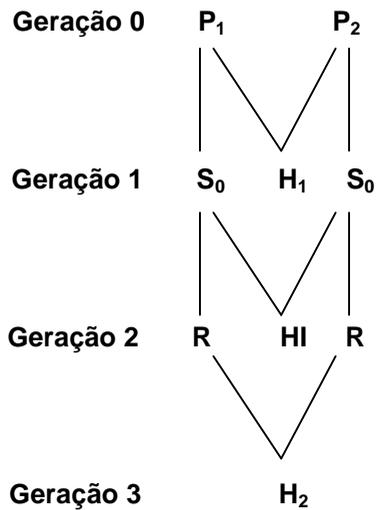
da SRR ou via cruzamentos entre clones elites) muito superior a todos os demais.

Uma comparação entre os oito esquemas (Figura 4, em que R refere-se a indivíduos já recombinados) de SRR é apresentada na Tabela 1.



(C) SRR-S₀ (MI e/ou IG)

(D) SRR-G-HI

(E) SRR-S₁-HI(F) SRR-S₀-HI

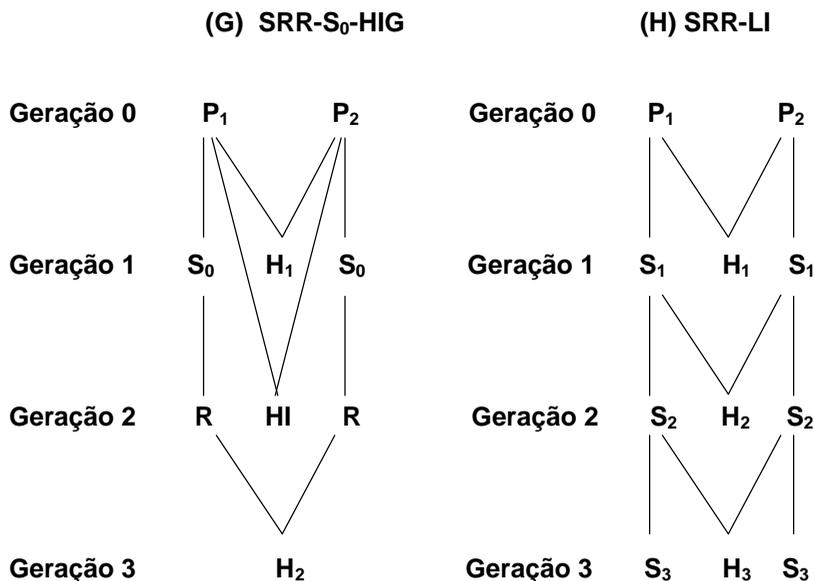


Figura 4. Esquemas alternativos de SRR

Tabela 1. Comparação entre oito esquemas de SRR por meio de vários critérios.

| Item | Método | Uso Var. Genética | Seleção Dentro Genitor | Número Gerações p/ Híbrido | Num. Tipos Prog. | Melhoramento Contínuo | Híbridos em cada Geração. |
|------|------------|----------------------|------------------------|----------------------------|------------------|-----------------------|---------------------------|
| (A) | SRR-G | (1/4) Vai | Não | 2 | 1 e 2** | Sim | Não |
| (B) | SRR-S1 | (1/4) Vai | Sim, 2 Sex | 2 | 3 e 2 | Sim | Não |
| (C) | SRR-MI | (1/8) Vai | Sim, 1 Sex | 2 | 3 e 2 | Sim | Não |
| (D) | SRR-G-HI | (1/4) Vai | Não | 1 | 1 e 3 | Sim | Sim |
| (E) | SRR-S1-HI | (1/4) Vai | Sim, 2 Sex | 1 | 3 | Sim | Sim |
| (F) | SRR-MI-HI | (1/8) Vai | Sim, 1 Sex | 1 | 3 | Sim | Sim |
| (G) | SRR-MI-HIG | (1/8) Vai | Sim, 1 e 2* | 1 | 3 | Sim | Sim |
| (H) | SRR-LI | (1/4)Vai + (1/4) Vdi | Sim, 2 Sex | 1 | 3 | Parcial*** | Sim |

* 1 para a SRR e 2 para os híbridos intermediários (HI); ** alternam 1 e 2 tipos de progênie avaliadas em cada geração; *** Parcial, pois cada ciclo seletivo não se completa plenamente, visto que não há recombinação propriamente dita; Vai: variância genética aditiva interpopulacional associada a uma das populações; Vdi: variância genética de dominância interpopulacional.

Verifica-se pela Tabela 1 que os melhores esquemas são o (A), (B), (D) e (E), pois exploram maior quantidade de variância genética aditiva interpopulacional em cada ciclo seletivo. Todos esses (e os demais também) completam o ciclo seletivo a cada 2 gerações. No entanto, apenas os esquemas (D) e (E) geram híbridos a cada geração. E também direcionam pares excepcionais para a SRR. O método (E) permite adicionalmente a seleção dentro de genitores, nos dois sexos, tanto para a recombinação quanto para a obtenção dos híbridos intermediários. Assim, este (SRR-S1-HI) deve ser a opção de escolha, considerando o ganho genético por ciclo de seleção. Adicionalmente, o uso de progênies S1 permite a “limpeza” dentro de clone em termos de alelos desfavoráveis, por meio da seleção dentro de progênies. No entanto, a SRR-S1-HI necessita avaliar 3 tipos de progênies em cada geração: os híbridos e as progênies intrapopulacionais nas duas populações. O esquema (D) alterna a avaliação de 1 e 3 tipos de progênie em cada geração, o esquema (A) alterna 1 e 2 e o esquema (B) alterna 3 e 2 tipos de progênie. Finalmente, é importante relatar que o esquema SRR-LI só será relevante se o objetivo for o plantio de híbridos homogêneos via sementes.

No melhoramento do eucalipto, o esquema (E) pode demandar maior comprimento do ciclo seletivo, se houver necessidade de clonar os indivíduos S1 visando a recombinação via cruzamentos em pomar de hibridação ao invés de recombiná-los no próprio experimento de avaliação dos S1. Neste caso, o ganho genético por unidade de tempo será maior para o esquema (D) e não para o (E).

Os melhores clones obtidos dentro dos híbridos intermediários nos esquemas (D) ou (E) deverão participar na formação de uma população sintética. Por ocasião da avaliação dos híbridos intermediários, outros híbridos gerados a partir do cruzamento entre clones elites deverão ser avaliados conjuntamente. Isto permitirá verificar se o par a ser submetido a SRR advirá do esquema de SRR ou do cruzamento entre clones elites.

Em resumo, na definição da estratégia ideal de melhoramento, deve-se inicialmente decidir entre a SRR ou a SRM. Posteriormente, deve-se definir o esquema de SRR a ser empregado. Durante o processo de SRR, deve-se definir, se for o caso, o par ideal para SRR. Estes advirão dentre os híbridos intermediários, os cruzamentos da SRR e os híbridos derivados dos cruzamentos entre clones elites. Da SRR pode-se partir para a SRR-LI com apenas um cruzamento elite por geração de endogamia (S1, S2, S3,...).

7

Seleção Recorrente Recíproca Individual e Uso de Autofecundações em Eucalipto

Para caracteres com herança predominantemente aditiva, como densidade da madeira, a autofecundação é uma boa estratégia visando recuperar indivíduos superiores em S1. Tais caracteres praticamente não são melhorados via SRR, de forma que os indivíduos a serem cruzados em programas de SRR já devem ser superiores para os mesmos, ou seja, deve ser praticada a seleção para densidade na ocasião da escolha dos genitores para SRR, pois o valor médio da densidade nos híbridos equivalerá à média dos valores de densidade dos genitores. O mesmo raciocínio é válido para outros caracteres com controle genético predominantemente aditivo.

Neste contexto, a seleção para densidade em S1 é recomendada em associação com a estratégia da SRR. O primeiro passo da SRR refere-se a autofecundação dos indivíduos do par em questão, visando abrir populações dentro dos dois indivíduos genitores. Posteriormente, deve-se selecionar os indivíduos S1 a serem cruzados em nível interpopulacional visando início da SRR. É nesta etapa que deve-se enfatizar a seleção para densidade dentro dos S1. O volume de madeira (caráter com significativa dominância) será, então melhorado pela SRR. A seleção de clones em S1, superiores aos clones genitores S0, só é possível para caracteres que não apresentam dominância completa ou sobredominância. Entretanto, mesmo para os caracteres com controle genético predominantemente aditivo e de alta herdabilidade, é provável que haja baixa variabilidade genética para a seleção em S1, pois estes caracteres podem estar quase fixados nos genitores elites.

Para melhorar o crescimento volumétrico, a estratégia de autofecundação e seleção dentro de um único genitor é muito limitada, pois além da questão da depressão endogâmica, a seleção dentro de um só S1 compromete sobremaneira a utilização da divergência genética (a população dentro de um clone é fechada em apenas 2 alelos por loco, o que é uma grande limitação). No caso, a SRRI é a alternativa de escolha, pois permite explorar os S1 na seleção para densidade e permite também explorar a divergência entre os dois genitores para melhorar o caráter volume via SRR e clonagem. Mesmo com dominância apenas parcial, opções que permitem explorar a divergência genética são melhores. Um clone superior é, sem dúvida, uma excelente população de melhoramento. Entretanto, os esquemas ideais (SRR e SRRI) de melhoramento para caracteres com alguma dominância demandam pelo menos duas excelentes populações, como forma de explorar a divergência genética e gerar indivíduos superiores, os quais são predominantemente heterozigotos.

Dessa forma, os clones comerciais (gerados a partir de SRR e SRRI) tenderão a ser heterozigotos e essa estratégia de seleção de clones dentro de S1 de clones comerciais apresentará baixíssima probabilidade de êxito para caracteres de crescimento, dada a alta heterozigose dos clones. Tal estratégia não deve então ser recomendada, pois ela só será efetiva para os clones mais homozigotos, ou seja, aqueles com pequena depressão por endogamia. Como as diversas estratégias são competidoras (em tempo e recursos) em um programa de melhoramento, deve-se enfatizar aquelas mais promissoras.

8

Estratégia Combinada SRR-SRIPS- SRRI em Eucalipto

Em eucalipto cultivado em áreas tropicais, as três estratégias de melhoramento mais usuais são a SRR, a SRIPS e a SRRI. Um programa de melhoramento bem delineado deve ser capaz de concatenar essas três estratégias simultaneamente, visto que cada uma tende a gerar material genético que será direcionado para outra estratégia. Assim, tanto a SRR quanto a SRIPS direcionam pares superiores para a SRRI e esta, juntamente com a SRR, geram materiais a entrarem em um programa de SRIPS. Um fluxograma para a estratégia combinada é apresentado na Figura 5.

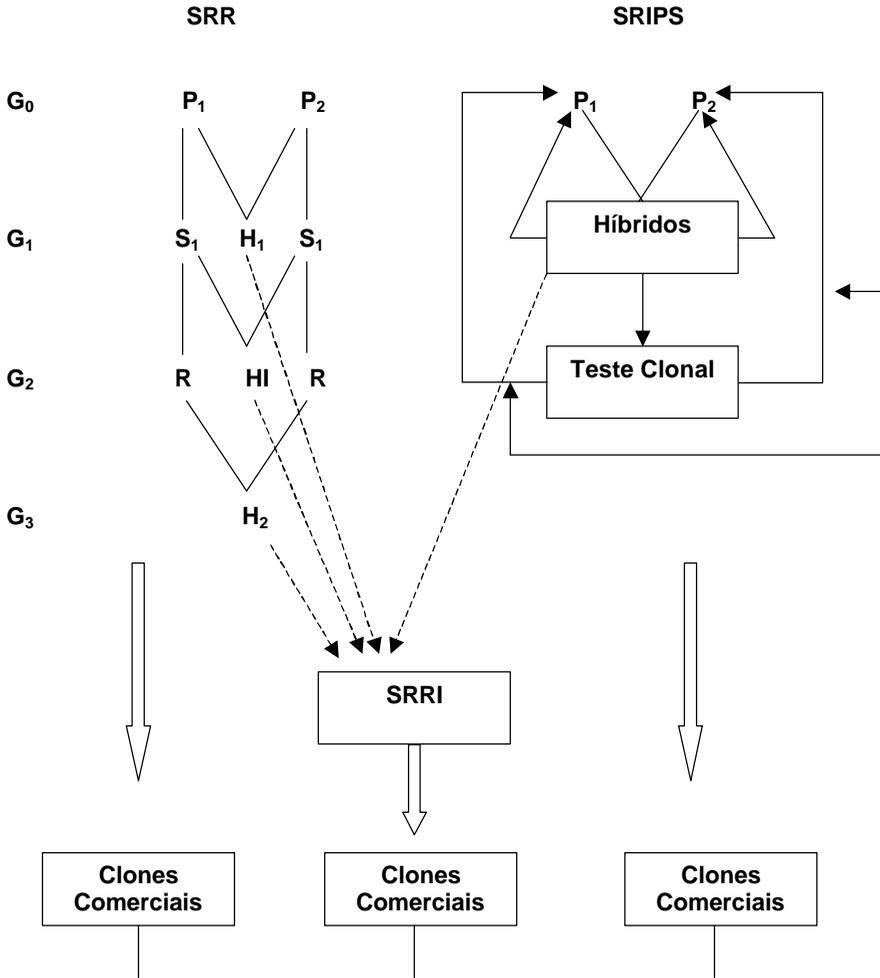


Figura 5. Estratégia combinada SRR - SRIPS - SRRI em Eucalipto

9

Seleção de Genitores para Híbridação

O principal objetivo na hibridação não é maximizar a heterose, mas sim a média do cruzamento. Os efeitos genotípicos das famílias híbridas ou cruzamento são dados por $(1/2)(\hat{a}_i + \hat{a}_j) + \hat{c}_{ij}$, em que \hat{a}_i e \hat{a}_j são os valores genéticos aditivo preditos do genitor i e j , respectivamente, e \hat{c}_{ij} é a capacidade específica de combinação (CEC) do cruzamento entre os genitores i e j . Assim, os efeitos aditivos interpopulacionais dos genitores são sempre importantes. Os efeitos aditivos intra serão importantes se a correlação entre ambos for alta. Para características de alta herdabilidade (baixa CEC), a seleção dos genitores com base nos valores genéticos aditivos preditos é mais importante ainda, conforme mostrado pela fórmula acima. Para caracteres e populações que apresentam elevada CEC, genitores divergentes devem ser cruzados. Nesse caso, a quantificação da divergência genética entre os genitores torna-se relevante. Mais detalhes sobre isso são apresentados no item 11.1.

Alguns resultados práticos têm revelado baixa correlação entre valores dos genitores em teste clonal e suas progênes híbridas. Isto pode ser explicado pelo fato do teste clonal selecionar também pelos efeitos não aditivos (dominância e epistasia), os quais não são transmitidos em cruzamento, ou seja, os genitores predominantemente heterozigotos segregaram demais. Outra questão é a própria magnitude da CEC em relação aos efeitos aditivos, a qual pode ser muito alta em alguns cruzamentos. Por isto a seleção com base na progênie híbrida é importante. O teste clonal não é adequado, a menos que os genitores sejam bastante homozigotos.

A seleção de indivíduos para composição da população pura para SRR é importante para caracteres de alta herdabilidade: densidade, rendimento de celulose,

etc. Estes caracteres têm herança aditiva e, portanto, não são melhorados via SRR. Seus valores médios nos híbridos equivalem à média dos valores dos genitores. Portanto, os genitores devem ser selecionados para tais caracteres. Tais caracteres não são melhorados na SRR porque não possuem correlações favoráveis com os caracteres de crescimento, os quais são o foco da SRR. Na seleção de indivíduos recombinados, para compor uma nova geração da população para um novo ciclo de SRR, deve-se também enfatizar essas características de qualidade da madeira.

Para crescimento, a importância da seleção para a composição da população base para a SRR depende da correlação entre valores genéticos intra e interpopulacionais. Deve ser importante para uma população e menos importante para a outra.

Assim, deve-se usar para seleção os valores aditivos interpopulacionais, os quais podem fazer uso também dos efeitos aditivos intra.

Na SRR, de maneira geral, é importante relatar que tanto a seleção dos genitores a serem recombinados quanto a seleção dos indivíduos recombinados a serem cruzados devem ser baseadas nos efeitos aditivos interpopulacionais. No caso, a seleção dos referidos indivíduos recombinados (ou a serem recombinados, dependendo da etapa) deve ser baseada nos valores genéticos aditivos interpopulacionais preditos por $\hat{a}_{i(12)} = (1/2)\hat{a}_{g12} + h_c^2(y_{intra} - X\hat{\mathbf{b}} - (1/2)\hat{a}_{g11} - W\hat{c}_{11} - S\hat{d}_{11})$, sob um modelo individual reduzido, em que \hat{a}_{g12} é o valor genético aditivo interpopulacional do genitor da população 1 e \hat{a}_{g11} é o valor genético aditivo intrapopulacional do genitor da população 1 obtidos sob um modelo reduzido bivariado, conforme Resende (2004). O componente $h_c^2 = \mathbf{r}_a \mathbf{s}_{a_{1112}}^2 / \mathbf{s}_{e11}^2$ é a herdabilidade correlacionada ou co-herdabilidade para a seleção dentro de genitor. O coeficiente \mathbf{r}_a depende do tipo de progênie avaliada e equivale a (3/4) para meios irmãos. Verifica-se que a contribuição da seleção dentro de genitor é zero se a correlação entre as performances intra e inter for zero, o que é pouco provável. A correlação deve ser alta para uma população e baixa para outra, mas ambas podem ser positivas. Com sobredominância uma correlação negativa pode ser esperada.

No caso do esquema SRR-LI, a seleção pode basear-se não apenas em $\hat{a}_{i(12)}$ mas também em $\hat{a}_{i(11)} = (1/2)\hat{a}_{g11} + h^2(y_{intra} - X\hat{\mathbf{b}} - (1/2)\hat{a}_{g11} - W\hat{c}_{11} - S\hat{d}_{11})$, em que $h^2 = \mathbf{r}_a \mathbf{s}_{a_{11}}^2 / \mathbf{s}_{e11}^2$. Isto porque a seleção de boas linhagens (melhoramento intrapopulacional) é também relevante nesta estratégia.

10

Delimitações de Cruzamentos para a SRR e a SRIPS

Os delineamentos de cruzamento para a implementação de programas de seleção recorrente recíproca (SSR) visando o melhoramento contínuo do híbrido através dos ciclos seletivos bem como as seleções imediatas dos clones superiores, devem ser analisados sob quatro aspectos: (i) eficiência na avaliação da capacidade geral de hibridação dos genitores; (ii) possibilidade de identificação de cruzamentos superiores (seleção de famílias de irmãos germanos); (iii) eficiência da seleção de clones na população híbrida; (iv) capacidade de avaliação de um grande número de genitores, fato que é favorável em termos de intensidade de seleção e tamanho efetivo populacional (N_e) e, portanto, em termos de ganho genético acumulado com as gerações de seleção.

Dentre os delineamentos adequados, citam-se o de policruzamento (progênies de meios irmãos interpopulacionais), o de pares simples (progênies de irmãos germanos interpopulacionais), o fatorial desconexo (progênies de meios irmãos e de irmãos germanos interpopulacionais) e o dialélico parcial circulante de Kempthorne & Curnow (1961), que também gera progênies de meios irmãos e de irmãos germanos interpopulacionais simultaneamente. Para pleno atendimento do requisito (i), o melhor delineamento é o de policruzamento, o qual maximiza o ganho com a SRR. Para atendimento do requisito (ii), os delineamentos de pares simples, fatorial desconexo e dialélico parcial circulante são adequados. Quanto ao requisito (iii), os delineamentos fatorial desconexo e dialélico parcial circulante são equivalentes e superiores aos demais (resultados apresentados na seqüência). Por sua vez, a capacidade de avaliação de um grande número de genitores deve ser analisada fixando-se um número total máximo de cruzamentos passíveis de serem avaliados a campo.

A título de exemplo, fixando-se o número total de cruzamentos (ou progênies) a ser avaliado a campo em 400 e, considerando-se quatro cruzamentos por genitor no fatorial desconexo e no dialélico parcial circulante, têm-se os seguintes números de genitores utilizados em cada uma das populações sob SRR: 400 para pares simples, 200 para o policruzamento e 100 para o fatorial desconexo e dialélico parcial circulante. Considerando a recombinação dos 30 melhores genitores, verifica-se que as intensidades de seleção pelo fatorial desconexo e dialélico parcial circulante seriam mais baixas. Considerando três cruzamentos por genitor nesses dois delineamentos, o número de genitores usados sobe para 133, fato que aumenta o N_e e a intensidade de seleção.

Verifica-se que nenhum dos delineamentos atende satisfatoriamente aos quatro requisitos: o delineamento de pares simples atende bem aos requisitos (ii) e (iv); os delineamentos fatorial desconexo e dialélico parcial circulante com três cruzamentos por genitor atendem bem aos requisitos (ii), (iii) e (iv); o delineamento de policruzamento atende bem ao requisito (i). Assim, uma comparação mais detalhada é necessária quanto ao fator (i), conforme realizado a seguir.

