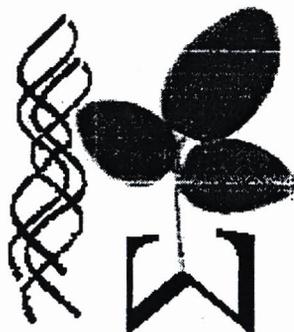


**ANAIS DO 14º ENCONTRO SOBRE
TEMAS DE GENÉTICA E MELHORAMENTO**

VOLUME 14



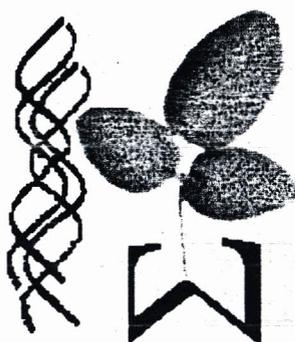
“ GENÉTICA BIOMÉTRICA VEGETAL ”

07 E 08 DE OUTUBRO DE 1997
PIRACICABA/SP

DEPARTAMENTO DE GENÉTICA
ESALQ/USP
1997

ANAIS DO 14º ENCONTRO SOBRE TEMAS DE GENÉTICA E MELHORAMENTO

VOLUME 14



“ GENÉTICA BIOMÉTRICA VEGETAL ”

07 E 08 DE OUTUBRO DE 1997
PIRACICABA/SP

EDITORES
GERHARD BANDEL
NATAL ANTONIO VELLO
JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO



AVANÇOS DA GENÉTICA BIOMÉTRICA FLORESTAL

Marcos Deon Vilela de Resende
CNP de Floresta/EMBRAPA
Caixa Postal 319
83405-970 - Colombo - PR

1. MODELOS DE PREDIÇÃO DE VALORES GENÉTICOS E GANHOS GENÉTICOS

O melhoramento genético florestal é uma ciência relativamente nova, experimentando seu maior impulso a partir de 1960. A partir desta data até os dias atuais, o suporte fornecido pela Genética Quantitativa ao melhoramento de espécies florestais pode ser elucidado considerando três períodos distintos. O período transcorrido até o final da década de 1970 (NAMKOONG, 1979) enfatizou o uso dos conceitos estabelecidos e utilizados no melhoramento de culturas agrícolas anuais, através, principalmente, da prática da seleção individual e seleção entre e dentro de progênies para caracteres isolados. A década de 1980 foi marcada por intensa utilização da técnica de índices de seleção envolvendo a utilização de informações de parentes e de vários caracteres simultaneamente (WHITE & HODGE, 1989; COTTERILL & DEAN, 1990), explorando-se todos os avanços atingidos nesta área pelos melhoristas de animais. Finalmente, a década de 1990 está sendo marcada por uma intensa utilização de técnicas (desenvolvidas por melhoristas de animais) de avaliação genética adequada a situações de dados desbalanceados, aproveitando-se os recentes desenvolvimentos na área de estimação de componentes de variância e predição de valores genéticos (HENDERSON, 1984; GIANOLA & HANMMOND, 1990; SEARLE et al., 1992; VAN VLECK, 1993; SORENSEN, 1996).

O enfoque atual da Genética Biométrica Florestal é praticamente equivalente ao da Genética Biométrica Animal, principalmente devido à preponderância da avaliação genética a nível de indivíduo (Modelo Animal) e não a nível de grupos de indivíduos como no melhoramento de culturas anuais. A avaliação a nível de indivíduo e o aspecto perene (sobreposição de gerações) aumentam consideravelmente a complexidade da avaliação genética.

A avaliação genética a nível de indivíduo permite a seleção através de

valores genéticos preditos ou esperados possibilitando o cômputo da contribuição de cada indivíduo para o ganho genético, o qual equívale à média dos valores genéticos esperados dos indivíduos selecionados. Permite assim, enfatizar uma maior utilização dos indivíduos com os maiores valores genéticos preditos.

Os valores genéticos são variáveis aleatórias que devem ser preditas a partir dos valores fenotípicos. Um modelo geral para a predição de valores genéticos e estimação de ganhos genéticos é apresentado a seguir, no contexto da seleção massal (de indivíduos com base exclusivamente em valores fenotípicos próprios).

O valor genético aditivo (g) de um indivíduo é função dos efeitos médios de seus alelos e pode ser definido como o somatório dos efeitos médios dos alelos que possui. Assim é dado por $g = u + A$, onde u corresponde a média genotípica da população e A refere-se ao efeito aditivo.

Na prática, os valores genéticos devem ser preditos a partir dos valores fenotípicos (y). Assim, no contexto das funções lineares, g pode ser predito a partir de y por $g = a + by$, onde a e b são os coeficientes da regressão. Os coeficientes a e b devem ser determinados de forma que $E(g - \hat{g})^2$ seja mínimo, ou seja, de forma a minimizar o quadrado do erro de predição. Por derivação parcial obtém-se:

$$a = E(g) - bE(y) \quad e \quad b = \text{Cov}(g, y) / \text{Var}(y)$$

Assim, tem-se:

$$\begin{aligned} \hat{g} &= a + by \\ &= E(g) - bE(y) + by \\ &= E(g) + b[y - E(y)] \\ &= E(g) + [\text{Cov}(g, y) / \text{Var}(y)] [y - E(y)] \end{aligned}$$

que é um preditor geral para o valor genético.