10.1 Número de cruzamentos por genitor e eficiência na avaliação da capacidade geral de hibridação dos genitores

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. A seguir, é estudada a eficiência do delineamento fatorial desconexo, quanto ao requisito em questão. Os resultados são igualmente válidos para o dialélico parcial circulante.

Delineamento de policruzamento

Variância fenotípica entre médias de famílias de meios irmãos interpopulacionais (FMI):

$$Var(FMI) = (1/4) s_{a_{12}}^2 + s_e^2/b + s_d^2/nb$$

Herdabilidade entre médias de FMI visando ao ganho no híbrido interpopulacional:

$$h_{FMI}^2 = \frac{(1/4) s_{a_{12}}^2}{Var(FMI)}$$

Delineamento fatorial desconexo

Variância fenotípica entre médias de famílias de meios irmãos interpopulacionais obtidas sob fatorial desconexo (FMIF):

$$\text{Var}(FMIF) = (1/4) \mathbf{s}_{a_{12}}^2 + [(1/4) \mathbf{s}_{a_{12}}^2 / c] + \mathbf{s}_e^2 / cb' + \mathbf{s}_d^2 / ncb'$$

$$h_{FMIF}^2 = \frac{(1/4) \mathbf{s}_{a_{12}}^2}{\text{Var}(FMIF)}$$

Para efeito de comparação, pode-se considerar a experimentação com $n = 1$ planta por parcela e iguais tamanhos de FMI e de FMIF. Isto implica:

$$b = cb'$$

$$\text{Var}(FMI) = \frac{1 + (cb' - 1) t_3}{cb'} \mathbf{s}_y^2;$$

$$\text{Var}(FMIF) = \frac{1 + (b' - 1) t_2 + (c - 2) b' t_3}{cb'} \mathbf{s}_y^2;$$

$$t_2 = (1/2) h_a^2 + (1/4) (h_g^2 - h_a^2);$$

$$t_3 = (1/4) h_a^2.$$

Definem-se os seguintes parâmetros e quantidades:

$\mathbf{s}_{a_{12}}^2$: variância genética aditiva interpopulacional;

σ_e^2 : variância entre parcelas;

σ_δ^2 : variância dentro de parcelas;

$\mathbf{s}_{d_{12}}^2$: variância genética de dominância interpopulacional;

σ_y^2 : variância fenotípica individual;

c , b e b' : números de cruzamentos por genitor, número de blocos por família de meios irmãos e número de blocos por família de irmãos germanos obtidas sob cruzamentos fatoriais, respectivamente.

A eficiência relativa do uso de FMIF em relação ao uso da FMI pode ser dada pela razão entre as herdabilidades. Assim, tem-se:

$$\begin{aligned}
 E_{f_1} &= \frac{h_{FMIF}^2}{h_{FMI}^2} = \frac{Var(FMIF)}{Var(FMIF)} = \frac{1 + (cb' - 1) t_3}{1 + (b' - 1) t_2 + (c - 2) b' t_3} = \\
 &= \frac{1 + cb' t_3 - t_3}{1 + cb' t_3 - 2b' t_3 + (b' - 1) t_2} = \\
 &= \frac{1 + cb'(1/4) h_a^2 - (1/4) h_a^2}{1 + cb'(1/4) h_a^2 + (b' - 1)[(1/2) h_a^2 + (1/4)(h_g^2 - h_a^2)] - 2b'(1/4) h_a^2} = \\
 &= \frac{1}{1 + \frac{b'(h_g^2 - h_a^2) - h_g^2}{4 + (cb' - 1) h_a^2}}
 \end{aligned}$$

Assumindo dominância completa, em uma população com um nível intermediário de melhoramento, tem-se $s_{a_{12}}^2 = (1/2) s_{a_{12}}^2$ e

$(h_g^2 - h_a^2) = (1/2) h_a^2$. Assumindo $h_a^2 = 0,20$ e $h_g^2 = 0,30$, tem-se:

$$E_{f_1} = \frac{1}{1 + \frac{0,10b' - 0,30}{4 + (cb' - 1) 0,20}}$$

A eficiência em termos de acurácia seletiva é mais adequada para a comparação e é dada por $E_{f_2} = (E_{f_1})^{1/2}$. Com base nestas expressões, são apresentadas na Tabela 2 as eficiências na avaliação da capacidade geral de combinação dos genitores em função do número de cruzamentos realizados por genitor, nos delineamentos de cruzamento fatorial desconexo e dialélico parcial circulante. Considerou-se um caráter com herdabilidades individuais nos sentidos restrito (h_a^2) e amplo (h_g^2) de 0,20 e 0,30, respectivamente, valores esses coerentes com aqueles relatados por Rezende & Resende (2000) para crescimento em eucalipto.

Tabela 2. Eficiências relativas dos delineamentos fatorial desconexo e dialélico parcial circulante sobre o policruzamento, em função de diferentes números (c) de cruzamentos por genitor e de blocos (b) para um valor fixo de $b = cb' = 100$.

| c | b' | Ef_1 | Ef_2 |
|----|-----|--------|--------|
| 1 | 100 | 0,45* | 0,670 |
| 2 | 50 | 0,83 | 0,910 |
| 3 | 33 | 0,89 | 0,940 |
| 4 | 25 | 0,92 | 0,960 |
| 5 | 20 | 0,93 | 0,960 |
| 6 | 17 | 0,94 | 0,970 |
| 7 | 14 | 0,95 | 0,970 |
| 8 | 12 | 0,96 | 0,980 |
| 9 | 11 | 0,97 | 0,980 |
| 10 | 10 | 0,97 | 0,980 |
| 15 | 7 | 0,98 | 0,990 |
| 20 | 5 | 0,99 | 0,995 |

Ef_1 e Ef_2 : eficiência em termos de herdabilidade e acurácia, respectivamente. * :

neste caso
$$E_{f_1} = \frac{1 + (cb' - 1) t_3}{1 + (cb' - 1) t_2}.$$

Verifica-se que, em termos de acurácia, o uso de apenas um cruzamento (progênie de irmãos germanos ou delineamento de cruzamentos em pares simples) por genitor é 33% menos eficiente que o uso de policruzamentos. Aumentando-se o número de cruzamentos para três e quatro, esta perda se reduz a apenas 6% e 4%, respectivamente. Para reduzir em mais 2%, o número de cruzamentos deve ser duplicado para oito. Assim, três cruzamentos por genitor parece adequado.

Outra abordagem, não dependente do número de repetições e nem do conhecimento de h_a^2 e h_g^2 , é apresentada a seguir. Considerando, agora, a seleção entre médias genéticas (g) e não fenotípicas) de famílias de meios irmãos (FMI) e FMI sob cruzamento dialélico circulante ou fatorial (FMIF), tem-se:

$$\text{Var}(FMIg) = (1/4) s_{a_{12}}^2$$

$$\text{Var}(FMIFg) = (1/4) s_{a_{12}}^2 + [(1/4) s_{d_{12}}^2 / c]$$

$$h_{FMIg}^2 = \frac{(1/4) s_{a_{12}}^2}{(1/4) s_{a_{12}}^2} = 1$$

$$h_{FMIFg}^2 = \frac{(1/4) s_{a_{12}}^2}{(1/4) s_{a_{12}}^2 + [(1/4) s_{d_{12}}^2 / c]} = \frac{1}{1 + \frac{s_{d_{12}}^2 / s_{a_{12}}^2}{c}}$$

$$E_{f_3} = \frac{h_{FMIFg}^2}{h_{FMIg}^2} = \frac{\text{Var}(FMIg)}{\text{Var}(FMIFg)} = \frac{1}{1 + \frac{1}{c} \frac{s_{d_{12}}^2}{s_{a_{12}}^2}}$$

No caso de ausência de dominância, $E_{f_3} = 1$. Com dominância completa, em uma população com nível intermediário de melhoramento, $s_{d_{12}}^2 / s_{a_{12}}^2 = 0,5$ e $E_{f_3} = \frac{1}{1 + \frac{0,5}{c}}$ e $E_{f_4} = [E_{f_3}]^{1/2}$. Para famílias de irmãos germanos $E_{f_3} = \frac{1}{2 + \frac{s_{d_{12}}^2}{s_{a_{12}}^2}} = 1/2,5 = 0,4$. Com base nestas expressões, as eficiências para diferentes números de cruzamentos por genitor são apresentadas na Tabela 3.

Tabela 3. Eficiências relativas dos delineamentos fatorial desconexo e dialélico parcial circulante sobre o policruzamento, em função de diferentes números (c) de cruzamento por genitor.

| c | E_{f_3} | E_{f_4} |
|-----|-----------|-----------|
| 1 | 0,400 | 0,630 |
| 2 | 0,800 | 0,890 |
| 3 | 0,860 | 0,930 |
| 4 | 0,890 | 0,940 |
| 5 | 0,910 | 0,950 |
| 6 | 0,920 | 0,960 |
| 7 | 0,930 | 0,960 |
| 8 | 0,940 | 0,970 |
| 9 | 0,950 | 0,970 |
| 10 | 0,950 | 0,970 |
| 15 | 0,970 | 0,980 |
| 20 | 0,980 | 0,990 |
| 30 | 0,980 | 0,990 |
| 50 | 0,990 | 0,990 |
| 100 | 0,995 | 0,997 |

E_{f_3} e E_{f_4} : eficiência em termos de herdabilidade e acurácia, respectivamente.

Por esta nova abordagem, em termos de acurácia, o uso de apenas um cruzamento (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 e os resultados obtidos pelas duas abordagens foram similares.

10.2 Número de cruzamentos por genitor e eficiência da seleção de clones na população híbrida

Inicialmente, são comparados (Tabela 4) delineamentos fatoriais com diferentes números de cruzamento por genitor e, posteriormente, o fatorial é comparado (Tabela 5) com progênies de meios irmãos (policruzamento) e irmãos germanos

(pares simples). Os resultados são válidos também para o dialélico parcial circulante.

Os resultados comparativos referentes aos fatoriais desconexos 2 x 2, 3 x 3, 4 x 4 e 5 x 5, para vários valores de herdabilidade, são apresentados nas Tabelas 4.

Tabela 4. Acurácias seletivas associadas aos delineamentos de cruzamento fatoriais desconexos 2 x 2 ($r_{\hat{g}gF_2}$), 3 x 3 ($r_{\hat{g}gF_3}$), 4 x 4 ($r_{\hat{g}gF_4}$) e 5 x 5 ($r_{\hat{g}gF_5}$), avaliados no delineamento de blocos ao acaso com 6 plantas por parcela e 10 repetições. Sistema de propagação: assexuada.

| $h_a^2 *$ | $h_g^2 *$ | $r_{\hat{g}gF_2}$ | $r_{\hat{g}gF_3}$ | $r_{\hat{g}gF_4}$ | $r_{\hat{g}gF_5}$ |
|-----------|-----------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| 0,05 | 0,05 | 0,58 | 0,61 | 0,62 | 0,63 |
| | 0,075 | 0,60 | 0,63 | 0,65 | 0,66 |
| 0,10 | 0,10 | 0,64 | 0,66 | 0,66 | 0,66 |
| | 0,15 | 0,67 | 0,70 | 0,71 | 0,72 |
| 0,20 | 0,20 | 0,70 | 0,70 | 0,71 | 0,71 |
| | 0,30 | 0,75 | 0,77 | 0,79 | 0,80 |
| 0,30 | 0,30 | 0,73 | 0,74 | 0,74 | 0,74 |
| | 0,45 | 0,81 | 0,84 | 0,85 | 0,86 |
| 0,40 | 0,40 | 0,77 | 0,77 | 0,77 | 0,77 |
| | 0,60 | 0,89 | 0,91 | 0,92 | 0,93 |
| 0,50 | 0,50 | 0,81 | 0,81 | 0,81 | 0,81 |
| | 0,75 | 0,97 | 0,99 | 1,00 | 1,00 |

* h_a^2 e h_g^2 :herdabilidades individuais no sentido restrito e amplo, respectivamente.

Verifica-se que o aumento da eficiência seletiva com o aumento da dimensão do fatorial decresce rapidamente. Para todos os níveis de herdabilidade, o ponto de eficiência máxima é praticamente atingido com o fatorial 3 x 3 (Tabela 4).

É importante verificar que, com o aumento da dimensão do fatorial, diminui-se o número de genitores a serem avaliados, considerando um número fixo de famílias. Assim, fixando-se o número total de famílias em 400, com os fatoriais 3 x 3, 4 x 4 e 5 x 5, são utilizados 133, 100 e 80 genitores em cada população, respectivamente. Desta forma, os fatoriais 3 x 3 podem ser preferidos por

permitir um maior tamanho efetivo na população de seleção, fato que pode permitir um maior diferencial de seleção realizado. As vantagens adicionais dos fatoriais 3×3 sobre fatoriais menores (2×2) e sobre progênies de irmãos germanos ou cruzamentos em pares simples (fatoriais 1×1 ou meio dialélico 1×1) são: (i) evitar que determinados genitores sejam cruzados apenas com genitores bons ou apenas com genitores ruins; (ii) permitir avaliar a capacidade geral de combinação e a prática da seleção de genitores.

Os resultados referentes às comparações envolvendo os delineamentos de policruzamento (progênies de meios irmãos), pares simples (progênies de irmãos germanos) e fatorial desconexo 4×4 , são apresentados na Tabela 5 para delineamentos com 1 planta por parcela e 60 repetições. Resende (2002a) apresenta resultados também para o caso de 6 plantas por parcela e 10 repetições. As conclusões foram as mesmas para os delineamentos com 1 e com 6 plantas por parcela.

Tabela 5. Acurácias seletivas associadas aos delineamentos de policruzamento ($r_{\hat{g}gMI}$), pares simples ($r_{\hat{g}gIG}$) e fatorial desconexo 4 x 4 ($r_{\hat{g}gF_4}$), bem como eficiências do delineamento de pares simples sobre o policruzamento (E_1), do fatorial sobre policruzamentos (E_2) e do fatorial sobre pares simples (E_3). Delineamento experimental de blocos ao acaso com 1 planta por parcela e propagação assexuada.

| h_a^2 * | h_g^2 * | $r_{\hat{g}gMI}$ | $r_{\hat{g}gIG}$ | $r_{\hat{g}gF_4}$ | E ₁ | E ₂ | E ₃ |
|-----------|-----------|------------------|------------------|-------------------|----------------|----------------|----------------|
| 0,05 | 0,05 | 0,38 | 0,57 | 0,62 | 1,50 | 1,63 | 1,09 |
| | 0,075 | 0,41 | 0,58 | 0,65 | 1,41 | 1,59 | 1,12 |
| 0,10 | 0,10 | 0,47 | 0,64 | 0,67 | 1,36 | 1,43 | 1,05 |
| | 0,15 | 0,52 | 0,65 | 0,72 | 1,25 | 1,38 | 1,11 |
| 0,20 | 0,20 | 0,57 | 0,71 | 0,71 | 1,25 | 1,25 | 1,00 |
| | 0,30 | 0,65 | 0,73 | 0,80 | 1,12 | 1,23 | 1,10 |
| 0,30 | 0,30 | 0,64 | 0,74 | 0,74 | 1,16 | 1,16 | 1,00 |
| | 0,45 | 0,75 | 0,79 | 0,85 | 1,05 | 1,13 | 1,08 |
| 0,40 | 0,40 | 0,69 | 0,78 | 0,77 | 1,13 | 1,12 | 0,99 |
| | 0,60 | 0,84 | 0,85 | 0,91 | 1,01 | 1,08 | 1,07 |
| 0,50 | 0,50 | 0,75 | 0,81 | 0,81 | 1,08 | 1,08 | 1,00 |
| | 0,75 | 0,91 | 0,91 | 0,96 | 1,00 | 1,05 | 1,05 |

* h_a^2 e h_g^2 : herdabilidades individuais no sentido restrito e amplo, respectivamente.

Os resultados revelaram a superioridade do delineamento de pares simples sobre o de policruzamento em todas as situações, ou seja, em presença ou ausência de dominância, nos delineamentos com 1 e 6 plantas por parcela. As maiores eficiências foram obtidas para caracteres de mais baixa herdabilidade e em ausência de dominância ($h_g^2 = h_a^2$) (Tabela 5).

O fatorial desconexo 4 x 4 apresentou também maior eficiência sobre o policruzamento em todas as situações e também maior eficiência que o delineamento de pares simples em quase todas as situações. A eficiência do fatorial sobre pares simples mostrou-se mais significativa (entre 5% e 14% de superioridade) para caracteres de baixa ($\leq 0,30$) herdabilidade e em presença de

dominância. Considerando apenas a propagação vegetativa em presença de dominância, a superioridade do fatorial sobre pares simples mostrou-se acima de 5% para todos os níveis de herdabilidade considerados (Tabela 5).

A superioridade do fatorial desconexo 4 x 4 sobre pares simples é muito representativa, pois não implica em qualquer custo adicional, já que ambos baseiam-se em cruzamentos controlados e estão associados ao mesmo número total de cruzamentos. Assim, na opção por cruzamentos controlados, o fatorial desconexo deve ser utilizado.

Na opção entre cruzamentos controlados (fatorial desconexo) e polinização livre (policruzamentos), deve prevalecer à alta eficiência (E_2) do fatorial sobretudo para caracteres de baixa herdabilidade. Para caracteres com herdabilidade menor ou igual a 0,20, a superioridade mostrou-se acima de 20% em todas as situações (Tabela 5). Todos os resultados e conclusões relatadas para o fatorial 4 x 4 são válidas também para o fatorial 3 x 3, visto que ambos são praticamente igualmente eficientes (Tabela 4). Da mesma forma, todas as conclusões são também válidas para o dialélico parcial circulante ou qualquer outro delineamento de cruzamento desbalanceado com número médio de cruzamentos por genitor igual a 3.

Para a SRIPS, todas as conclusões relatadas anteriormente no contexto da SRR são válidas. Mas os números totais de genitores mencionados, usados em cruzamento, duplicam-se na SRIPS, mostrando que a SRIPS é mais favorável em relação à SRR em termos de N_e e intensidade de seleção. Assim, recomenda-se igualmente três cruzamentos por genitor na SRIPS. As conclusões apresentadas neste tópico são válidas também para a maximização da acurácia seletiva com a seleção de famílias e também de genitores potenciais (seleção baseada nos efeitos aditivos dos indivíduos dos testes de progênie) conforme relatado por Resende (2002a).

Ainda com relação à SRI e SRIPS, o delineamento em V, apresentado por Resende (2002a), deve ser usado para os genitores de maiores valores genéticos aditivos. Tal delineamento permite cruzar os melhores genitores mais vezes. Isto é uma forma de aumentar a probabilidade de obtenção de indivíduos excepcionalmente superiores nas progênie. Considerando os 10 melhores genitores de uma população, ordenados de acordo com os seus valores genéticos preditos, o delineamento em V, apresentado a seguir, permite definir os cruzamentos

a serem realizados, quando o número total de cruzamentos a ser realizado é fixado em 25.

| Genitor | 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 | | | | |
| 6 | | | | | | | | | | |
| 7 | | | | | | | | | | |
| 8 | | | | | | | | | | |
| 9 | | | | | | | | | | |
| 10 | | | | | | | | | | |

Neste caso, apenas os melhores cruzamentos são realizados e os números de cruzamentos por genitor são:

| Genitor | N. de Cruzamentos | Genitor | N. 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 dióicas), os 25 melhores cruzamentos são dados por um delineamento fatorial 5 x 5, envolvendo os 5 melhores genitores de cada população.

11

Métodos Ótimos de Seleção

No melhoramento de plantas de propagação assexuada, a seleção pode ser praticada com os seguintes objetivos: (i) seleção de genitores para cruzamento e recombinação em programas de SRI e SRR; (ii) seleção de clones para recomendação, visando plantios comerciais; (iii) seleção de clones potenciais nas progênies híbridas; (iv) seleção de genitores potenciais em programas de SRI e SRR; (v) seleção de famílias (ou cruzamentos) para direcionar a seleção de clones potenciais ou para plantios comerciais via sementes ou via clonagem. Para plantas com propagação sexuada, os objetivos (i), (iv) e (v) são aplicadas. Assim, o melhoramento de plantas enquadradas nessa categoria, tais quais as palmáceas, é um caso particular e simplificado do melhoramento de plantas de propagação assexuada.

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 & Higa, 1994), o qual é o próprio BLUP para o caso de dados balanceados (RESENDE & FERNANDES, 1999). O BLUP permite também o uso simultâneo de várias fontes de informação tais quais aquelas advindas de vários experimentos instalados em um ou vários locais. Para aplicação do BLUP, são necessárias estimativas de componentes de variância e de parâmetros genéticos, tais quais a herdabilidade.

O procedimento ótimo de estimação desses componentes de variância é o de máxima verossimilhança residual ou restrita (REML), o qual é superior ao método da análise de variância (ANOVA) em situação de dados desbalanceados e delineamentos não ortogonais (como os blocos aumentados e alguns blocos incompletos). O procedimento ótimo de avaliação genética é, então, o REML/BLUP. Detalhes sobre o REML/BLUP no melhoramento de plantas de propagação assexuada são apresentados por Resende (2000, 2002a, 2004). Tal procedimento está associado à metodologia de modelos mistos e tem sido aplicada a várias espécies perenes no Brasil (RESENDE et al., 1993; 1996; BARBOSA et al., 2004; DIAS & RESENDE, 2001a; REZENDE & RESENDE, 2001, dentre outros). Tal metodologia tem também sido aplicada via modelos de análise espacial de experimentos (RESENDE & STURION, 2001; RESENDE & THOMPSON, 2004).

11.1 Seleção de Genitores para Cruzamento e Recombinação

Nos programas de SRI, SRIPS e SRR, os genitores são selecionados para a realização de cruzamentos visando à geração de novas progênies a serem avaliadas. Essencialmente, devem ser selecionados genitores que produzam excelentes cruzamentos. Assim, tais genitores devem apresentar elevado valor genético aditivo ($u + a$). De maneira complementar, genitores divergentes devem ser cruzados visando à obtenção de dois efeitos: heterose ou alta capacidade específica de combinação manifestada na progênie; alta variabilidade genética na progênie.

A divergência mencionada deve ser para o próprio caráter de interesse. Assim, estimativas de CEC (Capacidade Específica de Combinação) envolvendo cruzamentos são excelentes indicadores de útil divergência genética e podem ser usados na definição de grupos heteróticos e também na escolha de pares para a SRRI. Em algumas espécies, a definição de grupos heteróticos é automática, como na hibridação entre diferentes espécies de eucalipto e entre diferentes populações de café canéfora. Nesse caso, os grupos heteróticos estão definidos aos níveis de espécies e de populações, respectivamente. A divergência pode ser estimada também de forma indireta, usando análise multivariada, envolvendo vários caracteres morfológicos ou marcadores moleculares.

A predição dos valores genéticos aditivos dos genitores para fins de seleção é

realizada alternativamente com base no comportamento das progênies obtidas sob autofecundação, cruzamentos em pares simples, policruzamentos, cruzamentos dialélicos ou fatoriais com três cruzamentos por genitor. Os modelos e estimadores/preditores REML/BLUP foram apresentados por Resende (2000; 2002a) e a estimação/ predição prática pode ser realizada empregando-se o software Selegen-REML/BLUP (RESENDE 2002b), o qual apresenta a saída “Seleção de Genitores” em todos os seus modelos, exceto no caso de testes clonais. Estas saídas podem ser usadas também para a estimação do ganho com a SRR. O ganho genético nos híbridos da geração seguinte equivale à média dos ganhos com a seleção de genitores em cada população.

11.2 Seleção de Clones em Testes Clonais

A seleção de clones destinados aos plantios comerciais deve basear-se nos valores genotípicos ($u + g$) preditos a partir de testes clonais em uma ou várias fases. Quando realizado em várias fases, deve-se estabelecer um BLUP por meio do uso simultâneo das informações das várias fases. Isto pode ser realizado por vários modelos do Selegen-REML/BLUP, os quais permitem lidar com clones aparentados ou não. Vários estimadores/preditores foram apresentados por Resende (2000; 2002a) e Rezende & Resende (2001).

11.3 Seleção de Clones Potenciais

A seleção de indivíduos superiores em progênies híbridas, visando ao estabelecimento de testes clonais, deve-se basear nos valores genotípicos individuais dados por $(u + g) = u + a + d$. Quando são tomados dados de plantas individuais em testes de progênies obtidas sob cruzamentos em pares simples, policruzamentos ou fatorial com três cruzamentos por genitor, tais valores genotípicos podem ser preditos pelo REML/BLUP, usando o software Selegen-Reml/Blup. Quando não são tomados dados de plantas individuais, o procedimento BLUPIS (RESENDE & BARBOSA, 2004), descrito a seguir, pode ser utilizado. Quando não são estabelecidos testes de progênies, a seleção para caracteres de baixa herdabilidade fica prejudicada, pois somente a seleção massal pode ser aplicada.

O procedimento ideal de seleção de indivíduos para clonagem é o BLUP individual, considerando simultaneamente as informações do indivíduo, da família, do deline-

amento experimental e do parentesco entre famílias e genitores. Entretanto, em algumas espécies como a cana-de-açúcar e plantas forrageiras, a informação do indivíduo geralmente não é obtida por ocasião da avaliação das famílias, as quais são avaliadas por meio de colheita total das parcelas.

O valor genotípico verdadeiro, intrínseco ou paramétrico desses indivíduos não avaliados, considerando o indivíduo i da família j , é dado por:

$u + g_{ij} = u + g_j + g_{i/j}$, em que u é a média geral, g_{ij} é o efeito genotípico do indivíduo ij , g_j é o efeito genotípico da família j e $g_{i/j}$ é o efeito genotípico do indivíduo i dentro da família j . Esta expressão pode ser reescrita como $u + g_{ij} = u + g_j + h_{gd}^2 (y_{ij} - g_j) = u + g_j (1 - h_{gd}^2) + h_{gd}^2 y_{ij}$, em que y_{ij} é a observação fenotípica do indivíduo ij e h_{gd}^2 é a herdabilidade genotípica dentro de família de irmãos germanos, cujo numerador é dado por $(1/2)s_a^2 + (1/4)s_d^2$. O BLUP de $u + g_{ij}$ é dado por $\hat{u} + \hat{g}_{ij} = \hat{u} + \hat{g}_j + h_{gd}^2 (y_{ij} - \hat{g}_j) = \hat{u} + \hat{g}_j (1 - h_{gd}^2) + h_{gd}^2 y_{ij}$ em que \hat{g}_j é o BLUP para famílias de irmãos germanos, obtido após consideração do parentesco entre as famílias e entre os genitores envolvidos na avaliação genética. Mas como y_{ij} não foi observado, tal BLUP não pode ser calculado explicitamente. Mas a comparação entre os BLUP's de dois indivíduos distintos ij e lk , pertencentes às famílias j e k , pode ser realizada. No caso, o indivíduo da família j será superior ao indivíduo da família k se $\hat{u} + \hat{g}_j (1 - h_{gd}^2) + h_{gd}^2 y_{ij} > \hat{u} + \hat{g}_k (1 - h_{gd}^2) + h_{gd}^2 y_{lk}$. Percebe-se que as quantidades $h_{gd}^2 y_{ij}$ e $h_{gd}^2 y_{lk}$, ou seja, as frações de y dadas pela herdabilidade dentro de família, independem completamente dos valores genotípicos \hat{g}_j e \hat{g}_k das famílias e são completamente aleatórias pois são efeitos da segregação mendeliana. Assim sendo, $h_{gd}^2 y_{ij}$ e $h_{gd}^2 y_{lk}$ tem igual esperança matemática $h_{gd}^2 y$. Conseqüentemente, em média ou esperança matemática, o indivíduo da família j será superior se

$$\hat{u} + \hat{g}_j (1 - h_{gd}^2) + h_{gd}^2 y > \hat{u} + \hat{g}_k (1 - h_{gd}^2) + h_{gd}^2 y,$$

ou seja, se $\hat{g}_j > \hat{g}_k (1 - h_{gd}^2) / (1 - h_{gd}^2) + h_{gd}^2 y - h_{gd}^2 y + \hat{u} - \hat{u}$, portanto se $\hat{g}_j > \hat{g}_k$, ou seja, se $\hat{g}_j - \hat{g}_k > 0$ ou ainda se $\hat{g}_j / \hat{g}_k > 1$. Dessa forma, \hat{g}_j / \hat{g}_k indica a taxa média de indivíduos superiores na família j em relação aos indivíduos da família k .

Se $\hat{g}_j / \hat{g}_k = 1.2$ e são selecionados 40 indivíduos por família k , deverão ser selecionados 48 indivíduos da família j para que o pior indivíduo selecionado da família j tenha o mesmo nível do pior indivíduo selecionado da família k . E, no

caso, estes 88 indivíduos deverão coincidir aproximadamente com os 88 melhores indivíduos que teriam sido selecionados pelo BLUP aplicado na seleção de indivíduos pertencentes a estas duas famílias. Em resumo, a determinação do número de indivíduos a serem selecionados em cada família, usando a relação entre os efeitos genotípicos das famílias de irmãos germanos simulará bem a seleção pelo procedimento BLUP individual. Por isto, tal procedimento foi denominado BLUP individual simulado (BLUPIS) e a expressão que determinará de forma dinâmica o número n_k de indivíduos selecionados em cada família k é dado por $n_k = (\hat{g}_k / \hat{g}_j)n_j$, em \hat{g}_j que refere-se ao valor genotípico da melhor família e n_j equivale ao número de indivíduos selecionados na melhor família. A determinação de n_j envolve o conceito de tamanho efetivo populacional, conforme apresentado no tópico 14.2. Alternativamente, tal expressão, pode ser dada por $n_k = [1 - (\hat{g}_j - \hat{g}_k) / (\hat{g}_j)]n_j = (\hat{g}_k / \hat{g}_j)n_j$. Por esta última expressão verifica-se que n_k depende do tamanho da diferença entre os efeitos genotípicos das duas famílias como proporção do efeito genotípico da melhor família. O método elimina automaticamente as famílias com efeito genotípico negativo, ou seja, aquelas abaixo da média geral do experimento. Isto é razoável quando se considera a baixíssima probabilidade de se obter um clone superior nestas famílias.

A seleção dos referidos números de indivíduos indicados pelo BLUPIS poderá ser realizada opcionalmente: (a) na segunda soca do próprio experimento de famílias; (b) no campo denominado T1 composto por seedlings plantados de maneira massal sem empregar nenhum tipo de delineamento experimental; (c) por meio de novo plantio das famílias selecionadas e seleção dentro das mesmas. A opção (a) propicia ligeira vantagem sobre (b) e (c) na contribuição do efeito de família para a seleção individual, quando o tamanho da família no experimento é pequeno. Isto devido ao fato dos indivíduos a serem efetivamente selecionados terem contribuído para a média da família no experimento (Resende, 1991). Esta eficiência é dada por

$$E_1 = \frac{[(1/2)\mathbf{s}_a^2 + (1/4)\mathbf{s}_d^2] + [[(1/2)\mathbf{s}_a^2 + (3/4)\mathbf{s}_d^2] / (pb)]}{[(1/2)\mathbf{s}_a^2 + (1/4)\mathbf{s}_d^2]} = 1 - \frac{[(1/2)\mathbf{s}_a^2 + (3/4)\mathbf{s}_d^2]}{[(1/2)\mathbf{s}_a^2 + (1/4)\mathbf{s}_d^2](pb)}$$

Assumindo baixa dominância (Barbosa et al., 2004), a s_d^2 tende a zero e $\frac{[(1/2)s_a^2 + (3/4)s_d^2]}{[(1/2)s_a^2 + (1/4)s_d^2]}$ tende a 1, de forma que a eficiência da seleção segundo a opção (a) é dada aproximadamente por $E_1 = 1 + 1/(pb)$, em que p é o número de plantas por parcela e b é o número de repetições. Com $pb = 60$, esta eficiência é de 1,02, ou seja, 2%, portanto, baixa. As opções (b) e (c) apresentam vantagens por propiciar maior intensidade de seleção massal dentro de famílias para vários caracteres restritivos. Mas a precisão na seleção é menor devido ao maior tamanho do estrato ambiental para a seleção individual. Assumindo que o estrato para a seleção dentro de famílias é do tamanho de um bloco do experimento, a variância total dentro do estrato é $(s_w^2 + s_e^2)$, comparado apenas com a variação dentro de parcela (s_w^2) no caso da opção (a). No caso, a eficiência em favor de (a), em termos de herdabilidade, é dada por $E_2 = (s_w^2 + s_e^2)/(s_w^2) = 1 + (s_e^2/s_w^2)$ e, portanto, depende da relação s_e^2/s_w^2 sendo, no entanto, maior que 1.

Um outro ponto em favor de (a) refere-se ao fato do BLUP fornecer a predição dos efeitos genotípicos de parcela para cada família, dados por

$$\hat{g}_{parc_r} = (y - X\hat{l} - Z\hat{a}_i - Z\hat{a}_j - W\hat{c}_{ij} - U\hat{b}) * [(1/2)s_a^2 + (3/4)s_d^2] / (ps_e^2)$$

Assim, tem-se a informação de qual parcela ou em qual repetição encontram-se os genótipos superiores de cada família. Por exemplo, se para a melhor família, os efeitos genotípicos das parcelas forem 10.67, 8.75, e 11.69 para as três repetições, respectivamente, na seleção dos 30 melhores indivíduos desta família, 10, 8 e 11 genótipos deveriam ser selecionados nas repetições um, dois e três, respectivamente. Estes valores são dados por $(\hat{g}_{parc_r} / \sum \hat{g}_{parc_r})$, em que \hat{g}_{parc_r} é o efeito genotípico predito da parcela r. Assim, estas vantagens de (a) precisam ser contrabalançadas com a vantagem da maior intensidade de seleção em (b) e (c). No caso de não se optar por (a), deve-se pelo menos incluir na seleção o melhor indivíduo da parcela de maior valor genotípico do experimento de avaliação das famílias.

11.4 Seleção de Genitores Potenciais

A seleção de indivíduos a serem recombinados em programas de SRI e SRIPS pode ser realizada de duas formas: via genitores provados em testes de progênies

e clonais; via indivíduos que constituem as progênies em avaliação. Esses últimos indivíduos, ainda não provados, são denominados genitores potenciais. Os mesmos devem ser selecionados com base em seus valores genéticos aditivos ($u + a$), preditos por meio do BLUP, usando as informações dos indivíduos e de seus parentes.

No caso da SRR, esses indivíduos genitores potenciais devem ser selecionados com base em seus valores genéticos aditivos interpopulacionais (usando informações intrapopulacionais próprias e informações interpopulacionais de seus genitores) e direcionados aos cruzamentos interpopulacionais. Somente após isso, serão recombinados, já como genitores provados.

11.5 Seleção de famílias

A seleção de famílias é praticada visando a dois objetivos: direcionar a seleção de clones potenciais via o método BLUPIS; identificar famílias excepcionais destinadas a plantios via sementes (estratégia usada em *Eucalyptus globulus*) e clonais.

A seleção das famílias tem sido muito empregada no melhoramento da cana-de-açúcar (BARBOSA et al., 2004) e deve basear-se na seguinte expressão, a qual inclui efeitos aditivos e de dominância: $(1/2)(\hat{a}_i + \hat{a}_j) + \hat{c}_{ij}$, em que \hat{a}_i e \hat{a}_j são os efeitos genéticos aditivos preditos do genitor i e j , respectivamente, e \hat{c}_{ij} é a capacidade específica de combinação do cruzamento entre os genitores i e j . Todas essas predições podem ser obtidas por meio do software Selegen-Reml/Blup.

12

Delineamento de Experimentos de Seleção, Tamanho de Parcela e Número de Repetições, de Medidas Repetidas e de Locais para Maximização da Acurácia Seletiva

12.1 Delineamentos Experimentais

Um delineamento experimental adequado deve obedecer aos princípios fundamentais da experimentação: repetição, casualização e controle local. A importância do número de repetições é capital, significando que, com baixo número de repetições, até a casualização é prejudicada ou comprometida. Como controle local, deve ser enfatizada a homogeneidade dentro de estratos ou blocos, sendo, em princípio, recomendados os delineamentos em blocos casualizados e látice. A casualização e a repetição são o que propiciam uma comparação não viciada dos tratamentos, ao passo que o controle local e a repetição permitem reduzir o erro experimental médio. Um erro experimental menor permite inferir como significativa uma diferença real pequena entre médias de tratamentos ou entre valores genéticos.

A repetição refere-se ao número de vezes que o tratamento aparece no experimento. Tem por finalidade estimar o erro experimental, aumentar o poder dos testes estatísticos como o F e dos demais testes de médias e o aumento da precisão das estimativas das médias dos tratamentos. Neste último caso, quanto maior o número de repetições, menor é a variância da média dos tratamentos (DIAS & RESENDE, 2001a). O aumento do número de repetições aumenta também a acurácia seletiva.

A casualização consiste em se dispor os tratamentos ao acaso no experimento, de modo que todas as parcelas tenham a mesma chance de receber um determi-

nado tratamento. É, portanto, recomendada para se evitar fatores sistemáticos que venham a beneficiar alguns tratamentos em detrimento de outros. Seu grande benefício é validar e dar confiabilidade às estimativas do erro experimental e das médias de tratamentos. O controle local destina-se a controlar a heterogeneidade ambiental e implica em restringir a casualização. Em termos da avaliação genética e da estimação de componentes de variância, a casualização é essencial como forma de evitar a correlação entre efeitos genéticos e ambientais, fato que afetaria todo o modelo básico de estimação e predição, o qual assume independência entre os referidos efeitos. Blocos nos delineamentos em blocos casualizados e linhas e colunas nos quadrados latinos, por exemplo, são estratégias de controle local que possibilitam agrupar parcelas homogêneas e casualizar os tratamentos dentro deles. O uso da análise de covariância é também um tipo de controle local (DIAS & RESENDE, 2001b).

O delineamento em quadrado latino, provavelmente, é o que propicia melhor controle local, visto que permite controlar a heterogeneidade ambiental em duas direções, no sentido das linhas e das colunas. Entretanto, tal delineamento não tem sido recomendado para os trabalhos de melhoramento (RAMALHO et al., 2000) ou na experimentação em geral (GOMES, 1987), devido à restrição do número de repetições ter que ser igual ao número de tratamentos ou progênies. Dessa forma, não há relatos de sua utilização no melhoramento. No entanto, com o advento da utilização de parcelas de uma planta no melhoramento de plantas perenes, tal delineamento passa a ter grande potencial de utilização. Como se utiliza em torno de 60 plantas por progênie (60 repetições de uma planta), quadrados latinos de 60 x 60 com 60 progênies poderiam ser perfeitamente utilizados, em associação com o procedimento BLUP. No caso, os dados seriam corrigidos para dois gradientes ambientais (linhas e colunas), pelo método BLUP ou do índice multiefeitos. Segundo Panse & Sukhatme (1963), quando existem tendências simultâneas de variações em fertilidade em duas direções em ângulos retos (que equivale a uma tendência diagonal em fertilidade), é provável que o quadrado latino seja mais eficiente que o delineamento em blocos. O delineamento em quadrado latino é também recomendado quando não se conhece a priori os gradientes de fertilidade.

Os delineamentos de blocos incompletos (látice, por exemplo) são especialmente indicados na situação de grande número de tratamentos e alta variabilidade ambiental (quantificada pelo b de Smith, por exemplo) na área experimental. No melhoramento de espécies florestais, o delineamento de blocos casualizados

tem sido o mais utilizado na América do Norte (FU et al., 1998), os blocos incompletos são os mais utilizados na Austrália, África do Sul e Ásia (WILLIAMS & MATHESON, 1994) e, no Brasil, ambos os tipos de delineamentos são empregados.

A eficiência relativa entre os delineamentos experimentais depende, sobretudo, do nível de variação ambiental espacial na área experimental. Empregando um modelo geostatístico espacial, o qual permite a especificação de vários níveis de variação ambiental, Fu et al. (1998) concluíram pela superioridade dos delineamentos de blocos incompletos (látice e alfa) em um grande número de situações, em termos de eficiência estatística para a estimação de médias de tratamentos.

Outra classe de delineamentos que tem sido utilizada de maneira crescente nos últimos anos são os blocos aumentados de Federer (FEDERER, 1958, 1998; WOLFINGER et al., 1997), os quais, por construção, são desbalanceados. Os delineamentos de blocos aumentados, blocos incompletos balanceados e parcialmente balanceados não são ortogonais. Neste caso, o uso destes delineamentos para seleção conduz, via análise intrablocos, a médias de tratamentos imprecisas, mesmo quando a sobrevivência for 100%. Não significa isto que estes delineamentos não devem ser usados, mas que sejam usados em associação com o procedimento BLUP, o qual ajusta as médias para os efeitos ambientais identificáveis.

Entretanto, os delineamentos em blocos baseiam-se na premissa de conhecimento a priori da heterogeneidade da área experimental de forma que seja possível alocar todas as parcelas (tratamentos) em blocos homogêneos. Caso esta heterogeneidade não seja conhecida a priori, a delimitação dos blocos tornar-se-á arbitrária, fato que poderá implicar forte heterogeneidade dentro de blocos. Com base no exposto, uma alternativa é o posterior controle da heterogeneidade ambiental, empregando métodos de análise espacial (RESENDE, 2004).

Uma situação experimental peculiar refere-se à avaliação de progênies pertencentes a várias populações, no delineamento em blocos ao acaso. A aleatorização de todas as progênies (independentemente de populações) nos blocos é um procedimento que permite tanto uma comparação entre populações quanto entre progênies dentro de populações. Entretanto, o termo de erro para comparação entre progênies/populações pode ser subestimado para algumas e

superestimado para outras progênies, pois tal erro pode diferir dentro das populações. Um arranjo experimental especial denominado “blocos de famílias compactas” foi proposto por Panse & Sukhatme (1963), o qual permite reduzir o erro na comparação entre progênies dentro de populações. Tal arranjo é análogo mas não idêntico ao arranjo em parcelas subdivididas. Trata-se de um arranjo hierárquico no qual as populações são sorteadas nas parcelas e as progênies dentro de populações são sorteadas nas subparcelas. A diferença para o arranjo em parcelas subdivididas é que, no caso dos blocos de famílias compactas, os tratamentos das subparcelas (as progênies dentro de populações) são diferentes de uma parcela (população) para outra.