Uma medida muito útil de precisão da predição de valores genéticos é o parâmetro denominado acurácia, o qual equívale à correlação entre os valores genéticos verdadeiros e os valores genéticos preditos ($r_{g\hat{g}}$) e é dado por:

$$\begin{aligned} r_{g\hat{g}} &= \text{Cov}(g, \hat{g}) / [\text{Var}(g)\text{Var}(\hat{g})]^{1/2} \\ &= \text{Var}(\hat{g}) / [\text{Var}(g)\text{Var}(\hat{g})]^{1/2} \\ &= [\text{Var}(\hat{g}) / \text{Var}(g)]^{1/2} \end{aligned}$$

Especificamente no caso da seleção massal e assumindo $Y_i = u + A_i + e_i$, onde e refere-se ao efeito residual, tem-se:

$$\begin{aligned}\hat{g} &= u + \sigma_A^2 / \sigma_y^2 (y - u) \\ &= u + h^2 (y - u),\end{aligned}$$

ou seja, neste caso, o coeficiente angular da regressão é a própria herdabilidade (h^2).

Para efeito prático, em geral os valores genéticos são preditos como desvios da média geral, ou seja como $\hat{g}^* = h^2 (y - u)$ para a seleção massal.

Selecionando-se os indivíduos com os maiores valores genéticos, o ganho (GS) pode ser predito fazendo-se a média dos valores genéticos \hat{g}^* dos N indivíduos selecionados:

$$\begin{aligned}\text{GS} &= \sum \hat{g}_i^* / N \\ &= \sum [h^2 (y_i - u)] / N \\ &= h^2 \sum (y_i - u) / N \\ &= h^2 (\bar{y}_s - u)\end{aligned}$$

$= h^2 d_s$, que é a expressão clássica para cômputo do ganho genético, onde d_s refere-se ao diferencial de seleção e \bar{y}_s equívale à média dos indivíduos selecionados.

A acurácia para a seleção massal equívale a:

$$\begin{aligned}r_{g\hat{g}} &= \{\text{Var}[h^2 (y - u)] / \text{Var}(g)\}^{1/2} \\ &= [h^4 \sigma_y^2 / \sigma_A^2]^{1/2} \\ &= [\sigma_A^4 / (\sigma_A^2 \sigma_y^2)]^{1/2} \\ &= \sigma_A / \sigma_y \\ &= h,\end{aligned}$$

ou seja, a acurácia equívale à raiz quadrada da herdabilidade.

O ganho genético é um indicador de eficiência na seleção e pode ser computado alternativamente por :

$$\begin{aligned}
 GS &= h^2 d_s \\
 &= K h^2 \sigma_y \\
 &= K \sigma_A^2 / \sigma_y \\
 &= K \sigma_A \sigma_A / \sigma_y \\
 &= K \sigma_A r_{gg},
 \end{aligned}$$

onde $K \sigma_A$ é o diferencial de seleção em unidades de desvio padrão genético aditivo.

Esta última expressão é mais adequada, já que K e σ_A podem ser considerados como constantes através dos métodos de seleção, para efeito de comparação (o mesmo não é válido para σ_y). Assim, os métodos de seleção podem ser comparados diretamente e exclusivamente pelos valores de acurácia. Dessa forma, o sucesso na seleção depende, essencialmente, da utilização de acurados procedimentos de predição de valores genéticos, sendo esta a área de maior ênfase em melhoramento genético de espécies perenes.

Logicamente a acurácia está intimamente ligada à herdabilidade do caráter. Uma classificação da herdabilidade e acurácia em termos de magnitude e suas associações é apresentada a seguir:

Herdabilidade a nível de indivíduo	Acurácia para seleção a nível de indivíduo	Acurácia máxima possível para a seleção combinada usando também a média de família	Classificação das magnitudes da herdabilidade a nível de indivíduos	Classificação das magnitudes da acurácia para seleção de indivíduos
0,01	0,10	0,51	Baixa	Baixa
0,10	0,32	0,55	$0,01 < h^2 < 0,15$	$0,10 < r_{gg} < 0,40$
0,15	0,39	0,58		
0,20	0,45	0,61		
0,30	0,55	0,66		
0,40	0,63	0,71	Média ou Moderada	Média ou Moderada
0,50	0,71	0,76	$0,15 < h^2 < 0,50$	$0,40 < r_{gg} < 0,70$
0,60	0,77	0,80		
0,70	0,84	0,85		
0,80	0,89	0,90	Alta	Alta
0,90	0,95	0,95	$h^2 > 0,50$	$r_{gg} > 0,70$

Verifica-se que com $h^2 > 0,50$, praticamente não existe vantagem no uso da informação de família e a seleção com base apenas na informação de indivíduo já propicia uma acurácia alta ($> 0,70$). Por outro lado, mesmo para caracteres de baixa herdabilidade, o uso da informação de parentes (maior número de informações) permite elevar a acurácia seletiva da classe de baixa para moderada. Este fato ressalta a importância de se trabalhar com métodos mais elaborados de seleção.

2. AVALIAÇÃO GENÉTICA ATRAVÉS DE MODELOS LINEARES MISTOS

Considerando o estágio atual do melhoramento genético florestal, a presença de múltiplas fontes de informações demanda, para uma avaliação genética acurada, o tratamento dos dados no contexto dos modelos lineares mistos.

Através dos modelos lineares mistos, os efeitos não genéticos são tratados através dos efeitos fixos e os efeitos genéticos são tratados através dos efeitos aleatórios, possibilitando uma estimação de componentes de variância com propriedades estatísticas ótimas e uma acurada predição de valores genéticos. A avaliação genética envolve basicamente a estimação de componentes de variância e a predição de valores genéticos, sendo que os métodos padrões de estimação de componentes de variância e predição de valores genéticos são o **REML** (máxima verossimilhança restrita) e **BLUP** (melhor predição linear não viciada), respectivamente. Uma descrição mais detalhada de avaliação genética através de modelos mistos no melhoramento florestal é apresentada por RESENDE (1997a).

O **BLUP** pode ser estruturado a nível de grupos de indivíduos (modelo de parental) ou a nível de indivíduo (modelo animal - **AM**), sendo que o **AM-BLUP** propicia uma avaliação genética mais completa. Por sua vez, o método **REML** pode ser implementado computacionalmente através dos algoritmos "maximização de esperanças" (**EM**) ou "livre de derivadas" (**DF**), dentre outros. De maneira genérica, uma avaliação genética mais eficiente é conseguida empregando-se o procedimento **DF-REML/AM-BLUP**, sendo que os softwares **DFREML** (MEYER, 1993), **MTDFREML** (BOLDMAN et al., 1995) e **PEST** (GROENEVELD et al., 1990) são amplamente difundidos e utilizados para este fim.

A avaliação genética através de modelos lineares mistos tem sido

empregada atualmente no melhoramento florestal no Brasil (RESENDE et al., 1993; RESENDE et al., 1996a e b; RESENDE, 1997c e d; BUENO FILHO, 1997).

3. AVALIAÇÃO GENÉTICA ATRAVÉS DE REGRESSÃO ALEATÓRIA

Nos modelos gerais de regressão (simples ou múltipla), as covariáveis ou variáveis independentes na realidade não são variáveis, mas sim constantes, ou seja, em hipotética amostragem repetida os valores dessas covariáveis permanecem constantes. Nestes modelos, o coeficiente de regressão é fixo, ou seja, um mesmo coeficiente de regressão está associado a todos os indivíduos da população. Por outro lado, existem modelos nos quais a suposição adequada referente aos coeficientes de regressão associados às covariáveis é que cada membro possui distribuição aleatória. Estes modelos são denominados modelos de regressão aleatória.

A teoria adjacente à regressão aleatória foi apresentada inicialmente por HENDERSON JUNIOR (1982). Baseado nesta teoria existe, em um dado experimento, diferentes coeficientes de regressão associados aos diferentes indivíduos da população, de forma que se os indivíduos são efeitos aleatórios, os coeficientes de regressão associados a estes indivíduos, devem também ser tratados como efeitos aleatórios (HENDERSON, 1984).

Como é o caso no melhoramento genético de espécies perenes, os indivíduos são tratados como efeitos aleatórios através de seus valores genéticos. Também de maneira geral, avaliações repetidas são realizadas em cada indivíduo no decorrer do tempo ou idade, de forma que variáveis respostas podem ser explicadas através de uma função linear da idade. Neste contexto, modelos de regressão aleatória são capazes de explicar melhor a variabilidade associada a medidas repetidas do que os modelos lineares simples empregados em avaliação genética. Conforme URIBE (1996), os modelos de regressão aleatória permitem a obtenção de diferentes curvas de valores genéticos associadas aos diferentes indivíduos e considera as mudanças nas variâncias genéticas e residuais através do tempo. Também, desde que existam confiáveis estimativas de componentes de variância, estes modelos permitem a predição de valores genéticos de um indivíduo nas diferentes idades, baseando-se em avaliações de apenas uma idade.

No melhoramento genético florestal, a regressão aleatória no contexto dos modelos lineares mistos apresenta grande utilidade, pois permite a predição de valores

genéticos de árvores avaliadas em diferentes idades (e com diferentes números de idades avaliadas) e a projeção destes valores genéticos para uma idade comum, para efeito de ordenamento e seleção. A aplicação dos modelos de regressão aleatória ao melhoramento animal iniciou-se recentemente com os trabalhos de SCHAEFFER & DEKKERS (1994), JAMROZICK & SCHAEFFER (1997) e JAMROZICK et al. (1997), visando a avaliação genética em gado bovino leiteiro.

Para caracteres avaliados em vários estágios de desenvolvimento da planta, o seguinte modelo linear pode ser adotado:

$$Y_{ijk} = P_i + (b_0 + b_1 A) + (a + \lambda A)_j + e_{ijk},$$

onde:

Y_{ijk} - é a K -ésima medição de progênie (ou árvore) j na população i .

P_i - é o efeito fixo da população i .

b_0 e b_1 - são coeficientes de regressão fixa da medição na idade.

A - é a idade em anos.

a e λ - são coeficientes de regressão aleatória relacionando a medição da progênie (árvore) j a um intercepto e idade, respectivamente. Em conjunto são os efeitos aleatórios de valor genético aditivo. a representa diferenças genéticas entre progênies (árvores) não explicadas pela idade e λ representa diferenças genéticas entre progênies (árvores) em função da idade.

e_{ijk} - é o erro aleatório.

Através deste modelo, a curva de valores genéticos para determinada progênie (árvore) pode ser vista através de dois grupos de regressão: regressão fixa para todas as progênies (árvores) pertencendo a um mesmo nível de efeito fixo, a qual descreve a forma geral para uma determinada progênie (árvore); e regressões aleatórias descrevendo os desvios da regressão fixa, gerando diferentes curvas para as diferentes progênies (árvores).