O arranjo experimental de blocos de famílias compactas permite realizar análises de variância individuais para cada população e, portanto, considerar um termo de erro (variância residual) específico para cada população. Quando existir homogeneidade de variância do erro dentro de populações, um termo de erro comum pode ser utilizado para testar as fontes de variação de progênies dentro de cada população e, também, a fonte de variação progênies/população em geral.

O uso apenas da fonte de variação global progênie/população é recomendado quando se dispõe de um reduzido número de progênies dentro de cada população, fato que não permite análises dentro de cada população, para fins de estimação de parâmetros genéticos. Neste caso, o procedimento mencionado aumenta consideravelmente o número de graus de liberdade da fonte de variação progênies/populações, permitindo a estimação de uma herdabilidade única, válida para todas as populações. A análise das progênies de todas as populações como sendo uma única população é reprovável, pois tem gerado superestimativas da herdabilidade, uma vez que tal procedimento distribui a variação entre populações como se fosse variação genética aditiva entre progênies, o que não é verdadeiro.

Na prática, o uso deste arranjo é especialmente recomendado quando as populações apresentam diferenças substanciais em taxas de crescimento. Os blocos de famílias compactas permitem minimizar os efeitos de competição e também contornar o problema da heterogeneidade de variâncias entre populações.

12.2 Tamanho de Parcela

A tecnologia de seleção atualmente disponível baseia-se no valor genético predito, 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. Vários estudos realizados confirmam a maior eficiência dos delineamentos com uma planta ou observação por parcela em relação aqueles com várias plantas por parcela. Esta superioridade advém de:

- a) maior acurácia seletiva devido ao aumento do número de repetições.
- b) maior herdabilidade individual no bloco devido à obtenção de blocos mais homogêneos.
- c) atenuação dos efeitos de competição devido à ocorrência de maior número (8) de vizinhos.
- d) menor superestimativa (devido à interação $g \times e$) da herdabilidade e do ganho genético em um local, pois são utilizados maior número de repetições (que podem representar diferentes ambientes).

Em termos práticos, as vantagens do delineamento com uma observação por parcela:

- e) permite conciliar testes com os objetivos de melhoramento e de conservação genética.
- f) permite uma maior pressão e eficiência de seleção dentro de famílias em algumas espécies.
- g) evita a ocorrência de endogamia (devido a cruzamento entre irmãos na parcela) na população selecionada.
- h) permite a eficiente produção de sementes em pomares de sementes por mudas, o que é especialmente vantajoso para palmáceas, as quais não permitem a propagação vegetativa para a formação de pomares clonais.

- (i) em função do exposto, permite conciliar 3 diferentes objetivos: melhoramento genético, conservação genética, produção de sementes melhoradas.
- (j) menor tamanho e maior homogeneidade do bloco, reduzindo a necessidade de análise espacial de experimentos, pois o controle local é mais efetivo.

Como comprovação prática, tem sido empregado no melhoramento florestal em várias partes do mundo. No Brasil, é usado, por exemplo, em algumas empresas de celulose, em testes clonais e de progênies, onde constatou-se: aumento da herdabilidade, aumento da acurácia seletiva, ausência de efeitos de competição. Os parágrafos subseqüentes fornecem maiores esclarecimentos. Outra comprovação prática foi propiciada por Jansson et al. (1998) que comparou a seleção baseada em parcelas com uma planta com aquela baseada em parcelas quadradas com 36 plantas, avaliando-se as 16 plantas centrais. A correspondência entre as duas seleções de progênies foi acima de 80%, comprovando a eficiência do delineamento com uma planta por parcela.

Empregando a metodologia do coeficiente de correlação intraclasses (relação variância entre parcelas/ (variância entre parcelas + variância dentro de parcelas)), Gomes (1984) e Gomes & Couto (1985) concluíram pelo uso de uma planta por parcela. Considerando a precisão experimental e a probabilidade de detecção de diferenças significativas entre médias de tratamentos, Cotterill & James (1984), Loo-Dinks & Tauer (1987), e Haapanen (1992) também concluíram pelo uso de uma planta por parcela.

No contexto da predição de valores genéticos, Resende (1995) realizou estudo avaliando a acurácia seletiva, para diferentes condições experimentais e níveis de herdabilidade: 5 diferentes valores da relação variância dentro de parcela/ variância entre parcelas (5; 10; 20; 40; 80); 14 níveis de herdabilidade (5% a 90%); 30 diferentes combinações de tamanho (n) de parcela e número (b) de blocos (tamanhos de parcela variando de 1 a 10 plantas e número de blocos variando de 1 a 100). Fixando um número total (nb) de indivíduos, verificou-se que parcelas com um indivíduo e várias repetições sempre conduzem à maior acurácia em relação a parcelas com vários indivíduos e menos repetições. Este fato ocorreu para todos os valores de herdabilidade e da relação (variância dentro de parcelas/variância entre parcelas) testados.

Alguns autores recomendam fortemente (WHITE, 1996) o uso de apenas uma planta por parcela. Em espécies florestais, o uso de apenas uma planta por parcela permite a avaliação de 100 a 150 entradas por bloco, enquanto mantém o bloco em tamanho aceitável de cerca de 0,1 ha, conforme recomendado para as condições tropicais (MATHESON, 1989).

Com relação ao fator competição entre tratamentos (entre clones e entre progênes), o uso de parcelas de uma planta é muito vantajoso. Isto porque a planta de um tratamento é circundada por plantas de 8 tratamentos distintos, de forma que os efeitos da competição intergenotípica sobre uma planta tendem a ser cancelados, uma vez que tal planta central tem a chance de ser circundada por plantas de tratamentos mais e também menos agressivos. Este resultado é similar àquele obtido quando se usam parcelas (com bordaduras) de 9 plantas, avaliando-se apenas a planta central. Porém, o uso de parcelas de uma planta é mais indicado, pois permite avaliar 8 vezes o número de plantas, na mesma área, permitindo, assim, a avaliação de um maior número de tratamentos. Por outro lado, com parcela de várias plantas, cada tratamento é circundado por praticamente apenas dois tratamentos, o que pode permitir a manifestação dos efeitos (na média geral do tratamento) de competição, se poucas repetições forem utilizadas.

O conceito de parcelas de uma planta aplica-se igualmente à cana-de-açúcar e às forrageiras. Em cana-de-açúcar, isto deve ser interpretado como uma observação por parcela, ou seja, um sulco por parcela, nas situações em que se colhe todo o sulco como mistura para se proceder a avaliação. No caso, define-se a herdabilidade individual como herdabilidade associada a um sulco, e o número de repetições é determinado em função da magnitude desta herdabilidade ao nível de um sulco.

12.3 Número de Medidas Repetidas

Em plantas perenes, é comum a realização de medidas repetidas sobre um mesmo indivíduo ou grupo de indivíduos. Tais medidas repetidas podem ser consideradas como único caráter ou como caracteres distintos. O primeiro caso é comum em frutíferas e em outras categorias de plantas e a análise dos dados pode ser realizada por meio de um modelo de repetibilidade. O segundo caso é comum em espécies florestais onde os caracteres são acumulativos de uma

medição para outra, por exemplo, o caráter crescimento é contínuo de uma medição para a outra e o controle genético é diferenciado ao longo das idades, bem como as correlações com a idade de corte são diferentes em cada idade.

Em espécies florestais, a seleção é em geral baseada em apenas uma medição, a mais precoce possível e que apresente adequada correlação com a idade de corte, maximizando o ganho por unidade de tempo. De outra forma, quando já foram obtidos dados de várias idades, a seleção geralmente se baseia na última medição, pois a mesma apresenta maior correlação com a idade de corte. Mas, nesse caso, uma melhor abordagem é o uso também das idades mais precoces como caracteres auxiliares na seleção, na forma de índice de seleção, com peso econômico zero para as idades mais precoces e peso 1 para a última idade. Esta abordagem é equivalente a basear a seleção no valor genético da última medição, predito sob um modelo BLUP multivariado. Tal modelo aproveita as informações das idades mais precoces, fazendo uso da correlação genética entre as várias medições.

Para o caso de medidas repetidas propriamente ditas (em que é assumido que o caráter é o mesmo de uma medição para outra), a determinação do número m adequado de medições pode ser realizado por duas abordagens. A primeira é dada pela expressão $\{m/[1+(m-1)r]\}^{1/2}$, em que r é a repetibilidade. Tal fórmula fornece a eficiência, por ciclo seletivo, com o uso de m medições ao invés de uma. A eficiência anual é dada por $[m/[1+(m-1)r]]^{1/2} [L_1/(L_1 + m - 1)]$, $m \geq 2$, em que L_1 é o intervalo entre gerações de melhoramento para $m = 1$. Resende (2002a) trabalhou com essas expressões e concluiu:

- (i) a eficiência por ciclo, com $m = 2$, é menor que 5% para repetibilidades maiores que 0,80, e, portanto, apenas uma medição é recomendada nesse caso.
- (ii) para caracteres com repetibilidades entre 0,60 e 0,80, a eficiência por ciclo, com $m = 2$, varia de 6% a 12%, portanto, duas medições são recomendadas.
- (iii) para caracteres com repetibilidades entre 0,40 e 0,60, três medições são recomendadas.

(iv) para caracteres com repetibilidades menores ou iguais 0,40, quatro ou mais medições são recomendadas.

(v) em termos de eficiência anual e considerando L_1 igual a 7 anos, o uso de duas medições só começa a ser vantajoso com r menor que 0,40.

A segunda abordagem é dada em função da acurácia ($r_{\hat{a}a}$) seletiva ou determinação (confiabilidade) ($r_{\hat{a}a}^2$) escolhida a priori. As determinações associadas a três efeitos-alvo de referência são dadas por:

$$(i) r_{\hat{a}a}^2 = \frac{m h_a^2}{1 + (m-1) r} : \text{ para os efeitos aditivos.}$$

$$(ii) r_{\hat{g}g}^2 = \frac{m h_g^2}{1 + (m-1) r} : \text{ para os efeitos genotípicos.}$$

$$(iii) r_{\hat{f}f}^2 = \frac{m r}{1 + (m-1) r} : \text{ para os efeitos fenotípicos permanentes.}$$

Verifica-se que, por esta abordagem, as inferências sobre o valor de m adequado para atingir determinada confiabilidade na seleção para os efeitos aditivos e genotípicos dependem também das herdabilidades das características e não apenas da repetibilidade. As inferências sobre a confiabilidade na seleção para os valores fenotípicos permanentes (que são de menor importância em plantas) dependem apenas do parâmetro repetibilidade. Assim, tal abordagem, baseada unicamente na repetibilidade, é deficiente, quando os indivíduos selecionados forem propagados por sementes ou por clonagem, sendo exata apenas quando os indivíduos selecionados forem mantidos no mesmo microambiente em que estão plantados.

A expressão $r_{\hat{f}f}^2$ rearranjada fornece $m = \frac{r_{\hat{f}f}^2 (1 - r)}{r(1 - r_{\hat{f}f}^2)}$, da qual obtém-se o número de medições necessário para atingir certa determinação $r_{\hat{f}f}^2$ para os valores fenotípicos permanentes reais dos indivíduos. O parâmetro $r_{\hat{f}f}^2$ equivale ao quadrado da correlação entre o valor fenotípico permanente real do indivíduo e o valor fenotípico médio de m medições.

Na Tabela 6, são apresentados os números de medições necessárias para selecionar com 90% de acurácia.

Tabela 6. Número de medições (m) necessárias para a seleção de indivíduos com 90% de acurácia, em função de diferentes valores de repetibilidade (r).

| ρ | m |
|--------|----|
| 0,10 | 36 |
| 0,20 | 16 |
| 0,30 | 9 |
| 0,40 | 6 |
| 0,50 | 4 |
| 0,60 | 3 |
| 0,70 | 2 |
| 0,80 | 1 |
| 0,90 | 1 |

Verifica-se que essa abordagem, tendo como referência uma acurácia de 90%, praticamente conduziu às mesmas conclusões que a abordagem da eficiência seletiva pela expressão $\{m/[1+(m-1)r]\}^{1/2}$.

É interessante verificar que o número de medições necessárias para atingir certa fração da determinação máxima ($r_{\hat{a}am\acute{a}x}^2$) independe da herdabilidade do caráter. Neste caso, $m = \frac{f r_{\hat{a}am\acute{a}x}^2 (1-r)}{h_a^2 - r f r_{\hat{a}am\acute{a}x}^2}$, em que f é a fração desejada. Uma vez que $r_{\hat{a}am\acute{a}x}^2 = \frac{h_a^2}{r}$ (Resende et al., 1995), obtém-se $m = \frac{f(1-r)}{(1-f)r}$, ou seja, m independe de h^2 para o caso da seleção individual. É importante ressaltar que esta expressão é similar, mas não idêntica a $m = \frac{r_{\hat{f}f\hat{f}}^2 (1-r)}{r(1-r_{\hat{f}f\hat{f}}^2)}$, pois f é uma fração de $r_{\hat{a}am\acute{a}x}^2$ e, $r_{\hat{f}f\hat{f}}^2$ é uma fração de 1. Logicamente, ambas conduzem às mesmas inferências para m. Assim, os valores de m necessários para obtenção de 90% da acurácia máxima possível são aqueles apresentados na Tabela 6.

Na seleção clonal via testes clonais, um estudo interessante é comparar a realização de medidas repetidas com a repetição clonal em diferentes blocos. Os clones podem ser selecionados a partir de testes clonais com 1 ou m medições e 1 ou n repetições ou rametes. Na Tabela 7, são apresentados resultados comparativos destes três procedimentos de seleção clonal.

Tabela 7. Comparação entre acurácias pelos diferentes processos de seleção clonal, para diferentes combinações de valores para repetibilidade e herdabilidade no sentido amplo (h_g^2).

| Método | Acurácia | Repetibilidade | Herdabilidade* | | |
|--|---|----------------|----------------|------|------|
| | | | 0,2 | 0,4 | 0,6 |
| 1.individual baseado em várias medições | $\sqrt{\frac{mh_g^2}{1+(m-1)r}}$ | 0,2 | 0,85 | - | - |
| | | 0,4 | 0,66 | 0,93 | - |
| | | 0,6 | 0,60 | 0,79 | 0,97 |
| 2.baseado em médias de clones, uma avaliação por ramete | $\sqrt{\frac{nh_g^2}{1+(n-1)h_g^2}}$ | 0,2 | 0,85 | - | - |
| | | 0,4 | 0,85 | 0,93 | - |
| | | 0,6 | 0,85 | 0,93 | 0,97 |
| 3. baseado em médias de clones, várias avaliações por ramete | $\sqrt{\frac{nmh_g^2}{1+(m-1)r+(n-1)mh_g^2}}$ | 0,2 | 0,85 | - | - |
| | | 0,4 | 0,82 | 0,93 | - |
| | | 0,6 | 0,79 | 0,91 | 0,97 |

* Acurácia para $n=m=10$ (métodos 1 e 2) e $nm = 10$ (método 3).

Observa-se que, para valores iguais de repetibilidade e herdabilidade, no sentido amplo, os métodos se equivalem. Entretanto, para a mesma quantidade de esforços (mesmo número total nm de medições), o método 2 apresenta maiores acurácias. Portanto, é vantajoso enfatizar o aumento do número de repetições em detrimento do número de medições. E essa é uma regra geral, pois h_a^2 é sempre menor que r e, portanto, o aumento de n contribui mais para aumentar a herdabilidade no sentido amplo ao nível de médias do que o aumento de m contribui para aumentar a repetibilidade ao nível de médias. Este procedimento concorre, também, para minimizar o tempo do ciclo seletivo.

Para outros métodos de seleção, exceto a seleção individual, a determinação do número adequado de medições depende também das herdabilidades (h_a^2 e h_g^2) dos caracteres. As eficiências (por ciclo de seleção) do uso de medidas repetidas para um caráter com $r = 0,65$, considerando $n = 60$ indivíduos para progênies e $n = 20$ rametes para clones são apresentadas na Tabela 8 para alguns valores de herdabilidade e sistemas de seleção-propagação.

Tabela 8. Eficiência da utilização de 2 (EC_2), 3 (EC_3) e 4 (EC_4) medições em cada indivíduo em relação à utilização de apenas uma, visando ao melhoramento de um caráter quantitativo com repetibilidade de 0,65 e com herdabilidades no sentido restrito (h_a^2) e amplo (h_g^2) variáveis.

| Sistema | h_a^2 | h_g^2 | EC2 | EC3 | EC4 |
|---|---------|---------|------|------|------|
| Massal ou Individual | - | - | 1,10 | 1,14 | 1,16 |
| Seleção de Genitores | 0,10 | - | 1,04 | 1,05 | 1,06 |
| | 0,20 | - | 1,02 | 1,03 | 1,04 |
| | 0,30 | - | 1,02 | 1,02 | 1,03 |
| | 0,40 | - | 1,01 | 1,02 | 1,02 |
| Seleção de Clones em Testes Clonais | - | 0,15 | 1,02 | 1,03 | 1,04 |
| | - | 0,30 | 1,01 | 1,02 | 1,02 |
| | - | 0,45 | 1,01 | 1,01 | 1,01 |
| | - | 0,60 | 1,01 | 1,01 | 1,01 |
| Seleção de Indivíduos | 0,10 | 0,15 | 1,06 | 1,09 | 1,10 |
| | 0,20 | 0,30 | 1,07 | 1,09 | 1,11 |
| Em testes de Progênes de Meios Irmãos (BLUP) | 0,30 | 0,45 | 1,07 | 1,10 | 1,12 |
| | 0,40 | 0,60 | 1,08 | 1,11 | 1,13 |
| Seleção de Indivíduos | 0,10 | 0,15 | 1,03 | 1,04 | 1,05 |
| | 0,20 | 0,30 | 1,04 | 1,05 | 1,06 |
| Em testes de Progênes de Irmãos Germanos (BLUP) | 0,30 | 0,45 | 1,05 | 1,07 | 1,08 |
| | 0,40 | 0,60 | 1,06 | 1,09 | 1,10 |

Constata-se que o ganho em eficiência com a utilização de várias medições depende do método de seleção e da herdabilidade do caráter, mesmo com um valor fixo e conhecido da repetibilidade. A eficiência é máxima para os métodos que utilizam apenas a informação do indivíduo e decresce rapidamente para os métodos que enfatizam mais a informação de médias de família ou de clones. Assim, o uso de duas medições propicia 10% a mais (em relação a uma medição) de ganho genético para a modalidade de seleção massal e, praticamente, não conduz à maior eficiência para a seleção de genitores e de clones em testes clonais. Para os métodos que usam a informação do indivíduo e da família (BLUP), o ganho em eficiência reduz-se à metade (5%) ou menos.

A eficiência diminui com o aumento da herdabilidade para os métodos que usam apenas as informações de médias (seleção de genitores e testes clonais) e cresce com o aumento da herdabilidade para os métodos que usam tanto a informação de médias quanto a informação de indivíduos (seleção de indivíduos pelo BLUP). Neste último caso, quanto maior o h_a^2 (e h_g^2), maior o peso dado à informação de indivíduo e, portanto, maior a eficiência. A mesma consideração é válida na comparação entre famílias de meios-irmãos e famílias de irmãos germanos, sendo que a eficiência é maior nas primeiras devido ao maior peso dado à informação do indivíduo no índice de seleção. Na seleção a partir de cruzamentos fatoriais, a eficiência deverá ser inferior à eficiência na seleção com famílias de irmãos germanos, visto que maior ênfase é dada nas informações de famílias de meios-irmãos e irmãos germanos obtidas sob cruzamentos fatoriais.

Os resultados revelam a necessidade de considerar tanto o método de seleção quanto as herdabilidades dos caracteres na recomendação do número adequado de medições em cada indivíduo e não apenas a repetibilidade.

Em resumo, com repetibilidades moderadas à altas, o uso de mais de uma medição é necessário apenas na seleção de indivíduos (massal ou pelo BLUP). Para a seleção de genitores e de clones em testes clonais, apenas uma medição é suficiente. E para a seleção de indivíduos, raramente será necessário e efetivo realizar mais que duas ou três medições, principalmente considerando-se o ganho genético por ano.