Em notação matricial, o modelo pode ser escrito::

$$Y = X\beta + Z_0 a + Z_1 \lambda + e,$$

onde:

Z_0 - é a matriz de incidência para a , contendo 0 e 1's.

Z_1 - é uma matriz associando λ a Y , contendo valores de idade.

$$E(Y) = X\beta \text{ e } E(Y_{ijk}) = P_i + (b_0 + b_1 A)$$

$$\text{Var} \begin{pmatrix} a \\ \lambda \\ e \end{pmatrix} = \begin{bmatrix} Rg_{aa} & Rg_{a\lambda} & 0 \\ Rg_{a\lambda} & Rg_{\lambda\lambda} & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix},$$

onde:

R - matriz de parentesco genético aditivo

g_{ij} - são covariâncias entre os coeficientes de regressão aleatória.

A matriz de covariância (G) entre os efeitos genéticos aleatórios, desconsiderando as relações de parentesco equivale a:

$$G = \begin{pmatrix} g_{aa} & g_{a\lambda} \\ g_{a\lambda} & g_{\lambda\lambda} \end{pmatrix}$$

As equações de modelo misto para estimação de β e predição de a e λ são:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_0 & X'Z_1 \\ Z_0'X & Z_0'Z_0 + R^{-1}\alpha_{00} & Z_0'Z_1 + R^{-1}\alpha_{01} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + R^{-1}\alpha_{01} & Z_1'Z_1 + R^{-1}\alpha_{11} \end{bmatrix} \begin{pmatrix} \beta \\ a \\ \lambda \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X'y \\ Z_0'y \\ Z_1'y \end{pmatrix},$$

onde:

α_{ij} - $g^{ij}\sigma_e^2$

g^{ij} - provém de G^{-1}

σ_e^2 - variância residual média

Assim:

$$G^{-1}\sigma_e^2 = \begin{pmatrix} \alpha_{00} & \alpha_{01} \\ \alpha_{10} & \alpha_{11} \end{pmatrix}$$

As variâncias genética e fenotípica são dependentes da idade, ou seja, podem aumentar ou diminuir com a idade. Tem-se:

$$\hat{\sigma}_{g(i)}^2 = \mathbf{K}_i' \hat{\mathbf{G}} \mathbf{K}_i$$

$$\hat{\sigma}_{g(j)}^2 = \mathbf{K}_j' \hat{\mathbf{G}} \mathbf{K}_j$$

$$\hat{\sigma}_{p(i)}^2 = \hat{\sigma}_{g(i)}^2 + \hat{\sigma}_e^2$$

$$\hat{r}_{g(ij)} = \frac{\hat{\sigma}_{g(ij)}^2}{\sqrt{\hat{\sigma}_{g(i)}^2 \hat{\sigma}_{g(j)}^2}},$$

onde:

$$\mathbf{K}_i = [1 \text{ idade } i]$$

A utilidade do procedimento de regressão aleatória foi corroborada por RESENDE (1997e). Trabalhando com medições em diferentes idades, os valores genéticos das árvores podem ser comparados (empregando-se todas as observações disponíveis) à idade comum de 30 meses, empregando-se o estimador:

$$VG = \hat{a} + \hat{\lambda} \text{ (idade 30)}$$

4. AVALIAÇÃO GENÉTICA ATRAVÉS DE INFERÊNCIA BAYESIANA VIA AMOSTRAGEM DE GIBBS

Em Inferência Estatística Bayesiana definem-se as seguintes funções e parâmetros para uma distribuição contínua:

θ - vetor de parâmetros.

$p(\theta)$ - função densidade de probabilidade da distribuição à priori, que é também a densidade marginal de θ . Denota o grau de conhecimento acumulado sobre θ , antes da observação de y .

$f(y/\theta)$ - função densidade de probabilidade da distribuição condicional de uma observação (y) dado θ (função de verossimilhança ou modelo para os dados).

$f(y/\theta) p(\theta)$ - função densidade conjunta de y e θ .

$p(y) = \int_{\mathbf{R}} f(y/\theta) p(\theta) d\theta$ - distribuição marginal ou preditiva de y com respeito a θ , onde \mathbf{R} é a amplitude da distribuição de θ .

$$f(\theta / y) = \frac{f(y / \theta) p(\theta)}{\int_{\mathcal{R}} f(y / \theta) p(\theta) d\theta}$$
 - distribuição condicional de θ dado y , ou distribuição a posteriori, que é a base da estimação em Inferência Bayesiana.

Como $p(y)$ não é função de θ , a forma usual do teorema de Bayes é:

$p(\theta / y) \propto p(y / \theta) p(\theta)$, onde: \propto - indica proporcionalidade.

Este teorema fornece a regra de atualização de probabilidades sobre θ , partindo de $p(\theta)$ e chegando a $p(\theta/y)$. Assim, a distribuição posteriori é proporcional a verossimilhança x priori, ou seja, a função de verossimilhança conecta a priori à posteriori usando para isto os dados do experimento (observações). Dessa forma, a distribuição posteriori contempla o grau de conhecimento prévio sobre o parâmetro (θ) e também as informações adicionais propiciadas pelo experimento (y).

A distribuição ($p(y)$) preditiva ou marginal de y , antes de se observar y é útil para verificar a adequação da priori através das predições que ela fornece para y . Após observar y é útil para testar o modelo como um todo (GAMERMAN & MIGON, 1993).