Em algumas culturas, é relevante avaliar cada safra separadamente ou em conjunto, mas gerando valores genéticos preditos para cada safra. Essa opção permite considerar a alteração do caráter com a idade, o sistema de utilização da cultura e a atribuição de diferentes pesos aos valores genéticos preditos para cada safra. Por exemplo, em cana-de-açúcar, a utilização da cultura se dá através de um corte em cana-planta e vários cortes em cana-soca. Assim, provavelmente, se deva dar maiores pesos aos valores genéticos nas safras em cana-soca do que aos valores genéticos da safra em cana-planta. O mesmo raciocínio é válido para erva-mate e fruteiras, em que a produção por planta vai se estabilizando com a idade. Neste caso, as últimas safras poderiam receber maior peso. Em forrageiras, safras das águas e das secas poderiam receber diferentes pesos de acordo com a região de plantio. Também em forrageiras, a seleção por MHPRVG (média harmônica da performance relativa dos valores genéticos, considerando simultaneamente a produtividade, a adaptabilidade e a

estabilidade ao longo das safras) poderá ser relevante (RESENDE, 2004). Em seringueira, a produção de látex segue um regime anual com picos e decréscimos durante o ano, associado ao padrão de florescimento e desenvolvimento das sementes, sendo as maiores produções verificadas quando as plantas estão livres das cargas de florescimento e desenvolvimento de frutos. Assim, a seleção por MHPRVG (estabilidade ao longo do ano) certamente será relevante também para seringueira.

12.4 Número de Locais

O número adequado de locais de experimentação pode ser determinado com base na eficiência (E_f) da seleção baseada na média de vários (ℓ) ambientes em relação à seleção em um só ambiente, visando ganho na média dos ℓ locais. Esta eficiência pode ser inferida (para herdabilidades ao nível de médias, similares e tendendo a 1 nos vários ambientes, tal como em testes clonais bem delineados) pela expressão $E_f = [\ell / [1 + (\ell - 1) r_{gg}]]^{1/2}$, em que r_{gg} é a correlação genética envolvendo a performance do germoplasma nos ambientes.

Com base nesta expressão, foi estabelecida a Tabela 9.

Tabela 9. Eficiência (em termos de ganho genético na média dos locais) da utilização de ℓ locais de avaliação dos materiais genéticos em vez de apenas um, para diferentes valores da correlação genética (r_{gg}), envolvendo a performance do germoplasma nos ambientes.

| r_{gg} | ℓ | E |
|----------|--------|------|
| 0,95 | 2 | 1,01 |
| | 3 | 1,02 |
| 0,90 | 2 | 1,03 |
| | 3 | 1,04 |
| 0,85 | 2 | 1,04 |
| | 3 | 1,05 |
| 0,80 | 2 | 1,05 |
| | 3 | 1,07 |

continua...

Tabela 9. *continuação...*

| r_{gg} | ℓ | E |
|----------|--------|------|
| 0,75 | 2 | 1,07 |
| | 3 | 1,10 |
| 0,70 | 2 | 1,08 |
| | 3 | 1,12 |
| 0,65 | 2 | 1,10 |
| | 3 | 1,14 |
| 0,60 | 2 | 1,12 |
| | 3 | 1,17 |
| 0,55 | 2 | 1,14 |
| | 3 | 1,20 |
| 0,50 | 2 | 1,15 |
| | 3 | 1,22 |
| 0,40 | 2 | 1,20 |
| | 3 | 1,29 |
| | 4 | 1,35 |
| 0,30 | 2 | 1,24 |
| | 3 | 1,37 |
| | 4 | 1,45 |
| | 5 | 1,51 |

Verifica-se pela Tabela 9 que, quando a correlação genética for igual ou superior a 0,70, o ganho em eficiência, pela utilização de mais de um local de experimentação, é inferior a 10%. Se a correlação genética for superior a 0,80,

o ganho em eficiência é inferior a 5%. Por outro lado, a utilização de três em vez de dois locais parece ser recomendada somente quando a correlação (estimada com base em três ou mais locais) for inferior a 0,5. A utilização de 4 locais será vantajosa quando a correlação for inferior a 0,30.

Uma comparação mais ampla, envolvendo várias formas de seleção, visando ganhos em dois ambientes, é apresentada a seguir. Considerando $h^2 = 0,90$ (que equivale a uma herdabilidade da média de 20 rametes de um clone ou a uma herdabilidade da média de família com 60 indivíduos, valor este associado a uma herdabilidade individual equivalente a cerca de 0,30), que está associada a uma acurácia seletiva de 0,95, têm-se as seguintes eficiências para diferentes valores de r_{gg} , conforme a Tabela 10.

Tabela 10. Eficiência (em relação à seleção específica para cada local) de diversas formas de seleção visando ganho em dois ambientes com diferentes graus de correlação genética (r_{gg}) entre eles. As formas de seleção são: (a) seleção específica para cada local; (b) seleção em um local visando ganho nos dois ambientes; (c) seleção baseada na média dos dois locais, visando ganhos nos dois locais; (d) seleção específica para cada local, usando o dado do próprio local e também o dado do outro local como caráter auxiliar.

| r_{gg} | (a) | (b) | (c) | (d) | (c)/(b) |
|----------|------|------|------|------|---------|
| 0,90 | 1,00 | 0,95 | 1,00 | 1,01 | 1,05 |
| 0,80 | 1,00 | 0,90 | 0,97 | 1,01 | 1,08 |
| 0,70 | 1,00 | 0,85 | 0,94 | 1,00 | 1,10 |
| 0,50 | 1,00 | 0,75 | 0,88 | 1,00 | 1,17 |
| 0,30 | 1,00 | 0,65 | 0,82 | 1,00 | 1,26 |

Nesta situação, pode-se concluir:

- (a) e (d) são iguais e, portanto, a seleção em cada ambiente propicia o ganho genético máximo e não é necessário o uso das informações do outro ambiente (isto pode ser explicado pelo alto valor de herdabilidade ao nível de médias considerado).

- a seleção de genótipos pela performance média nos dois ambientes (c) proporciona, praticamente, o mesmo ganho que (a), quando $r_{gg} \geq 0,80$; com $r_{gg} < 0,70$ a seleção específica para cada ambiente é vantajosa.
- a seleção baseada em apenas um ambiente (b) só é satisfatória quando $r_{gg} > 0,90$, conforme pode ser verificado por (b) e (c)/(b).

É importante relatar que (c)/(b) produz resultados similares aos da Tabela 9, para o caso de dois ambientes. São ligeiramente diferentes porque na Tabela 9 considerou-se a herdabilidade ao nível de médias em cada local como sendo igual a 1 e, na Tabela 10, tal herdabilidade foi considerada como 0,90.

Dessa forma, nestas condições, recomendam-se as estratégias:

- seleção de genótipos específicos para cada local: quando $r_{gg} < 0,70$.
- seleção de genótipos pela performance média através dos locais: quando $0,70 \leq r_{gg} < 0,90$. Neste caso, os mesmos genótipos serão plantados comercialmente nos dois ambientes.
- seleção baseada em um só local e plantio dos mesmos genótipos nos dois ambientes: quando $r_{gg} \geq 0,90$ ou $r_{gg} \geq 0,70$ considerando que a eficiência de 1,10 ((c)/(b)) implica avaliar o dobro do número de indivíduos.

É importante, na prática, verificar também o efeito de ℓ apenas como fator de redução de $s_{g\ell}^2 / \ell$ e não como redutor de $s_{g\ell}^2 / \ell$ e $s_e^2 / n\ell$ em $(s_{g\ell}^2 / \ell + s_E^2 / (n\ell))$, na seleção baseada na média dos locais). Os ganhos obtidos quando se faz (c)/(b) implicam avaliar o dobro do número de indivíduos. Assim, é relevante determinar o número adequado de locais de experimentação, considerando um número total fixo de indivíduos a serem avaliados.

O número adequado de locais de experimentação para um número total fixo de indivíduos depende da herdabilidade do caráter e da correlação genética intraclasse através dos locais. Fixando-se em $n\ell$ o número total de indivíduos por acesso, em que n refere-se ao número de indivíduos por local, considerando a avaliação dos $n\ell$ indivíduos alternativamente em um só ambiente ou em vários ambientes, a eficiência da seleção baseada em vários locais em relação à seleção baseada em um só local é dada por (RESENDE, 2002a):

$$E = \left[\frac{1 + (n\ell - 1) \hat{h}_i^2}{1 + (n - 1) \hat{h}_i^2 + n(\ell - 1) \hat{r}_{gg} \hat{h}_i^2} \right]^{1/2} \text{ em que } \hat{h}_i^2 \text{ é estimativa da herdabilidade indi-}$$

vidual dentro de locais.

Na Tabela 11, são apresentados valores de eficiência para alguns valores de n , ℓ , e r_{gg} para $h^2 = 0,20$. Para $h^2 = 0,20, 30$ indivíduos por família proporcionam acurácias da ordem de 90% a 95% da máxima possível para a seleção de indivíduos para propagação por sementes ou de clones para propagação vegetativa (RESENDE, 1995).

Tabela 11. Eficiência (E) da experimentação em vários locais (ℓ) em relação a um só local, considerando um número total ($n\ell$) fixo de indivíduos avaliados, para várias magnitudes de correlação genética (r_{gg}) intraclasses através dos locais, número (n) de indivíduos por acesso em cada local e herdabilidade (h^2) de 20%.

| h^2 | $n \ell$ | ℓ | n | r_{gg} | E | Incremento |
|-------|----------|--------|------|----------|------|------------|
| 0,20 | 30 | 2 | 15,0 | 0,30 | 1,20 | 20 |
| | | 3 | 10,0 | 0,30 | 1,30 | 10 |
| | | 4 | 7,5 | 0,30 | 1,38 | 8 |
| | | 5 | 6,0 | 0,30 | 1,40 | 2 |
| 0,20 | 30 | 2 | 15,0 | 0,50 | 1,13 | 13 |
| | | 3 | 10,0 | 0,50 | 1,19 | 6 |
| | | 4 | 7,5 | 0,50 | 1,22 | 3 |
| | | 5 | 6,0 | 0,50 | 1,24 | 2 |
| 0,20 | 30 | 2 | 15,0 | 0,70 | 1,07 | 7 |
| | | 3 | 10,0 | 0,70 | 1,10 | 3 |
| | | 4 | 7,5 | 0,70 | 1,12 | 2 |
| | | 5 | 6,0 | 0,70 | 1,13 | 1 |

Para um número total fixo de indivíduos avaliados, conclui-se, com base na Tabela 11, que se torna vantajosa (ganho 6% ou mais) a utilização de 4, 3 e 2 locais para correlações de magnitudes da ordem de 0,30; 0,50 e 0,70, respectivamente. Este resultado mostra que a interação pode ser minimizada

mesmo sem o aporte de recursos adicionais, bastando dividir um grande experimento em vários locais. No caso específico de $r_{gg} = 0,70$, a eficiência de 1,10 ((c)/(b) na Tabela 10), obtida com a avaliação do dobro do número de indivíduos no total, pode ser trocada por uma eficiência de 1,07, porém com o mesmo número base de indivíduos de um experimento, divididos em 2 experimentos menores instalados nos dois ambientes diferentes.

A correlação r_{gg} pode ser dada por $r_{gg} = s_{g^*}^2 / (s_{g^*}^2 + s_{g^*\ell}^2)$, em que $s_{g^*}^2$ é a variância genética livre da interação genótipo x ambiente e $s_{g^*\ell}^2$ é a variância da interação genótipo x ambiente. Alternativamente, r_{gg} pode ser expressa em função da proporção $P = s_{g^*\ell}^2 / s_{g^*}^2$, por meio de $r_{gg} = s_{g^*}^2 / (s_{g^*}^2 + P s_{g^*}^2) = 1 / (1 + P)$. Com $P = 0,5$, tem-se $r_{gg} = 0,67$, que é um valor alto de correlação genética. Dessa forma, pode-se inferir que quando a proporção variância da interação/variância genética livre da interação for inferior a 0,5, a interação não é problemática para o melhorista, pois conduzirá a uma alta correlação. Quando $P > 0,5$, a interação poderá ser problemática para o melhorista, implicando grandes perdas de ganho com a seleção indireta (seleção em um local visando a ganho em outro). Tem-se

também a igualdade $P = s_{g^*\ell}^2 / s_{g^*}^2 = \frac{1 - r_{gg}}{r_{gg}}$.

12.5 Número de repetições ou indivíduos por progênie ou clone (amostragem genética)

12.5.1 Seleção de clones em testes clonais

Os materiais a serem avaliados em testes clonais geralmente procedem dos testes de progênies híbridas. Dependendo da quantidade de material disponível, os testes clonais poderão ser realizados em dois estágios: (i) estágio inicial, visando à eliminação de clones com menor potencial produtivo; (ii) estágio final ou de recomendação de materiais para plantios comerciais.

O estágio inicial é recomendado quando se dispõe de um grande número de materiais genéticos para testes. Ele deve ser instalado em parcelas pequenas (uma planta por parcela). Por outro lado, o estágio final exige maior rigor experimental, muitas vezes podendo ser necessária a utilização de parcelas quadradas, com bordaduras e com maior número de plantas. Em ambos os estágios, os

delineamentos a serem utilizados devem ser o de blocos casualizados (quando o número de materiais for pequeno) ou látice (quando o número de materiais for elevado) ou ainda outros delineamentos otimizados particularmente para cada ensaio.

Na Tabela 12 são apresentados os números adequados de indivíduos por clone em testes clonais, em função da herdabilidade individual no sentido amplo, para maximização da acurácia na predição dos valores genotípicos dos clones.

Tabela 12. Número (N) adequado de indivíduos por clone em testes clonais, em função da herdabilidade individual (h_g^2) no sentido amplo, para que sejam obtidas acurácias ($r_{\hat{g}g}$) de 90% e 95%.

| h_g^2 | N para $r_{\hat{g}g} = 90\%$ | N para $r_{\hat{g}g} = 95\%$ | $r_{\hat{g}g}$ para N = 100 |
|---------|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|
| 0,05 | 81 | 176 | 0,917 |
| 0,10 | 39 | 84 | 0,958 |
| 0,15 | 25 | 53 | 0,973 |
| 0,20 | 18 | 38 | 0,981 |
| 0,25 | 13 | 28 | 0,985 |
| 0,30 | 10 | 21 | 0,989 |
| 0,35 | 8 | 17 | 0,991 |
| 0,40 | 7 | 14 | 0,993 |
| 0,45 | 6 | 12 | 0,994 |
| 0,50 | 5 | 10 | 0,995 |
| 0,60 | 3 | 7 | 0,997 |
| 0,70 | 2 | 4 | 0,998 |
| 0,80 | 2 | 3 | 0,999 |
| 0,90 | 1 | 2 | 0,998 |

Fonte: Resende (1995).

Verifica-se pela Tabela 12, que 100 plantas por clone conduzem às acurácias superiores a 90%, independentemente da herdabilidade no sentido amplo. Assim, não se justifica empregar mais de 100 rametes por clone. Entretanto, conhecendo-se a herdabilidade do caráter, pode-se optar por um número mais

adequado. Por exemplo, com herdabilidade de 20%, consegue-se uma acurácia de 95% na seleção, empregando-se em torno de 40 plantas por clone e, acurácia de 90%, utilizando-se em torno de 18 rametes por clone. Com herdabilidade de 25%, consegue-se uma acurácia de 95% na seleção, empregando-se em torno de 30 plantas por clone. Estes são números recomendados por local. Com presença de considerável interação genótipo x ambiente e ampla área de plantio, tais experimentos devem ser repetidos em outros locais visando a prática da seleção de forma a minimizar os efeitos adversos da interação genótipo x ambiente.

12.5.2 Seleção de genitores com base em suas progênes de meios irmãos

Os números necessários de indivíduos por progênie de meios irmãos, para a obtenção de alguns valores de acurácia na predição de valores genéticos aditivos de genitores, são apresentados na Tabela 13.

Tabela 13. Número (N) adequado de indivíduos por progênie de meios irmãos, em função da herdabilidade (h_a^2) do caráter, para a obtenção de alguns valores de acurácia ($r_{\hat{a}a}$) na seleção de genitores.

| h_a^2 | N para $r_{\hat{a}a} = 70\%$ | N para $r_{\hat{a}a} = 80\%$ | N para $r_{\hat{a}a} = 90\%$ | N para $r_{\hat{a}a} = 90\%$ | $r_{\hat{a}a}$ para $n = 100$ |
|---------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| 0,05 | 76 | 141 | 337 | 732 | 0,747 |
| 0,10 | 38 | 70 | 167 | 361 | 0,848 |
| 0,15 | 25 | 46 | 110 | 238 | 0,892 |
| 0,20 | 19 | 34 | 81 | 176 | 0,917 |
| 0,25 | 15 | 27 | 64 | 139 | 0,933 |
| 0,30 | 12 | 22 | 53 | 115 | 0,944 |
| 0,35 | 10 | 19 | 45 | 97 | 0,952 |
| 0,40 | 9 | 16 | 39 | 84 | 0,958 |
| 0,45 | 8 | 14 | 34 | 74 | 0,963 |
| 0,50 | 7 | 13 | 30 | 65 | 0,967 |
| 0,60 | 6 | 10 | 25 | 53 | 0,973 |
| 0,70 | 5 | 9 | 21 | 44 | 0,977 |
| 0,80 | 4 | 8 | 18 | 38 | 0,981 |
| 0,90 | 4 | 7 | 15 | 32 | 0,983 |

Com herdabilidade acima de 15%, 100 indivíduos por progênie conduzem às acurácias superiores a 90%. Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 80 e 34 indivíduos por progênie para conseguir 90% e 80% de acurácia na seleção, respectivamente. Com herdabilidade de 30%, são necessários cerca de 50 indivíduos por progênie para conseguir 90% de acurácia na seleção (Tabela 13).

12.5.3 Seleção de genitores com base em suas progênies obtidas sob cruzamentos dialélicos ou fatoriais

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 14.

Tabela 14. Valores do número de indivíduos por família de irmãos germanos para atingir determinada acurácia na seleção de genitores por valores genéticos aditivos, empregando os delineamentos de cruzamentos fatoriais ou dialélico parcial.

Três cruzamentos por genitor e dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{\hat{a}a} = 70\%$ | $r_{\hat{a}a} = 80\%$ | $r_{\hat{a}a} = 90\%$ |
|---------|---------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| 0,05 | 0,075 | 30 | 65 | 300 |
| 0,10 | 0,150 | 15 | 30 | 180 |
| 0,15 | 0,225 | 9 | 20 | 150 |
| 0,20 | 0,300 | 7 | 15 | 130 |
| 0,25 | 0,375 | 5 | 12 | 100 |
| 0,30 | 0,450 | 4 | 10 | 50 |
| 0,35 | 0,525 | 4 | 8 | 40 |
| 0,40 | 0,600 | 3 | 6 | 30 |

Três cruzamentos por genitor e ausência de dominância.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{\text{aa}} = 70\%$ | $r_{\text{aa}} = 80\%$ | $r_{\text{aa}} = 90\%$ |
|---------|---------|------------------------|------------------------|------------------------|
| 0,05 | 0,05 | 25 | 45 | 100 |
| 0,10 | 0,10 | 12 | 22 | 50 |
| 0,15 | 0,15 | 8 | 15 | 35 |
| 0,20 | 0,20 | 6 | 10 | 25 |
| 0,25 | 0,25 | 5 | 8 | 20 |
| 0,30 | 0,30 | 4 | 7 | 17 |
| 0,35 | 0,35 | 3 | 6 | 15 |
| 0,40 | 0,40 | 3 | 5 | 12 |

Verifica-se que, com ausência de dominância, o número total de indivíduos por genitor ou família de meios irmãos é praticamente igual ao necessário quando se usam famílias de meios irmãos ou policruzamento (Tabela 13). Multiplicando-se por três (que equivale ao número de cruzamentos por genitor) o número de indivíduos da segunda parte da Tabela 14, obtém-se aproximadamente os mesmos resultados da Tabela 13. Esse resultado é o mesmo esperado em ausência de dominância. Em presença de dominância completa, os números requeridos são um pouco maiores, especialmente nos casos de baixa herdabilidade e alta acurácia desejada.

Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 10 e 25 indivíduos por progênie de irmãos germanos (que equivale a 30 e 75 indivíduos por progênie de meios irmãos) para conseguir 80% e 90% de acurácia na seleção, respectivamente, em ausência de dominância. Na presença de dominância completa, são necessários cerca de 15 e 130 indivíduos por progênie de irmãos germanos (que equivale a 45 e 390 indivíduos por progênie de meios irmãos) para conseguir 80% e 90% de acurácia na seleção, respectivamente (Tabela 14).

12.5.4 Seleção de genitores com base em suas progênes de autofecundação (S1)

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 15.