Sendo tanto a distribuição da priori quanto das observações, normais, [$\theta \sim N(u, r^2)$ e $y \sim N(\theta, \sigma^2)$] com σ^2 conhecido, a distribuição a posteriori de θ é também normal [$(\theta/y) \sim N(u_1, r_1^2)$],

onde:

$$u_1 = \frac{r^{-2}u + \sigma^{-2}y}{r^{-2} + \sigma^{-2}}; \quad r_1^{-2} = r^{-2} + \sigma^{-2}$$

Verifica-se que a precisão ou inverso da variância conota informação ou seja, a relação $w = r^{-2}/(r^{-2} + \sigma^{-2})$, $w \in (0,1)$, mede a informação contida na priori em relação a informação total (priori + verossimilhança). Assim, pode-se reescrever $u_1 = w u + (1-w)y$, de forma que a média da posteriori equivale à média ponderada pela certeza na priori e na verossimilhança. Verifica-se também que a precisão (r_1^{-2}) da posteriori equivale à soma das precisões da priori e da verossimilhança.

Uma questão lógica que diferencia o enfoque Bayesiano da abordagem clássica refere-se ao tipo de informação utilizada. Na concepção Bayesiana, toda informação de que se dispõe é útil e deve ser utilizada. Por outro lado, a estatística clássica utiliza apenas observações de dados reais, desprezando-se informações subjetivas (GAMERMAN & MIGON, 1993).

Os fundamentos básicos da predição de valores genéticos são essencialmente de natureza Bayesiana, conforme verificado inicialmente por ROBERTSON (1955) e DEMPFILE (1977) e mostrado a seguir.

Valores genéticos são definidos como desvios e uma população de valores genéticos apresenta zero como média e σ_A^2 como variância. A melhor predição do valor genético de um indivíduo sem nenhuma informação, tomado aleatoriamente da população é a média populacional u , a qual pode ser tomada como o estimador à priori, cuja variância é σ_A^2 . Tomando uma informação do indivíduo, um segundo (dado observado) estimador do valor genético é o desvio $(y - u)$ fenotípico em relação à média populacional, o qual possui variância $\sigma_E^2 = \sigma_F^2 - \sigma_A^2$. Estes dois estimadores independentes podem ser combinados linearmente da melhor maneira possível tomando as recíprocas das respectivas variâncias como pesos. Sob o enfoque Bayesiano, a esperança da distribuição a posteriori corresponde à média ponderada pela precisão, das médias da priori e da verossimilhança. Assim, tem-se:

$$\hat{g} = \left(\frac{\text{estimador a priori}}{\sigma_A^2} + \frac{\text{estimador informação observada}}{\sigma_F^2 - \sigma_A^2} \right) / \left(\frac{1}{\sigma_A^2} + \frac{1}{\sigma_F^2 - \sigma_A^2} \right) =$$

$$= \left(\frac{0}{\sigma_A^2} + \frac{Y - u}{\sigma_F^2 - \sigma_A^2} \right) / \left(\frac{1}{\sigma_A^2} + \frac{1}{\sigma_F^2 - \sigma_A^2} \right) = h^2(y - u),$$

como no enfoque clássico.

Em 1986, o trabalho clássico de GIANOLA & FERNANDO (1986) propôs definitivamente a abordagem Bayesiana como uma estratégia conceitual para resolução de problemas de melhoramento animal. Na década de 1990, a utilização da Inferência Bayesiana em Genética Quantitativa está se tomando rotineira, destacando-se os trabalhos de GIANOLA & FOULLEY (1990), GIANOLA et al. (1990), WEIGEL & GIANOLA (1993), WANG et al. (1993; 1994a e b), JENSEN et al. (1994), SORENSEN et al. (1994), VARONA et al. (1994), VARONA (1994), VAN TASSEL et al. (1995), RODRIGUEZ et al. (1996) e VAN ARENDONK et al. (1996).

Com base nestes trabalhos pode-se relatar as principais vantagens dos métodos bayesianos no que se refere à estimação de componentes de variância, predição de valores genéticos e tomada de decisão em melhoramento genético:

- rotineiramente componentes de variância são estimados pelo método REML e

utilizados na predição de valores genéticos e cálculo do ganho genético. Entretanto, através deste procedimento, a distribuição e variância dos estimadores não são conhecidos e assim questões referentes a efetividade da seleção não podem ser respondidas com rigor. O método Bayesiano denominado amostragem de Gibbs (GS) propicia uma descrição mais completa sobre a confiabilidade dos parâmetros genéticos do que o método REML. A abordagem Bayesiana (conhecimento da distribuição a posteriori dos parâmetros) possibilita a construção de intervalos de confiança exatos para as estimativas dos parâmetros genéticos, estando a confiabilidade (precisão) dos parâmetros associado com a quantidade e precisão das informações utilizadas. Dessa forma o método GS propicia estimativas mais precisas de componentes de variância, parâmetros genéticos, valores genéticos e ganhos genéticos. O método REML propicia apenas intervalos de confiança aproximados para os parâmetros genéticos, através do uso de aproximações e suposições de normalidade (argumentos assintóticos). De maneira geral, o método GS apresenta estimativas com menores desvios padrões que o método REML, especialmente para valores baixos de herdabilidade. A diferença de precisão entre os dois métodos reduz-se para conjuntos de dados extremamente grandes e neste caso, tendem a serem obtidos resultados similares.