Tabela 15. Valores do número de indivíduos por família de autofecundação (S1) para atingir determinada acurácia na seleção de genitores por valores genéticos aditivos.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{aa} = 70\%$ | $r_{aa} = 80\%$ | $r_{aa} = 90\%$ |
|---------|---------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 0,05 | 0,075 | 20 | 42 | 150 |
| 0,10 | 0,150 | 10 | 20 | 100 |
| 0,15 | 0,225 | 6 | 13 | 60 |
| 0,20 | 0,300 | 4 | 9 | 40 |
| 0,25 | 0,375 | 3 | 7 | 30 |
| 0,30 | 0,450 | 3 | 5 | 20 |
| 0,35 | 0,525 | 2 | 4 | 15 |
| 0,40 | 0,600 | 2 | 3 | 12 |

Ausência de dominância.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{aa} = 70\%$ | $r_{aa} = 80\%$ | $r_{aa} = 90\%$ |
|---------|---------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 0,05 | 0,05 | 18 | 35 | 80 |
| 0,10 | 0,10 | 9 | 16 | 40 |
| 0,15 | 0,15 | 6 | 10 | 25 |
| 0,20 | 0,20 | 4 | 7 | 18 |
| 0,25 | 0,25 | 3 | 5 | 14 |
| 0,30 | 0,30 | 2 | 4 | 10 |
| 0,35 | 0,35 | 2 | 3 | 8 |
| 0,40 | 0,40 | 2 | 3 | 6 |

Verifica-se que, com ausência de dominância, o número total de indivíduos por genitor ou família S1 é cerca de (1/4) daquele necessário quando se usam famílias de meios irmãos ou policruzamento (Tabela 13). Isto mostra que progênies de autofecundação são teoricamente mais eficientes que progênies de policruzamento para a seleção de genitores, conduzindo à possibilidade de manifestação de alelos deletérios e desfavoráveis presentes nos genitores.

Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 7 e 18 indivíduos por progênie S1 para conseguir 80% e 90% de acurácia na seleção, respectivamente, em ausência de dominância. Na presença de dominância completa, são necessários cerca de 9 e 40 indivíduos por progênie S1 para conseguir 80% e 90% de acurácia na seleção, respectivamente (Tabela 15).

12.5.5 Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com progênies de meios irmãos

Para a seleção de indivíduos, baseada no índice multiefeitos ou BLUP para os efeitos aditivos, de uma só geração, os números necessários de indivíduos por família de meios-irmãos, para obtenção de 90% e 95% da acurácia máxima possível, são apresentados na Tabela 16.

Tabela 16. Número (N) adequado de indivíduos por família de meios irmãos, para maximização da acurácia ($r_{\hat{a}a}$) na seleção de indivíduos pelo BLUP, envolvendo uma só geração.

| h_a^2 | $r_{\hat{a}a}$ max | N para $r_{\hat{a}a} = 90\%$ | N para $r_{\hat{a}a} = 95\%$ |
|---------|--------------------|------------------------------|------------------------------|
| 0,05 | 0,53 | 280 | 653 |
| 0,10 | 0,55 | 94 | 201 |
| 0,15 | 0,58 | 52 | 122 |
| 0,20 | 0,61 | 32 | 85 |
| 0,25 | 0,63 | 16 | 43 |
| 0,30 | 0,66 | 10 | 33 |
| 0,35 | 0,68 | 6 | 17 |
| 0,40 | 0,71 | 2 | 14 |
| 0,45 | 0,73 | 1 | 7 |
| 0,50 | 0,76 | 1 | 5 |
| 0,60 | 0,80 | 1 | 1 |
| 0,70 | 0,85 | 1 | 1 |
| 0,80 | 0,90 | 1 | 1 |
| 0,90 | 0,95 | 1 | 1 |

Verifica-se que, para seleção de indivíduos, é impossível obter acurácia de 100%. Para valores de herdabilidade (h_a^2), variando de 5% a 90%, a acurácia máxima (com $n \rightarrow \infty$) possível varia de 53% a 95%. Em geral, com h_a^2 acima de 15%, não se justifica o emprego de mais de 50 indivíduos por progênie. Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 30 e 85 indivíduos para ser ter uma seleção com acurácia de 90% e 95% da máxima possível, respectivamente. Com herdabilidade maior do que 50%, a seleção massal já propicia acurácia acima de 90% da acurácia máxima possível (Tabela 16).

12.5.6 Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com progênies de irmãos germanos

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 17.

Tabela 17. Número (N) adequado de indivíduos por família de irmãos germanos, para maximização da acurácia ($r_{\hat{a}a}$) na seleção de indivíduos pelo BLUP envolvendo uma só geração.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{\hat{a}a}$ max | N para 90% da $r_{\hat{a}a}$ max | N para 95% da $r_{\hat{a}a}$ max |
|---------|---------|--------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| 0,05 | 0,075 | 0,64 | 110 | 220 |
| 0,10 | 0,150 | 0,65 | 50 | 120 |
| 0,15 | 0,225 | 0,66 | 30 | 60 |
| 0,20 | 0,300 | 0,68 | 18 | 30 |
| 0,25 | 0,375 | 0,69 | 10 | 20 |
| 0,30 | 0,450 | 0,70 | 5 | 15 |
| 0,35 | 0,525 | 0,72 | 3 | 10 |
| 0,40 | 0,600 | 0,73 | 1 | 2 |

Ausência de Dominância.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{\hat{a}a}$ max | N para 90% da $r_{\hat{a}a}$ max | N para 95% da $r_{\hat{a}a}$ max |
|---------|---------|--------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| 0,05 | 0,05 | 0,72 | 130 | 300 |
| 0,10 | 0,10 | 0,73 | 60 | 130 |
| 0,15 | 0,15 | 0,74 | 35 | 80 |
| 0,20 | 0,20 | 0,75 | 25 | 55 |
| 0,25 | 0,25 | 0,76 | 15 | 35 |
| 0,30 | 0,30 | 0,77 | 10 | 25 |
| 0,35 | 0,35 | 0,78 | 6 | 16 |
| 0,40 | 0,40 | 0,79 | 3 | 10 |

Verifica-se que, para seleção de indivíduos, é impossível obter acurácia de 100%. Para valores de herdabilidade (h_a^2), variando de 5% a 40%, a acurácia máxima (com $n \rightarrow \infty$) possível varia de 64% a 79%. Em geral, com h_a^2 acima de 15%, não se justifica o emprego de mais de 35 indivíduos por progênie. Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 25 e 55 indivíduos para ser ter uma seleção com acurácia de 90% e 95% da máxima possível, respectivamente (Tabela 17). Esses números são menores do que aqueles necessários quando são avaliadas famílias de meios irmãos (Tabela 16).

12.5.7 Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com progênes de autofecundação

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 18.

Tabela 18. Número (N) adequado de indivíduos por família de autofecundação (S1), para maximização da acurácia (r_{aa}) na seleção de indivíduos pelo BLUP envolvendo uma só geração

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | r_{aa} max | N para 90% da r_{aa} max | N para 95% da r_{aa} max |
|---------|---------|--------------|----------------------------|----------------------------|
| 0,05 | 0,075 | 0,95 | 60 | 125 |
| 0,10 | 0,150 | 0,96 | 25 | 55 |
| 0,15 | 0,225 | 0,97 | 15 | 35 |
| 0,20 | 0,300 | 0,98 | 8 | 20 |
| 0,25 | 0,375 | 0,99 | 5 | 12 |
| 0,30 | 0,450 | 1,00 | 2 | 6 |
| 0,35 | 0,525 | 1,00 | 1 | 3 |
| 0,40 | 0,600 | 1,00 | 1 | 2 |

Ausência de Dominância.

| h_a^2 | h_g^2 | r_{aa} max | N para 90% da r_{aa} max | N para 95% da r_{aa} max |
|---------|---------|--------------|----------------------------|----------------------------|
| 0,05 | 0,05 | 1,00 | 70 | 135 |
| 0,10 | 0,10 | 1,00 | 27 | 55 |
| 0,15 | 0,15 | 1,00 | 14 | 26 |
| 0,20 | 0,20 | 1,00 | 8 | 14 |
| 0,25 | 0,25 | 1,00 | 4 | 8 |
| 0,30 | 0,30 | 1,00 | 2 | 4 |
| 0,35 | 0,35 | 1,00 | 1 | 1 |
| 0,40 | 0,40 | 1,00 | 1 | 1 |

Verifica-se que, para seleção de indivíduos de famílias S1, pode-se obter acurácia tendendo a 100%. Para valores de herdabilidade (h_a^2), variando de 5% a 40%, a acurácia máxima (com $n \rightarrow \infty$) possível varia de 95% a 100%. Em geral, com h_a^2 acima de 15%, não se justifica o emprego de mais de 20 indivíduos por progênie. Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 8 e 20 indivíduos para se ter uma seleção com acurácia de 90% e 95% da máxima possível, respectivamente. Com herdabilidade maior do que 35%, a seleção massal já propicia acurácia acima de 90% da acurácia máxima possível (Tabela 18). Esses números são menores do que aqueles necessários quando são avaliadas famílias de meios irmãos e de irmãos germanos (Tabelas 16 e 17).

12.5.8 Seleção de indivíduos (genitores potenciais) na SRI com cruzamentos dialélicos e fatoriais

Para os delineamentos de cruzamentos fatoriais 3 x 3 ou dialélico parcial com quatro genitores, são mostrados, na Tabela 19, os valores de acurácia e valores de $N = nb$ para atingir determinada acurácia na seleção pelos valores genéticos aditivos associados aos vários indivíduos do experimento.

Tabela 19. Valores de acurácia e do número (N) de indivíduos por família de irmãos germanos, para atingir determinada acurácia na seleção por valores genéticos aditivos individuais, empregando os delineamentos de cruzamentos fatoriais 3 x 3 ou dialélico parcial com quatro genitores.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | r_{aa} max | N para 90% da r_{aa} max | N para 95% da r_{aa} max |
|---------|---------|--------------|----------------------------|----------------------------|
| 0,05 | 0,075 | 0,55 | 75 | 165 |
| 0,10 | 0,150 | 0,56 | 35 | 70 |
| 0,15 | 0,225 | 0,57 | 20 | 40 |
| 0,20 | 0,300 | 0,58 | 12 | 25 |
| 0,25 | 0,375 | 0,59 | 7 | 14 |
| 0,30 | 0,450 | 0,61 | 5 | 14 |
| 0,35 | 0,525 | 0,62 | 3 | 8 |
| 0,40 | 0,600 | 0,64 | 2 | 5 |

Ausência de Dominância.

| h_a^2 | h_g^2 | r_{aa} max | N para 90% da r_{aa} max | N para 95% da r_{aa} max |
|---------|---------|--------------|----------------------------|----------------------------|
| 0,05 | 0,05 | 0,59 | 95 | 200 |
| 0,10 | 0,10 | 0,60 | 45 | 90 |
| 0,15 | 0,15 | 0,61 | 25 | 55 |
| 0,20 | 0,20 | 0,62 | 18 | 35 |
| 0,25 | 0,25 | 0,63 | 12 | 25 |
| 0,30 | 0,30 | 0,64 | 7 | 15 |
| 0,35 | 0,35 | 0,65 | 5 | 12 |
| 0,40 | 0,40 | 0,67 | 3 | 8 |

Verifica-se que entre 10 e 45 indivíduos por família de irmãos germanos são suficientes para atingir acima de 90% da acurácia máxima possível, para herdabilidades no sentido restrito entre 0,30 e 0,10, respectivamente.

Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 12 e 35 indivíduos para se ter uma seleção com acurácia de 90% e 95% da máxima possível, respectivamente (Tabela 19). Para seleção de genitores potenciais, os menores números de indivíduos por família são requeridos para testes com famílias S1 (Tabela 18), irmãos germanos sob dialélico ou fatorial (Tabela 19), irmãos germanos (Tabela 17) e meios irmãos (Tabela 16), nessa ordem.

12.5.9 Seleção de indivíduos (clones potenciais) em testes de progênies de meios irmãos

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 20.

Tabela 20. Número (N) adequado de indivíduos por família de meios irmãos, para maximização da acurácia (r_{gg}) na seleção de clones pelo BLUP.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | r_{gg} max | N para 90% da r_{gg} max | N para 95% da r_{gg} max |
|---------|---------|--------------|----------------------------|----------------------------|
| 0,05 | 0,075 | 0,55 | 235 | 400 |
| 0,10 | 0,150 | 0,60 | 80 | 175 |
| 0,15 | 0,225 | 0,64 | 35 | 80 |
| 0,20 | 0,300 | 0,69 | 20 | 45 |
| 0,25 | 0,375 | 0,73 | 10 | 25 |
| 0,30 | 0,450 | 0,77 | 4 | 16 |
| 0,35 | 0,525 | 0,81 | 2 | 12 |
| 0,40 | 0,600 | 0,85 | 1 | 8 |

São apresentados apenas resultados referentes ao caso de dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento. Para o caso de ausência de dominância, os resultados são equivalentes àqueles apresentados na Tabela 16. Verifica-se que, para seleção de indivíduos, é impossível obter acurácia de 100%. Para valores de herdabilidade (h_a^2), variando de 5% a 40%, a acurácia máxima (com $n \rightarrow \infty$) possível varia de 55% a 85%. Em geral, com h_a^2

acima de 15%, não se justifica o emprego de mais de 45 indivíduos por progênie. Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 20 e 45 indivíduos para ser ter uma seleção com acurácia de 90% e 95% da máxima possível, respectivamente (Tabela 20). Esses números são um pouco menores do que aqueles necessários quando o objetivo é a seleção de genitores potenciais (Tabela 16). Com herdabilidade igual a 40%, a seleção massal já propicia acurácia de 90% da acurácia máxima possível (Tabela 20).

12.5.10 Seleção de indivíduos (clones potenciais) em testes de progênies de irmãos germanos

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 21.

Tabela 21. Número (N) adequado de indivíduos por família de irmãos germanos, para maximização da acurácia (r_{gg}) na seleção de clones pelo BLUP.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | r_{gg} max | N para 90% da r_{gg} max | N para 95% da r_{gg} max |
|---------|---------|--------------|----------------------------|----------------------------|
| 0,05 | 0,075 | 0,69 | 100 | 240 |
| 0,10 | 0,150 | 0,71 | 45 | 100 |
| 0,15 | 0,225 | 0,73 | 25 | 55 |
| 0,20 | 0,300 | 0,76 | 12 | 30 |
| 0,25 | 0,375 | 0,78 | 7 | 20 |
| 0,30 | 0,450 | 0,80 | 4 | 10 |
| 0,35 | 0,525 | 0,83 | 3 | 7 |
| 0,40 | 0,600 | 0,86 | 1 | 4 |

São apresentados apenas resultados referentes ao caso de dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento. Para o caso de ausência de dominância, os resultados são equivalentes àqueles apresentados na Tabela 17. Verifica-se que, para seleção de indivíduos, é impossível obter

acurácia de 100%. Para valores de herdabilidade (h_a^2), variando de 5% a 40%, a acurácia máxima (com $n \rightarrow \infty$) possível varia de 69% a 86%. Em geral, com h_a^2 acima de 15%, não se justifica o emprego de mais de 30 indivíduos por progênie. Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 12 e 30 indivíduos para se ter uma seleção com acurácia de 90% e 95% da máxima possível, respectivamente (Tabela 21). Esses números são um pouco menores do que aqueles necessários quando o objetivo é a seleção de genitores potenciais (Tabela 17). Com herdabilidade maior do que 40%, a seleção massal já propicia acurácia acima de 90% da acurácia máxima possível (Tabela 21).

12.5.11 Seleção de indivíduos (clones potenciais) em testes de progênies obtidas sob cruzamentos dialélicos e fatoriais

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 22.

Tabela 22. Número (N) adequado de indivíduos por família de irmãos germanos, para maximização da acurácia (r_{gg}) na seleção de clones pelo BLUP.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | r_{gg} max | N para 90% da r_{gg} max | N para 95% da r_{gg} max |
|---------|---------|--------------|----------------------------|----------------------------|
| 0,05 | 0,075 | 0,66 | 175 | 380 |
| 0,10 | 0,150 | 0,68 | 60 | 170 |
| 0,15 | 0,225 | 0,70 | 35 | 100 |
| 0,20 | 0,300 | 0,72 | 20 | 35 |
| 0,25 | 0,375 | 0,74 | 15 | 30 |
| 0,30 | 0,450 | 0,77 | 8 | 22 |
| 0,35 | 0,525 | 0,79 | 5 | 15 |
| 0,40 | 0,600 | 0,82 | 2 | 8 |

São apresentados apenas resultados referentes ao caso de dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento. Para o caso de ausência de dominância, os resultados são equivalentes àqueles apresentados na Tabela 19. Verifica-se que, para seleção de indivíduos, é impossível obter acurácia de 100%. Para valores de herdabilidade (h_a^2), variando de 5% a 40%, a acurácia máxima (com $n \rightarrow \infty$) possível varia de 66% a 82%. Em geral, com h_a^2 acima de 15%, não se justifica (90% da acurácia máxima) o emprego de mais de 35 indivíduos por progênie. Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 20 e 35 indivíduos para se ter uma seleção com acurácia de 90% e 95% da máxima possível, respectivamente (Tabela 22). Esses números são intermediários entre aqueles necessários quando se avaliam famílias de irmãos germanos (Tabela 21) e de meios irmãos (Tabela 20).

12.5.12 Seleção de famílias de irmãos germanos obtidas sob cruzamentos em pares simples

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 23.

Tabela 23. Valores do número de indivíduos por família de irmãos germanos para atingir determinada acurácia na seleção de famílias por valores genotípicos dos cruzamentos.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{gg} = 70\%$ | $r_{gg} = 80\%$ | $r_{gg} = 90\%$ |
|---------|---------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 0,05 | 0,075 | 30 | 55 | 130 |
| 0,10 | 0,150 | 15 | 27 | 70 |
| 0,15 | 0,225 | 10 | 17 | 40 |
| 0,20 | 0,300 | 7 | 13 | 30 |
| 0,25 | 0,375 | 6 | 10 | 25 |
| 0,30 | 0,450 | 5 | 8 | 20 |
| 0,35 | 0,525 | 4 | 7 | 15 |
| 0,40 | 0,600 | 3 | 6 | 13 |

Ausência de dominância.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{gg} = 70\%$ | $r_{gg} = 80\%$ | $r_{gg} = 90\%$ |
|---------|---------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 0,05 | 0,05 | 38 | 70 | 170 |
| 0,10 | 0,10 | 18 | 35 | 80 |
| 0,15 | 0,15 | 12 | 22 | 50 |
| 0,20 | 0,20 | 9 | 16 | 40 |
| 0,25 | 0,25 | 7 | 13 | 30 |
| 0,30 | 0,30 | 6 | 10 | 25 |
| 0,35 | 0,35 | 5 | 8 | 20 |
| 0,40 | 0,40 | 4 | 7 | 17 |

Verifica-se que, com ausência de dominância, o número total de indivíduos por família de irmãos germanos é cerca de (1/2) daquele necessário quando se usam famílias de meios irmãos ou policruzamento para a seleção de genitores (Tabela 13).

Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 16 e 40 indivíduos por progênie de irmãos germanos para conseguir 80% e 90% de precisão na seleção dessas famílias, respectivamente, em ausência de dominância. Na presença de dominância completa, são necessários cerca de 13 e 30 indivíduos por progênie de irmãos germanos para conseguir 80% e 90% de precisão na seleção dessas famílias, respectivamente (Tabela 23). Verifica-se que a presença de dominância não afeta muito o número de indivíduos necessários por família quando a mesma é também capitalizada na seleção.

12.5.13 Seleção de famílias de irmãos germanos obtidas sob cruzamentos dialélicos e fatoriais

Nessa situação, os resultados são apresentados na Tabela 24.

Tabela 24. Valores do número de indivíduos por família de irmãos germanos (obtidas sob cruzamentos dialélicos e fatoriais) para atingir determinada acurácia na seleção de famílias por valores genotípicos dos cruzamentos.

Dominância completa em uma população com nível intermediário de melhoramento.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{gg} = 70\%$ | $r_{gg} = 80\%$ | $r_{gg} = 90\%$ |
|---------|---------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 0,05 | 0,075 | 18 | 29 | 46 |
| 0,10 | 0,150 | 9 | 14 | 22 |
| 0,15 | 0,225 | 6 | 9 | 15 |
| 0,20 | 0,300 | 4 | 7 | 11 |
| 0,25 | 0,375 | 3 | 5 | 8 |
| 0,30 | 0,450 | 3 | 4 | 7 |
| 0,35 | 0,525 | 2 | 4 | 6 |
| 0,40 | 0,600 | 2 | 3 | 5 |

Ausência de dominância.

| h_a^2 | h_g^2 | $r_{gg} = 70\%$ | $r_{gg} = 80\%$ | $r_{gg} = 90\%$ |
|---------|---------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 0,05 | 0,05 | 25 | 45 | 105 |
| 0,10 | 0,10 | 12 | 23 | 55 |
| 0,15 | 0,15 | 8 | 15 | 35 |
| 0,20 | 0,20 | 6 | 11 | 25 |
| 0,25 | 0,25 | 5 | 9 | 20 |
| 0,30 | 0,30 | 4 | 7 | 16 |
| 0,35 | 0,35 | 3 | 6 | 13 |
| 0,40 | 0,40 | 3 | 5 | 11 |

Verifica-se que o número total de indivíduos necessários por família de irmãos germanos obtidas sob cruzamentos dialélicos e fatoriais (Tabela 24) é bem menor do aquele necessário quando se usam famílias de meios irmãos (Tabela 23).

Com herdabilidade de 20%, são necessários cerca de 11 e 25 indivíduos por progênie de irmãos germanos para conseguir 80% e 90% de precisão na seleção dessas famílias, respectivamente, em ausência de dominância. Na presença de dominância completa, são necessários cerca de 7 e 11 indivíduos por progênie de irmãos germanos para conseguir 80% e 90% de precisão na seleção dessas famílias, respectivamente (Tabela 24).