- permite a utilização de informações a priori, a eliminação de parâmetros de "nuisance", a integrada estimação - predição - decisão e a análise exata de amostras de tamanho finito. Este último aspecto é muito importante, especialmente para programas de melhoramento baseados em pequenos conjuntos de dados desbalanceados, onde a análise Bayesiana propicia uma elegante análise de amostra finita, a qual não pode ser obtida pela metodologia padrão de modelos mistos. Quanto aos parâmetros de "nuisance", GIANOLA & FOULLEY (1990) relataram que as estimativas de componentes de variância obtidas por REML são marginais apenas com respeito aos efeitos fixos mas são condicionais a outros parâmetros "nuisance" do modelo. A análise Bayesiana permite uma marginalização adicional particularmente interessante para modelos com grande número de componentes de variância.
- a principal característica da análise Bayesiana refere-se à riqueza da informação propiciada por esta abordagem, possibilitando a obtenção de estimativas pontuais e os intervalos de confiança para as distribuições a posteriori dos parâmetros. Assim inferências sobre parâmetros genéticos, valores genéticos e efeito de grupos

genéticas podem ser realizadas com segurança.

- a abordagem Bayesiana apresenta também vantagens computacionais pois não exige solução para as equações de modelo misto e portanto pode ser praticada em microcomputadores exigindo pouca memória (similar aos requerimentos de processos iterativos).

Os resultados de interesse gerados pela análise Bayesiana são as distribuições marginais posteriores dos parâmetros genéticos, efeito de grupo genético (procedência) e valores genéticos. Assim, inferências baseadas na média, mediana e moda destas distribuições bem como desvios padrões são realizadas na prática. SORIA et al. (1997) realizaram com sucesso este tipo de análise em melhoramento florestal, obtendo estimativas de parâmetros genéticos para eucalipto, muito mais precisas do que aquelas obtidas por outros métodos. A análise Bayesiana apresenta excelentes propriedade teóricas e práticas e deverá, a partir de agora, tornar-se rotineira em melhoramento genético florestal, tornando-se o procedimento padrão de estimação de componentes de variância e predição de valores genéticos.

Para implementação prática da análise Bayesiana, uma das maiores dificuldades técnicas é a marginalização. A obtenção de distribuições marginais por processos analíticos é praticamente impossível (SORENSEN, 1996). Assim, a obtenção da distribuição marginal posteriori e a marginalização da distribuição posteriori conjunta tem sido obtida pelo método da amostragem de Gibbs (GS) através da amostragem e atualização das distribuições condicionais. O método da amostragem de Gibbs pertence a uma classe maior de métodos, denominada Monte Carlo Cadeia de Markov, a qual é sustentada em propriedades das cadeias de Markov. O algoritmo GS é uma técnica de integração numérica.

Partindo-se do modelo linear misto $Y = X\beta + Zu + e$, onde β , u e e , referem-se aos efeitos fixos, valores genéticos (aleatórios) e efeitos residuais (aleatórios), respectivamente, o algoritmo GS pode ser apresentado de forma resumida:

1. Fornecer os valores iniciais dos parâmetros de locação e dispersão do modelo. Estes valores iniciais podem ser calculados através de procedimentos padrões tais como a estimação dos componentes de variância por REML ou quadrados mínimos. Assumindo a média geral \bar{y} como único efeito fixo, pode-se calcular \bar{y} como a média aritmética das observações e $u_i = h^2(y_i - \bar{y})$. Devem ser fornecidos os

valores iniciais para \bar{y}_i , u_i , σ_e^2 , σ_A^2 e $\alpha = \sigma_e^2 / \sigma_A^2$

2. Gerar os efeitos fixos. Sendo o único efeito fixo, a média geral, tem-se:

$$\hat{y} = \bar{y} + \text{rnd } \sigma_e / (n)^{1/2}$$

3. Gerar os efeitos aleatórios:

$$\hat{u}_i = u_i + \text{rnd } \left[\sigma_e^2 / (n_i + \alpha) \right]^{1/2}$$

4. Gerar a soma de quadrados do resíduo (SSE) e a variância residual σ_e^2 . Assumindo que a distribuição a priori para a variância residual é a inversa de uma qui-quadrado, tem-se:

$$\text{SSE} = \sum (y_i - \hat{y} - \hat{u}_i)^2$$

$$\hat{\sigma}_e^2 = \frac{\text{SSE}}{\chi_n^2}$$

5. Gerar a variância para os efeitos aleatórios de valores genéticos.

$$\hat{\sigma}_A^2 = \frac{\sum \hat{u}_i^2}{\chi_q^2}$$

6. Calcular o novo parâmetro

$$\hat{\alpha} = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{\hat{\sigma}_A^2}$$

7. Repetir os passos de (2) a (6) por milhares de vezes.

Devido ao fato de que valores aleatórios são utilizados como parâmetros iniciais, é necessário um período de descarte de amostras até que as amostras de GS possam ser consideradas como provenientes da distribuição conjunta. Em geral, tem sido utilizado o esquema tradicional de cadeia longa de Gibbs, onde o processo de reamostragem é contínuo. Assim, de maneira geral, um grande (da ordem de 600.000 ou mais) número de ciclos de tem sido utilizado, sendo descartadas as primeiras amostras da ordem de poucos milhares e amostras de cada parâmetro são salvas a cada pequeno (diga-se 30) número de iterações. O número total de amostras salvas (diga-se da ordem de 20.000 a 30.000) são utilizadas para cômputo das estimativas

pontuais e intervalos de interesse. O software MTGSAM (VAN TASSELL & VAN VLECK, 1995) tem sido utilizado com sucesso para a implementação da análise Bayesiana.

5. UTILIZAÇÃO DOS VALORES GENÉTICOS PREDITOS E MAXIMIZAÇÃO DE GANHOS GENÉTICOS COM RESTRIÇÃO À ENDOGAMIA E AO TAMANHO EFETIVO

Os valores genéticos preditos devem ser utilizados adequadamente pelo melhorista, em conjunto com as medidas de acurácia, do tamanho efetivo populacional e considerando os pesos econômicos e a confiabilidade (que também é uma medida de risco) na seleção.

Considerando que o mérito esperado de uma progênie eqüivale à média dos valores genéticos preditos de seus parentais (i e j), uma utilidade de \hat{g} seria na predição de valores genéticos de indivíduos obtidos do cruzamento entre estes parentais. Neste caso, desde que os indivíduos dentro de progênies de irmãos germanos possuam avaliação própria (y) (não necessariamente em delineamento experimental), um preditor para o valor genético desses indivíduos é dado por:

$$\hat{g}_{ij} = \frac{\hat{g}_i + \hat{g}_j}{2} + h_d^2 \left[(Y - E(y)) - \frac{\hat{g}_i^* + \hat{g}_j^*}{2} \right],$$

onde:

$$h_d^2 = \frac{(1/2)(1 - \bar{F})h^2}{(1/2)(1 - \bar{F})h^2 + (1 - h^2)} = \text{herdabilidade dentro de família,}$$

sendo \bar{F} o coeficiente médio de endogamia dos parentais.

Outra utilidade de \hat{g} refere-se ao emprego de índices de seleção incluindo informações econômicas e considerando o controle genético e as correlações entre os vários caracteres. Dispondo-se dos valores genéticos preditos para os vários caracteres de interesse, estes podem ser combinados de maneira similar à construção dos clássicos índices de seleção fenotípicos, da seguinte forma:

$$\begin{aligned} \hat{H}_i &= \hat{b}' \hat{g}_i \\ &= (\hat{G}_{11}^{-1} \hat{G}_{12} \hat{v})' \hat{g}_i, \end{aligned}$$

onde:

\hat{H}_i – estimativa do valor do agregado genotípico para o indivíduo i

\hat{g}_i – vetor de valores genéticos referentes às várias características para o indivíduo i

G_{11} – matriz de covariância genética entre os caracteres do índice

G_{12} – matriz de covariância genética entre os caracteres do índice e os caracteres objetivos da seleção

V – vetor de valores (pesos) econômicos dos caracteres objetivos da seleção.

De posse de H_i , um novo ordenamento de indivíduos para seleção, deve ser realizado.

Entretanto, a principal utilização de \hat{g}_i ou \hat{H}_i refere-se ao estabelecimento das populações de melhoramento e de produção de sementes (RESENDE, 1997b). Para estabelecimento da população de melhoramento a longo prazo, tem-se procurado maximizar o ganho genético para uma condição de tamanho efetivo restrito a 50. Para esta maximização algumas estratégias podem ser adotadas como: redução da intensidade de seleção; restrição no número máximo de indivíduos selecionados por família; restrição na variância do número de indivíduos selecionados por família. De maneira geral, as duas últimas estratégias conduzem à melhores resultados (RESENDE & BERTOLUCCI, 1995).

Para estabelecimento da população de produção, visando capitalizar o ganho genético imediato, deve-se concentrar na determinação da intensidade ótima de seleção. O número de indivíduos a serem selecionados deve ser determinado considerando a endogamia potencial (advinda do aumento da probabilidade de autofecundação e de cruzamentos entre parentes, quando se recombina um pequeno número de indivíduos) e a variância do ganho genético.

A variância do ganho genético é de grande relevância pois está relacionada com a probabilidade do ganho genético estimado, realizar-se. Assim, está relacionada à

confiabilidade r^2_{gg} do ganho predito. A referida variância é função da variância (PEV) do erro de predição dos valores genéticos dada por $PEV = (1 - r^2_{gg}) \sigma_A^2$ e do número de indivíduos selecionados, assumindo valores menores (o que é desejável) quanto maiores a acurácia e o número de indivíduos selecionados. A variância do ganho permite a construção de intervalos de confiança do ganho e o número de indivíduos a serem recombinados deve ser determinado através da maximização do limite inferior do intervalo de confiança do ganho (RESENDE et al., 1995). De maneira geral, para caracteres com herdabilidades de 0,10 a 0,30, a seleção de 15 a 25 indivíduos para a formação do pomar de sementes conduz à maximização do ganho genético. Neste contexto, outra medida útil é a variância do ganho genético após várias gerações de melhoramento (HILL, 1977), a qual considera a deriva genética e logicamente o tamanho efetivo populacional.

6. IMPACTO DOS SISTEMAS REPRODUTIVOS E SISTEMAS DE PROPAGAÇÃO

A maioria das espécies florestais de importância econômica são alógamas, mas espécies de relevância como o eucalipto e a seringueira apresentam sistema reprodutivo misto. Embora este aspecto tenha sido ignorado por longo tempo, tem-se verificado que a não consideração do sistema misto conduz a grandes superestimativas do coeficiente de herdabilidade no sentido restrito a nível de indivíduo, do tamanho efetivo populacional e dos ganhos genéticos com a seleção de indivíduos por seleção massal ou combinada. Visando amenizar este problema RESENDE, VENCOVSKY & FERNANDES (1995), obtiveram (adotando o modelo completo para decomposição da variação genética sob sistema reprodutivo misto) coeficientes de parentesco médios a serem utilizados em função da taxa de autofecundação dessas populações. Entretanto, a aplicação adequada destes coeficientes demanda algum conhecimento sobre o grau médio de dominância associado aos caracteres sob seleção.