13

Intensidade de Seleção e Tamanho Efetivo Populacional

13.1 Intensidade de Seleção e N_e na SRI

A plena exploração do potencial de melhoramento de uma população depende da manutenção de um adequado N_e ao final de cada ciclo seletivo, como forma de evitar a perda de alelos favoráveis ao longo dos ciclos de melhoramento.

Uma abordagem adequada para determinação do N_e a ser mantido em programas de SRI é por meio da consideração do grau de melhoramento das populações e herdabilidade (relacionada à precisão) dos caracteres sob melhoramento, conforme Pereira & Vencovsky (1988). Com base nessa abordagem, Resende (2002a) relatou os resultados apresentados na Tabela 25, assumindo uma alta intensidade de seleção (2%), a qual é típica dos programas de melhoramento.

Tabela 25. Tamanho efetivo (N_e) a ser mantido em função de diferentes herdabilidades (h^2) e graus de melhoramento das populações.

| | h^2 | N_e a ser mantido |
|--|-------|---------------------|
| Populações pouco melhoradas ($\bar{p} = 0,33$) ($N_e \cdot h = 22$) | 5% | 100 |
| | 10% | 70 |
| | 20% | 50 |
| | 30% | 40 |
| | 40% | 35 |
| | 50% | 31 |
| Populações com nível intermediário de melhoramento ($\bar{p} = 0,50$) ($N_e \cdot h = 17$) | 5% | 75 |
| | 10% | 54 |
| | 20% | 40 |
| | 30% | 31 |
| | 40% | 27 |
| | 50% | 24 |
| Populações melhoradas ($\bar{p} = 0,67$) ($N_e \cdot h = 9$) | 5% | 40 |
| | 10% | 29 |
| | 20% | 20 |
| | 30% | 16 |
| | 40% | 14 |
| | 50% | 13 |

* $N_e h$ – obtidos a partir de dados apresentados por Pereira & Vencovsky (1988).

É importante frisar que para populações de 1ª geração (populações pouco melhoradas) os N_e s deverão ser praticados de acordo com o terço superior da Tabela 25, enquanto que os demais terços deverão passar a ser utilizados em conformidade com o avanço das gerações.

Outros estudos realizados atingiram resultados similares aos já apresentados. Rawlings (1970) mostra que um N_e ao redor de 30 seria adequado para a maioria dos sistemas genéticos. Baker & Curnow (1969), trabalhando com 150 locos independentes, herdabilidade de 20% e intensidade de seleção de 4%, concluiu que com $N_e = 64$, 92% do ganho (seleção massal) obtido mantendo-se N_e infinito, seria alcançado. Este resultado aproxima-se daquele obtido a partir de Pereira & Vencovsky (1988) (para populações pouco melhoradas), que trabalharam com 95% de probabilidade de fixação, porém com intensidade de seleção maior (2%). Kang (1979) realizou relevante estudo, similar ao desses autores, utilizando um modelo aditivo baseado em seleção massal, 100 locos indepen-

dentos, herdabilidades de 20%, 95% de probabilidade de fixação de alelos favoráveis e variáveis freqüências iniciais dos alelos favoráveis. Os resultados estão resumidos na Tabela 26.

Tabela 26. Tamanho efetivo (N_e) a ser mantido em função de diferentes proporções de seleção e freqüências alélicas iniciais das populações.

| Freqüência alélica inicial | N_e a ser mantido | | | | |
|----------------------------|----------------------|-----------|-----|-----|-----|
| | Proporção de seleção | | | | |
| | 1% | 5% | 10% | 25% | 50% |
| 0,01 | 281 | 364 | 426 | 590 | 937 |
| 0,05 | 56 | 73 | 85 | 118 | 187 |
| 0,10 | 28 | 36 | 43 | 59 | 94 |
| 0,25 | 11 | 15 | 17 | 24 | 38 |
| 0,50 | 6 | 7 | 8 | 12 | 18 |
| 0,75 | 3 | 4 | 5 | 6 | 10 |

Adaptada de Kang (1979).

Constata-se, assim, que os resultados obtidos a partir de Pereira & Vencovsky (1988) são bastante conservadores em relação aos relatados por Kang (1979) e, portanto, mais seguros. A abordagem daqueles autores apresenta, também, vantagem adicional, pois permite prever o valor de N_e em função da variação da herdabilidade. Assim, com base naqueles resultados, verifica-se que, de maneira geral, para caracteres com baixa herdabilidade ($\leq 10\%$), valores de N_e de 30 a 100 são adequados. Para caracteres com herdabilidades individuais de 0,20 a 0,30, valores de N_e entre 16 e 50 são adequados, dependendo do grau de melhoramento da população (Tabela 25).

Interessante, também, é notar a influência da intensidade de seleção na obtenção do limite seletivo. Conforme observado a partir de Kang (1979), proporções de seleção mais altas (intensidades de seleção mais fracas) demandam maior tamanho efetivo e vice-versa. Também, sabe-se que os dois fatores são antagônicos, ou seja, praticando-se alta intensidade de seleção, reduz-se drasticamente o N_e . Torna-se imperativo, então, associar a estes dois fatores, o coeficiente de herdabilidade. Uma vez que mais altas herdabilidades e intensidades de seleção

(menor proporção de seleção) demandam menor N_e , conclui-se que altas intensidades de seleção devem ser usadas e deve-se trabalhar procurando aumentar o coeficiente de herdabilidade, através da diminuição da variância ambiental. Os benefícios do aumento da herdabilidade são evidentes, pois com maior precisão na seleção, a adoção de alta intensidade de seleção pouco deverá contribuir para a perda aleatória de alelos favoráveis.

Notadamente, em espécies perenes, que via de regra apresentam ciclos reprodutivos longos, a utilização de alta intensidade de seleção visando à obtenção de altos progressos genéticos imediatos (curto prazo) é uma necessidade. Também para a obtenção da própria fixação, é necessário explorar a variabilidade genética livre, manifestada em cada geração, pois sem pressão de seleção adequada, dificilmente se caminhará em direção à obtenção do limite seletivo.

Em suma, pode-se dizer que a intensidade de seleção deve ser alta e o tamanho efetivo populacional pode ser baixo, desde que se trabalhe com boa precisão na seleção.

Outro enfoque com relação ao tamanho efetivo em populações de melhoramento pode ser especulado, como o tamanho efetivo necessário para a obtenção de razoáveis ganhos em um número (5 a 10) limitado de gerações. Nesse caso, obtém-se de Barker & Curnow (1969) que um $N_e = 32$ é suficiente para a obtenção de ganhos genéticos adequados durante 10 gerações.

Os processos de seleção truncada baseados no BLUP tendem a selecionar muitos indivíduos aparentados e reduzir o N_e . Uma forma de manter o N_e adequado sem reduzir a intensidade de seleção e o ganho genético é por meio da restrição do número máximo de indivíduos selecionados por família para valores baixos (em torno de 5).

13.2 Tamanho Efetivo Populacional e Intensidade de Seleção de Genitores na SRR

Para a SRR, Resende & Higa (1990) e Vigneron (1992) recomendam $N_e = 30$. Teoricamente, o N_e pode ser bastante baixo ($N_e = 1$) para uma população, pois uma população pode ser melhorada em função de 1 só indivíduo testador (por exemplo em braquiária em que uma população sexual pode ser melhorada em

função de um clone apomítico). O ponto primordial é identificar corretamente este testador único. O caso extremo é trabalhar com a SRRI, com $N_e = 1$ em cada população. Não há problema. Novamente, a questão central é descobrir o par a ser melhorado via SRRI. Se o par for escolhido incorretamente, o ganho final será menor que aquele onde se trabalha com $N_e = 30$. Portanto, a SRRI é mais segura se conduzida em paralelo com um programa de SRR.

No entanto, em alguns programas de melhoramento, cruzamentos excepcionais são identificados, por exemplo, com a melhor família, sendo 40 % superior à segunda melhor família. Neste caso, a média deste cruzamento encontra-se tão à frente que dificilmente se conseguirá igualar, no curto prazo, tal produtividade via SRR populacional. Nessa situação, a SRRI envolvendo estes dois genitores pode ser implementada seguramente, principalmente se a capacidade específica de combinação (indicador de divergência) entre esses dois genitores for alta.

Com base no exposto e nas considerações realizadas no tópico 13.1, pode-se inferir que para a SRR, o N_e deve ser intermediário entre 1 (SRRI) e 30. Quanto mais precisa for a seleção, menor pode ser o N_e adotado.

13.3 N_e e Intensidade de Seleção de Clones Dentro de Famílias

A representatividade genética ou tamanho efetivo de uma família é relevante à seleção de clones em dois aspectos: (i) determinação do tamanho de família na experimentação, adequado à seleção de clones superiores dentro das mesmas; (ii) determinação do número de clones potenciais a serem selecionados dentro de cada família via BLUPIS.

Para famílias de irmãos germanos, o tamanho efetivo de uma família é dado por $N_{ef} = (2n)/(n+1)$, em que n é o número de indivíduos por família. Os valores de N_e para diversos valores de n são apresentados na Tabela 27.

Tabela 27. Tamanho efetivo de uma família de irmãos germanos (N_{ef}) e fração do tamanho efetivo máximo de uma família (N_{efmax}), em função do número (n) de indivíduos amostrados por família.

| n | N_{ef} | Fração do N_{efmax} |
|----------|----------|-----------------------|
| 1 | 1 | 0,500 |
| 5 | 1,667 | 0,833 |
| 7 | 1,750 | 0,875 |
| 10 | 1,818 | 0,910 |
| 12 | 1.846 | 0,923 |
| 15 | 1,875 | 0,938 |
| 18 | 1,895 | 0,947 |
| 20 | 1,905 | 0,952 |
| 25 | 1,923 | 0,962 |
| 30 | 1,935 | 0,968 |
| 40 | 1,951 | 0,976 |
| 50 | 1,961 | 0,980 |
| 60 | 1,967 | 0,984 |
| 100 | 1,980 | 0,990 |
| ∞ | 2,000 | 1,000 |

A questão (i) do tamanho de família adequado para a seleção de clones superiores é considerada a seguir. A Tabela 27 mostra o número de indivíduos por família, necessário para se atingir determinada % do N_e máximo da família. Verifica-se que com $n = 100$ indivíduos, atinge-se 99% da representatividade máxima da família. Consta-se assim que, aumentar a amostragem dentro de família a partir de n igual a 100, quase nada contribui para acrescentar indivíduos diferentes na amostra. Isto significa que são acrescentados muitos indivíduos médios e poucos indivíduos extremos (incluindo aqui genótipos superiores) quando se aumenta a amostra a partir de $n = 100$. Assim, acredita-se que 100 indivíduos por família de irmãos germanos seja um tamanho adequado para conter os indivíduos superiores da família, os quais serão então identificados e submetidos a teste clonal em conjunto com indivíduos superiores de outras

famílias, visando à seleção dos melhores em geral.

Para famílias de meios-irmãos, o tamanho efetivo de uma família (N_{ef}) é dado por:

$N_{ef} = (4n)/(n+3)$, em que n é o número de indivíduos por família. Os valores de N_{ef} para diversos valores de n são apresentados na Tabela 28.

Tabela 28. Tamanho efetivo de uma família de meios-irmãos (N_{ef}) e fração do tamanho efetivo máximo de uma família (N_{efmax}), em função do número (n) de indivíduos amostrados por família.

| n | N_{ef} | Fração do N_{efmax} |
|----------|----------|-----------------------|
| 1 | 1 | 0,250 |
| 5 | 2,50 | 0,625 |
| 7 | 2,80 | 0,700 |
| 10 | 3,10 | 0,775 |
| 12 | 3,20 | 0,800 |
| 15 | 3,30 | 0,825 |
| 18 | 3,40 | 0,850 |
| 20 | 3,50 | 0,875 |
| 25 | 3,60 | 0,900 |
| 30 | 3,64 | 0,910 |
| 50 | 3,77 | 0,940 |
| 100 | 3,88 | 0,970 |
| 150 | 3,92 | 0,980 |
| 200 | 3,94 | 0,985 |
| 250 | 3,95 | 0,988 |
| 300 | 3,96 | 0,990 |
| ∞ | 4,00 | 1,000 |

Para famílias de meios irmãos, 300 indivíduos propiciam 99% da representatividade máxima de uma família. Como o delineamento de cruzamentos ideal para a seleção de genitores e de clones dentro de famílias, prevê a realização de três cruzamentos por genitor, a cada genitor estão associadas 3 famílias de irmãos germanos. Assim, adotando-se o tamanho de família igual a 100 para famílias de irmãos germanos, automaticamente atinge-se exatamente o tamanho 300 para cada família de meios irmãos.

O tamanho efetivo (N_e) de uma família S1 é dado por $N_{ef} = (n)/(n+0.5)$ e o N_e máximo equivale a 1, quando n tende ao infinito. No entanto, com $n = 1$, o N_e já equivale a 0.67. Com $n = 50$ já se atinge um N_e de 0.99, ou seja, 99% do N_e máximo (Tabela 29).

Tabela 29. Tamanho efetivo de uma família de autofecundação (S1) (N_{ef}) e fração do tamanho efetivo máximo de uma família (N_{efmax}), em função do número (n) de indivíduos amostrados por família.

| n | N_{ef} | Fração do N_{efmax} |
|----------|----------|-----------------------|
| 1 | 0,670 | 0,670 |
| 5 | 0,909 | 0,909 |
| 7 | 0,933 | 0,933 |
| 10 | 0,952 | 0,952 |
| 12 | 0,960 | 0,960 |
| 15 | 0,968 | 0,968 |
| 18 | 0,973 | 0,973 |
| 20 | 0,976 | 0,976 |
| 25 | 0,980 | 0,980 |
| 30 | 0,984 | 0,984 |
| 50 | 0,990 | 0,990 |
| 100 | 0,995 | 0,995 |
| 150 | 0,9967 | 0,9967 |
| ∞ | 1,00 | 1,00 |

Pode-se dizer que a probabilidade de se acrescentar um indivíduo **efetivamente** diferente é menor do que 1 a cada 100 indivíduos acrescentados a partir de $n = 50$. Mesmo assim, não se teria precisão suficiente para se incluir justamente este indivíduo na seleção dentre 150 indivíduos S1. Assim, acredita-se que $n = 50$ indivíduos seja um tamanho adequado para seleção dentro de família S1. Este número $n = 50$ para S1 é comparável aos números $n = 100$ e $n = 300$ para progênies de irmãos germanos e de meios irmãos, respectivamente. Em outras palavras, estes números (50, 100 e 300) propiciam 99% da representatividade máxima de uma família S1, de irmãos germanos e meios irmãos, respectivamente, e portanto, seriam tamanhos adequados de progênie para a seleção dentro das mesmas. Constatase assim, que as estratégias de seleção (como a SRR), que empregam irmãos germanos e/ou meios irmãos podem ser muito mais responsivas à seleção do que S1(via SRI), permitindo inclusive maior **efetiva** intensidade de seleção dentro de progênies. A seleção de clones dentro de S1 não é promissora para caracteres que apresentam considerável dominância, devido à presença de depressão endogâmica.

Em conclusão, 100 indivíduos por família de irmãos germanos e 300 por família de meios irmãos são tamanhos adequados de família. Os 100 indivíduos de cada família de irmãos germanos podem ser divididos em 2 ou 3 ambientes em diferentes locais. A indicação desses números de indivíduos por família coincide com a abordagem experimental para a maximização da acurácia seletiva usada no capítulo 12.

14

Número de Clones a Serem Incluídos em Teste Clonal

O número de clones potenciais a serem avançados ou selecionados para compor os testes clonais, pode ser determinado através de duas estratégias:

14.1 Espécies com avaliação em nível de indivíduos

Para espécies (como o eucalipto) em que se tem avaliação ao nível de indivíduos nos testes de progênies híbridas, a seleção de clones baseia-se no BLUP genotípico individual dos clones potenciais, comparado com o BLUP genotípico dos clones testemunhas. Neste caso, todos os indivíduos com valores genotípicos preditos (\hat{g}) superiores aos dos clones testemunhas são incluídos nos testes clonais. Adicionalmente, inclui-se alguns clones com valores genotípicos abaixo dos clones testemunhas, porém, superiores ao mesmos com base na estatística $\hat{g}_c = \hat{g} / r_{\hat{g}\hat{g}}^2$, em que \hat{g}_c é o valor genotípico predito corrigido e $r_{\hat{g}\hat{g}}^2$ é o quadrado da acurácia seletiva associada à predição dos valores genotípicos dos clones testemunhas e dos clones potenciais. Como os clones testemunhas apresentam maior acurácia do que os clones potenciais, tal estatística penaliza menos os clones novos e menos testados, possibilitando a alguns clones potenciais abaixo das testemunhas, comprovarem o seu verdadeiro valor em teste clonal.

Para os clones potenciais, o quadrado da acurácia seletiva pode ser dado por

$$r_{\hat{g}\hat{g}}^2 = [\mathbf{a}_1 \mathbf{h}_1 + \mathbf{a}_2 \mathbf{b}_2 + \mathbf{a}_3 \mathbf{b}_3 + \mathbf{a}_4 \mathbf{b}_4 + \mathbf{a}_5 \mathbf{b}_5 + \mathbf{a}_6 \mathbf{b}_6 + \mathbf{a}_7 \mathbf{b}_7 + \mathbf{a}_8 \mathbf{b}_8], \text{ em que:}$$

$$b_1 = \frac{\left(\frac{bm+2}{4}\right) h_a^2}{1+(b-1) t_2 + (m-2) bt_3}; b_2 = \frac{\left(\frac{bf+2}{4}\right) h_a^2}{1+(b-1) t_2 + (f-2) bt_3}$$

$$b_3 = \frac{(1/2) h_a^2}{1+(b-1) t_2 - 2bt_3}; b_4 = \frac{(1/2) h_a^2}{1-t_2}$$

$$t_2 = (1/2) h_a^2 + (1/4)(h_g^2 - h_a^2); t_3 = (1/4) h_a^2$$

$$b_5 = \frac{\left(\frac{b+3}{4}\right) (h_g^2 - h_a^2)}{1+(b-1) t_2 + (m-2) bt_3}; b_6 = \frac{\left(\frac{b+3}{4}\right) (h_g^2 - h_a^2)}{1+(b-1) t_2 + (f-2) bt_3}$$

$$b_7 = \frac{[1+(b-1)(1/4)] (h_g^2 - h_a^2)}{1+(b-1) t_2 - 2bt_3}; b_8 = \frac{(3/4) (h_g^2 - h_a^2)}{1-t_2}$$

$$\mathbf{a}_1 = \left[\frac{bm+2}{4bm} \right] \frac{f-1}{f}; \mathbf{a}_2 = \left[\frac{bf+2}{4bf} \right] \frac{m-1}{m}; \mathbf{a}_3 = \frac{(1/2)}{b} \frac{f-1}{f} \frac{m-1}{m}; \mathbf{a}_4 = (1/2) \frac{fm-1}{fm} \frac{b-1}{b}$$

$$\mathbf{a}_5 = \left[\frac{b+3}{4bm} \right] \frac{f-1}{f}; \mathbf{a}_6 = \left[\frac{b+3}{4bf} \right] \frac{m-1}{m}; \mathbf{a}_7 = \frac{[1+(b-1)(1/4)]}{b} \frac{f-1}{f} \frac{m-1}{m}; \mathbf{a}_8 = (3/4) \frac{fm-1}{fm} \frac{b-1}{b}$$

Para os clones testemunhas, o quadrado da acurácia seletiva pode ser dado por

$$r_{sg}^2 = \frac{bh_g^2}{1+(b-1)h_g^2}$$

Nas expressões apresentadas, b , f e m referem-se aos números de blocos ou indivíduos por clone ou progênie, genitores femininos e genitores masculinos, respectivamente. Tem-se também:

h_a^2 : herdabilidade individual no sentido restrito.

h_g^2 : herdabilidade individual no sentido amplo.

14.2 Espécies sem avaliação em nível de indivíduos

Conforme mencionado no item 11.3, nesse caso, a seleção de clones potenciais é baseada no método BLUPIS. Por esse método, são determinados os números de indivíduos a serem selecionados por família de irmãos germanos. O primeiro passo refere-se a definição do número de indivíduos a ser selecionado (direcionado para o teste clonal) dentro da melhor família de irmãos germanos. Para tal, pode-se empregar a estratégia de estudar a representatividade genética de uma família de irmãos germanos em termos de seu tamanho efetivo populacional (N_e). O N_e máximo de uma família de irmãos germanos é 2 e o número de indivíduos necessários para se aproximar o $N_e = 2$ é dado pela expressão $N_e = [2n/(n+1)]$ conforme apresentado por Vencovsky (1978). A Tabela 27 mostra o número de indivíduos por família necessário para se atingir determinada % do N_e máximo da família. Verifica-se que com $n = 50$ indivíduos, atinge-se 98% da representatividade máxima da família e que para atingir 99% da representatividade máxima, é necessário duplicar n , ou seja, tomar 100 indivíduos por família. Constata-se assim que, aumentar a amostragem dentro da família a partir de n igual a 50, quase nada contribui para acrescentar indivíduos diferentes na amostra. Isto significa que são acrescentados muitos indivíduos médios e poucos indivíduos extremos (incluindo aqui genótipos superiores) quando se aumenta a amostra a partir de $n = 50$.

Assim, acredita-se que 50 (no máximo) indivíduos da melhor família, selecionados de maneira massal para vários caracteres restritivos (ou via relação entre os BLUP de parcelas para os caracteres de produtividade), sejam suficientes para conter o melhor indivíduo da progênie para o caráter produtividade, o qual será então identificado posteriormente por meio do teste clonal. É importante relatar que para progênies de meios irmãos ou policruzamentos, são necessários 150 indivíduos para se atingir 98% da representatividade máxima ($N_e = 4$) de uma família. Assim, com policruzamentos, recomenda-se maior número de indivíduos por família e, conseqüentemente, maior número total de clones a serem avaliados. Com famílias de irmãos germanos advindas de genitores aparentados, o N_e máximo é menor que 2, de forma que necessita-se menos de 50 indivíduos por família para se atingir 98% do N_e máximo. Assim, o número máximo de clone da melhor família de irmãos germanos a ser incluído na seleção pode ser limitado a um valor entre 30 (97% do N_e máximo) e 50 (98% do N_e máximo) (Tabela 27). Outra opção na determinação de n_j refere-se a tomar tantos indivíduos da melhor família quantos forem aptos após considerar os vários caracteres restriti-

vos, desde que no máximo 30 ou 50.

Tomando-se 30 indivíduos da melhor família, o número de indivíduos a serem tomados nas demais famílias é função da proporção relativa entre efeitos genotípicos das famílias, preditos pelo BLUP. De acordo com a filosofia do BLUP individual simulado, o número de indivíduos a ser selecionado nas demais famílias k é dado por $n_k = (\hat{g}_k / \hat{g}_1) * 30$, em que \hat{g}_k e \hat{g}_1 referem-se aos valores genotípicos preditos das famílias k e da melhor família (número 1 do ranking), respectivamente.

O número de indivíduos selecionados por família decresce progressiva e lentamente de 30 ou 50 para a melhor família até 0 para a família média. Assim, ocorre uma alocação dinâmica (dependente da diferença relativa entre os efeitos genotípicos das famílias em avaliação) do número de indivíduos selecionados por família. O número total de clones a ser avançado é também automaticamente determinado por esta metodologia e também depende do nível de diferenças entre as famílias em avaliação. Com 150 a 200 famílias avaliadas, o número total de clones a serem submetidos a teste clonal tem variado de 500 a 1000.

O BLUPIS propicia três tipos de informação relevante: o número de indivíduos a ser selecionado por família, o número total de clones a ser avançado e o número de famílias a contribuir com indivíduos selecionados. Com essa metodologia mais adequada, um menor número de melhores clones é avançado, aumentando a eficiência do processo seletivo e diminuindo custos no programa de melhoramento. Quando apenas a seleção massal é aplicada, torna-se necessário avançar um maior número de clones, visando incluir na seleção clones realmente superiores, os quais serão identificados nos testes clonais.

15

Comparação entre a Seleção baseada nos Conceitos de Média Aritmética, Média Harmônica e Valor Máximo

Os procedimentos de predição relatados nos tópicos anteriores produzem valores genéticos preditos que são funções da média aritmética das observações. Em outras palavras, o valor genético predito de um genitor é função da média aritmética das observações realizadas nos indivíduos de sua progênie. A seleção baseada em média aritmética é adequada por permitir a seleção por produtividade. Entretanto, não permite a seleção por homogeneidade. Esta se refere, no caso, à homogeneidade genética da progênie. A não consideração da homogeneidade dos dados é uma das propriedades indesejáveis da média aritmética, de forma que outras medidas de tendência central são recomendadas, tais quais a média harmônica.

A predição baseada em média harmônica permite selecionar simultaneamente por produtividade e por homogeneidade ou estabilidade, fato que é relevante no melhoramento de vários caracteres de importância agroindustrial. Apesar de problemas de ordem estatística, como a não obediência da média harmônica ao teorema central do limite, o seu uso na seleção pode ser realizado empregando-se os mesmos preditores BLUP e equações de modelo misto utilizados nos casos tradicionais de seleção baseada em média aritmética. Para isto, basta compor o vetor de dados como a recíproca dos dados observados, ou seja, $(1/y)$. A média de $(1/y)$ fornece uma função $(1/H)$ da média harmônica (H) dos dados. Para dados com distribuição normal, maiores discrepâncias entre a média aritmética e a média harmônica ocorrem quanto maiores os desvios padrões dos dados. Quanto maior o desvio padrão dentro de progênie, menor será a média harmônica. Dessa forma, seleção pelos maiores valores da média harmônica implica seleção também por homogeneidade. Outra forma de praticar a seleção por

homogeneidade é por meio da consideração das variâncias dos valores genéticos preditos dos indivíduos dentro das progênes. Ainda outra forma é a obtenção do BLUP sob heterogeneidade de variância.

A seleção pelo BLUP sob média harmônica permite identificar famílias aptas a plantios via sementes ou clonagem em massa, permitindo a geração de material comercial melhorado antes que sejam realizados os testes clonais. Ou seja, na fase de avaliação de progênes híbridas, pode-se ter já algum material recomendado para plantio comercial via sementes ou via mistura de clones de uma mesma família homogênea. Isto porque a seleção de famílias é baseada em várias repetições e, portanto, permite elevada acurácia. E somado à propriedade de homogeneidade, pode garantir acurácia suficiente para a recomendação para plantios comerciais, mesmo quando poucos indivíduos são incluídos na mistura de clones de uma família.

Outro conceito que assume importância no melhoramento de plantas de propagação assexuada relaciona-se à distribuição do valor máximo de um conjunto de dados. Pelos conceitos do BLUP sob média aritmética e sob média harmônica, aos valores extremos de uma família não é dada a devida importância. Para a clonagem de maneira geral, famílias com alta capacidade de gerar valores extremos acima da média são altamente desejáveis. Em outras palavras, famílias com distribuição assimétrica positiva de seus indivíduos são mais interessantes.

Assim, a seleção dos genitores com base no comportamento da progênie e a avaliação de famílias podem, alternativamente ao uso de todas as observações individuais, serem baseadas em amostragem de um certo número de indivíduos superiores e seus valores genotípicos preditos. No caso, os 5 melhores indivíduos por família de irmãos germanos ou os 15 melhores indivíduos por família de meios irmãos podem ser usados para computar a média genotípica do máximo de cada família e, portanto, permitir a classificação das famílias pela **capacidade de geração de indivíduos superiores ou excepcionais**, fato que é o mais importante em plantas perenes com reprodução vegetativa. Esses 5 ou 15 indivíduos por progênie são números adequados para fornecer um indicativo da distribuição do máximo de cada família.

Famílias com maior valor máximo médio provavelmente são aquelas com maior média aritmética e simultaneamente com maior variabilidade genética dentro das mesmas. Por outro lado, provavelmente, não são aquelas com maior média

harmônica. Assim, os três conceitos permitem a seleção para diferentes objetivos: (i) seleção de famílias homogêneas para plantio em massa: usar BLUP sob médias harmônicas dentro de locais; (ii) seleção de famílias com alta capacidade de geração de indivíduos superiores ou excepcionais: usar média dos máximos (5 melhores indivíduos) dos BLUP genotípicos individuais dentro de família; (iii) seleção de famílias com alta produtividade média, independentemente da homogeneidade: usar BLUP sob média aritmética; (iv) seleção de famílias com alta produtividade e alta estabilidade através de locais: usar BLUP sob média harmônica através de locais.

16

Referências

ARIAS, C. A. A.; SOUZA JUNIOR, C. L. Genetic variance and covariance components related to intra and interpopulation recurrent selection in maize. **Genetics and Molecular Biology**, v. 21, n. 4, p. 537-544, 1998.

BAKER, L. H.; CURNOW, R. N. Choice of population size and use of variation between replicate populations in plant breeding selection programs. **Crop Science**, v. 9, p. 555-560, 1969.

BARBOSA, M. H. P. Perspectivas para o melhoramento da cana-de-açúcar. In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 4., 2000, Lavras. **Anais**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2000. p. 1-17.

BARBOSA, M. H. P.; RESENDE, M. D. V. de; PETERNELLI, L. A.; BRESSIANI, J. A.; SILVEIRA, L. C. I.; SILVA, F. L.; FIGUEIREDO, I. C. R. Use of REML/BLUP for the selection of sugarcane families specialized in biomass production. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 4, n. 2, p. 218-226, 2004.

BARCELOS, E.; NUNES, C. D. M.; CUNHA, R. N. V. Melhoramento genético e produção de sementes comerciais de dendezeiro. In: VIEGAS, I. de J. M.; MULLER, A. A. (Ed.). **A cultura do dendezeiro na Amazônia Brasileira**. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental; Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2000. p. 145-174.

BAUDOIN, L.; BARIL, C.; CLEMENTDEMANGE, A.; LEROY, T.; PAULIN, D. Recurrent selection of tropical tree crops. **Euphytica**, v. 96, n. 1, p. 101-114, 1997.

BELL, A. More on reciprocal recurrent selection. In: NATIONAL POULTRY BREEDERS ROUND TABLE, 21., 1972. **Proceedings**. [S.l.: s.n.], 1972. p. 197-206.

CILAS, C.; BOUHARMONT, P.; BOCCARA, M.; ESKES, A. B.; BARADAT, P. Prediction of genetic value for coffee production in *Coffea arabica* from a half-diallel with lines and hybrids. **Euphytica**, v. 104, p. 49-59, 1998.

COCHARD, B.; NOIRET, J. M.; BAUDOIN, L.; AMBLARD, P. Second cycle de sélection récurrente réciproque chez le palmier à huile *Elais guineensis*: résultat des tests d'hybrides Deli x La Mé. **Oléagineux**, v. 48, n. 11, p. 441-451, 1993.

COMSTOCK, R. E.; 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.

COTTERILL, P. P.; JAMES, J. Number of offspring and plot sizes required for progeny testing. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 23, n. 6, p. 203-208, 1984.

DIAS, L. A. S. dos; RESENDE, M. D. V. de. Estratégias e métodos de seleção. In: DIAS, L. A. S. dos. (Org.). **Melhoramento genético do cacauero**. Viçosa: FUNAPE, 2001a. p. 217-287.

DIAS, L. A. S. dos; RESENDE, M. D. V. de. Experimentação no melhoramento. In: DIAS, L. A. S. dos. (Org.). **Melhoramento genético do cacauero**. Viçosa: FUNAPE, 2001b. p. 439-492.

FU, Y.; CLARKE, G. P. Y.; NAMKOONG, G.; YANCHUK, A. D. Incomplete block designs for genetic testing: statistical efficiencies of estimating family means. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 28, n. 7, p. 977-986, 1998.

GALLAIS, A. **Théorie de la sélection en amélioration des plantes**. Paris: Masson, 1989. 588 p.

GASCON, J. P.; LEGUEN, V.; NOUY, B. Résultats déssais de second cycle de sélection récurrent reciproque chez le palmier à huile. **Oléagineux**, v. 43, n. 1, p. 1-7, 1988.

GOMES, F. P. **Curso de estatística experimental**. 12. ed. São Paulo: Nobel, 1987.

GOMES, F. P. O problema do tamanho das parcelas em experimentos com plantas arbóreas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 19, n. 12, p. 1507-1512, 1984.

GOMES, F. P.; COUTO, H. T. Z. O tamanho ótimo de parcela experimental para ensaios com eucaliptos. **IPEF**, Piracicaba, v. 31, p. 75-77, 1985.

HAAPANEN, M. Effect of plot size and shape on the efficiency of progeny tests. **Silva Fennica**, v. 26, n. 4, p. 201-209, 1992.

HALLAUER, A. R. Development of single-cross hybrids from two-eared maize populations. **Crop Science**, v. 7, p. 192-195, 1967.

HEISDORF, A. Twenty years of experience with reciprocal recurrent selection. In: NATIONAL POULTRY BREEDERS ROUND TABLE, 18., 1969. **Proceedings**. [S.l.: s.n.], 1969. p. 112 -155.

JANSSON, G.; DANELL, O.; STENER, L. Correspondence between single-tree and multiple-tree plot genetic tests for production traits in *Pinus sylvestris*. **Canadian Journal of Forestry Research**, v. 28, p. 450-458, 1998.

KANG, H. Designing a tree breeding system. In: MEETING CANADIAN TREE IMPROVEMENT ASSOCIATION, 17., 1979, Truro. **Proceedings**. Truro: Canadian Tree Industry Association, 1979. p. 51-66.

KEMPTHORNE, O.; CURNOW, R. N. The partial diallel cross. **Biometrics**, v. 17, p. 229-250, 1961.

LEROY, T.; CHARRIER, A.; ESKESS, A. B. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora*: 1. characterization and evaluation of breeding populations and value of intergroup hybrids. **Euphytica**, v. 67, p. 113-125, 1993.

- LEROY, T.; MONTAGNON, C.; CILAS, C.; CHARRIER, A.; ESKES, A. B. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora*: 2. estimation of genetic parameters. **Euphytica**, v. 74, n. 1-2, p. 121-128, 1994.
- LEROY, T.; MONTAGNON, C.; CILAS, C.; YAPO, A.; CHARMETANT, P.; ESKES, A. B. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre: III. genetic gains and results of first cycle intergroup crosses. **Euphytica**, v. 95, p. 347-354, 1997.
- LONNQUIST, J. H.; WILLIAMS, N. E. Development of maize hybrids through selection among full-sib families. **Crop Science**, v. 7, p. 369-370, 1967.
- LOO-DINKS, J. A.; TAUER, C. G. Statistical efficiency of six progeny test field designs on three loblolly pine (*Pinus taeda* L.) site types. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 17, p. 1066-1070, 1987.
- MATHESON, A. C. Statistical methods and problems in testing large numbers of genotypes across sites. In: IUFRO CONFERENCE ON BREEDING TROPICAL TREES, 1989, Pattaya. **Proceedings**. Oxford: Oxford Forestry Institute, 1989. p. 93-105.
- MEUNIER, J.; GASCON, J. P. Le schema général d'amélioration du palmier à huile à IRHO. **Oléagineux**, v. 27, p. 1-12, 1972.
- PANSE, K.; SUKHATME, P. V. **Métodos estadísticos para investigadores agrícolas**. México: Fondo de Cultura Económica, 1963. 349 p.
- PATERNIANI, E.; CAMPOS, M. S. Melhoramento do milho. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Ed. da Universidade Federal de Viçosa, 1999. p. 429-485.
- PATERNIANI, E.; VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection based on half sib progenies and prolific plants in maize. **Maydica**, v. 23, p. 209-219, 1978.
- PEREIRA, M. B.; VENCOVSKY, R. Limites da seleção recorrente: I. fatores que afetam o acréscimo das frequências alélicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, n. 23, p. 769-780, 1988.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; SANTOS, J. B. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S.; VALADARES-INGLIS, M. C. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 201-230.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. Lavras: Ed. da Universidade Federal de Lavras, 2000. 303 p.

RAWLINGS, J. O. Present status of research on long and short-term recurrent selection in finite populations: choice of population size. In: MEETING OF THE WORKING GROUP ON QUANTITATIVE GENETICS, 2., 1969, Raleigh. **Papers**. New Orleans: USDA, Forest Service, Southern Forest Experimental Station, 1970. p. 1-15. Section 22, IUFRO.

RESENDE, M. D. V. de. **Análise estatística de modelos mistos via REML/BLUP na experimentação em melhoramento de plantas perenes**. Colombo: Embrapa Florestas. 2000. 101 p. (Embrapa Florestas. Documentos, 47).

RESENDE, M. D. V. de. 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**, Colombo, n. 22/23, p. 61-77, jan./dez. 1991.

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

RESENDE, M. D. V. de. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2002a. 975 p.

RESENDE, M. D. V. de. Melhoramento de espécies perenes. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S.; VALADARES-INGLIS, M. C. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 357-421.

RESENDE, M. D. V. de. Melhoramento de essências florestais. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Ed. da Universidade Federal de Viçosa, 1999. p. 589-647.

RESENDE, M. D. V. de. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Colombo: Embrapa Florestas. 2004. 65 p. (Embrapa Florestas. Documentos, 100).

RESENDE, M. D. V. de. **Software Selegen-REML/BLUP**. Colombo: Embrapa Florestas, 2002b. 67 p. (Embrapa Florestas. Documentos, 77).

RESENDE, M. D. V. de; BARBOSA, M. H. P. Selection via simulated individual blup (blupis) based on family genotypic effects in sugarcane. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, 2004. No prelo.

RESENDE, M. D. V. de; FERNANDES, J. S. C. Individual BLUP procedure for experimental designs applied to forest tree breeding. **Brazilian Journal of Mathematics and Statistics**, v. 17, p. 89-107, 1999.

SENDE, M. D. V. de; HIGA, A. R. Estratégias de melhoramento para eucalipto visando a seleção de híbridos. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 20/21, p. 1-20, 1990.

RESENDE, M. D. V. de; 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**, Colombo, n. 28/29, p. 37-55, 1994.

RESENDE, M. D. V. de; HIGA, A. R.; LAVORANTI, O. J. Predição de valores genéticos no melhoramento de *Eucalyptus*: melhor predição linear. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1.; CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., 1993, Curitiba. **Floresta para o desenvolvimento: política, ambiente, tecnologia e mercado: anais**. São Paulo: SBS; [S.l.]: SBEF, 1993. v. 1, p. 144-147.

RESENDE, M. D. V. de; PRATES, D. F.; JESUS, A.; YAMADA, C. K. Estimacão 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**, Colombo, n. 32/33, p. 18-45, 1996.

RESENDE, M. D. V. de; 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. 80 p. (Embrapa Florestas. Documentos, 65).

RESENDE, M. D. V. de; STURION, J. A.; MENDES, S. **Genética e melhoramento da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hill).** Colombo: EMBRAPA-CNPQ, 1995. 33 p. (EMBRAPA-CNPQ. Documentos, 25).

RESENDE, M. D. V. de; THOMPSON, R. Factor analytic multiplicative mixed models in the analysis of multiple experiments. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 22, n. 2, p. 31-52, 2004.

RETIEF, E. C. L.; STANGER, T. K. Early measurements of inter and intraspecific mating designs of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* and its implications for hybrid breeding strategies. In: INTERNATIONAL IUFRO CONFERENCE OF THE WP2.08.03 ON SILVICULTURE AND IMPROVEMENT OF EUCALYPTS, 2004, Aveiro. **Eucalyptus in a changing world:** [proceedings]. [S.l.]: IUFRO, 2004.

REZENDE, G. D. S. P.; RESENDE, M. D. V. de. Dominance effects in *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus urophylla* and hybrids. In: DUNGEY, H. S.; DIETERS, M. J.; NIKLES, D. (Comp.). **Hybrid breeding and genetics of forest trees:** proceedings of QFRI/CRC-SPF Symposium, 9-14 april 2000, Noosa. Brisbane: Department of Primary Industries, 2000. p. 93-100.

REZENDE, G. D. S. P.; RESENDE, M. D. V. de. Genotypic evaluation and genotype x environment interaction in *Eucalyptus* clones selection at Aracruz Celulose S.A., Brazil. In: SIMPOSIO INTERNACIONAL IUFRO, Valdivia, 2001. **Desarrollando el eucalipto del futuro:** actas. Santiago: Instituto Forestal, 2001. 1 CD-ROM.

SOUZA JUNIOR, C. L. Comparisons of intra, interpopulation and modified recurrent selection methods. **Brazilian Journal of Genetics**, v. 16, n. 1, p. 91-105, 1993.

SOUZA JUNIOR, C. L. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S.; VALADARES-INGLIS, M. C. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 159-200.

SOUZA JUNIOR, C. L. Recurrent selection and heterosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. (Ed.). **The genetics and exploitation of heterosis in crops**. Madison: American Society of Agronomy, 1999. p. 247-255.

VENCOVSKY, R. Effective size of monoecious populations submitted to artificial selection. **Brazilian Journal of Genetics**, v. 1, n. 3, p. 181-191, 1978.

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.

WHITE, T. Genetic parameters estimation and breeding value predictions: issues and implication in tree improvement programs. In: QFRI-IUFRO CONFERENCE, Caloundra, Queensland, 1996. **Tree improvement for sustainable tropical forestry: proceedings**. Gympie: Queensland Forestry Research Institute, 1996. p. 110-117. Editado por: Dieters, M. J.; Matheson, A. C.; Nikles, D. G.; Harwood, C. E.; Walker, S. M.

WILLIAMS, E.; MATHESON, A. C. **Experimental designs and analysis for use in tree improvement**. Victoria: CSIRO, 1994. 174 p.

WRICKE, G.; WEBER, W. E. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. Berlin: Walter de Gruyter, 1986. 406 p.



Florestas

**Ministério da
Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