Quanto aos sistemas de propagação sexuada e assexuada, teoricamente só existirá vantagem do sistema de propagação assexuada se existir dominância alélica afetando o caráter sob seleção e esta vantagem será tanto maior quanto maior for o grau médio de dominância. Embora a prática da silvicultura clonal seja generalizada, pouco conhecimento existe sobre dominância alélica nos caracteres de interesse do melhorista. Em *Eucalyptus*, os poucos estudos existentes revelam baixos efeitos de

dominância para crescimento (BORRALHO et al., 1992; HODGE et al., 1996; HARDNER et al., 1996) e densidade da madeira (HARDNER & TIBBITS, 1996).

7. UTILIZAÇÃO DE MEDIDAS REPETIDAS

Nas espécies perenes, muitas vezes é possível a realização de medições (safras) repetidas em cada indivíduo. Este fato permite um diferente enfoque na comparação entre métodos de seleção, delineamentos de cruzamento e sistemas de propagação do material selecionado.

Considere o modelo $F = u + A + D + E_p + E_t$, onde:

F = valor fenotípico temporário

u = média geral

A = efeito aditivo dos alelos

D = efeito de dominância

E_p = efeito de ambiente permanente

E_t = efeito de ambiente temporário

$u + A$ = valor genético

$u + A + D$ = valor genotípico

$u + A + D + E_p$ = valor genotípico permanente

Este modelo, associado à avaliação de medidas repetidas pode ser utilizado pelo melhorista com os seguintes objetivos: (i) seleção de materiais para propagação via sementes; (ii) seleção de materiais para propagação clonal; (iii) seleção de materiais para permanência em plantios comerciais, substituindo-se os indivíduos não selecionados por outros melhores. De acordo com estes três objetivos o melhorista deverá utilizar os conceitos de valor genético, valor genotípico e valor fenotípico permanente, respectivamente, e realizar a seleção com base nestes valores preditos.

De posse dos parâmetros genéticos herdabilidade no sentido restrito ($h_{r_i}^2$) herdabilidade no sentido amplo ($h_{a_i}^2$) e repetibilidade (r_i), todos a nível de indivíduo, é possível a comparação de várias situações envolvendo estes três objetivos, conforme relacionado a seguir (RESENDE et al., 1996c).

(a) Propagação sexuada do material selecionado

(a.1.) Avaliação de uma safra

- (1) seleção de indivíduos em testes de progênies de meios irmãos, baseada em índice, usando informações do indivíduo e de sua família;
- (2) seleção de parentais com base em teste de suas progênies de meios irmãos;
- (3) seleção de indivíduos com base em seus valores fenotípicos;
- (4) seleção de indivíduos em testes de progênies de irmãos germanos baseada em índice, usando informações do indivíduo e de sua família.

(a.2.) Avaliação de mais de uma safra

- (5) idem (1);
- (6) idem (2);
- (7) idem (3);
- (8) idem (4).

(b) Propagação assexuada do material selecionado

(b.1.) Avaliação de uma safra

- (9) idem (1);
- (10) seleção de clones a partir de testes clonais;
- (11) idem (3);
- (12) idem (4)

(b.2.) Avaliação de mais de uma safra

- (13) idem (1);
- (14) idem (10)
- (15) idem (3)
- (16) idem (4)

(c) Permanência dos indivíduos selecionados no mesmo microambiente e remoção dos indivíduos não selecionados

(c.1.) Avaliação de uma safra

(17) seleção de indivíduos com base em seus valores fenotípicos permanentes

(c.2.) Avaliação de mais de uma safra

(18) idem (17)

Para comparação destas situações, uma abordagem apropriada trata-se da consideração do parâmetro acurácia, o qual inter-relaciona os parâmetros h_{ri}^2 , h_{ai}^2 e r_i , como por exemplo aquele associado ao método (16) dado por:

$$r_{g\hat{g}}^2 = \left[\frac{(1 - r_g)^2 \frac{N - 1}{N}}{1 + (m - 1)r_i - m \left[\frac{r_g h_{ri}^2 + \mu_g (h_{ai}^2 - h_{ri}^2)}{m} \right]} + \frac{\left[\frac{1 + (N - 1)r_g}{N} \right]^2}{1 + (m - 1)r_i + (N - 1)m \left[\frac{r_g h_{ri}^2 + \mu_g (h_{ai}^2 - h_{ri}^2)}{m} \right]} \right] h_{ri}^2 + \left[\frac{(1 - \mu_g)^2 \frac{N - 1}{N}}{1 + (m - 1)r_i - m \left[\frac{r_g h_{ri}^2 + \mu_g (h_{ai}^2 - h_{ri}^2)}{m} \right]} + \frac{\left[\frac{1 + (N - 1)\mu_g}{N} \right]^2}{1 + (m - 1)r_i + (N - 1)m \left[\frac{r_g h_{ri}^2 + \mu_g (h_{ai}^2 - h_{ri}^2)}{m} \right]} \right] (h_{ai}^2 - h_{ri}^2)$$

onde:

r_g - duas vezes o coeficiente de parentesco de Malecot

μ_g - coeficiente de parentesco de dominância

N - número de indivíduos por família

m - número de medições ou safras por indivíduo

Considerando um caráter com $h_{r_i}^2 = 0,20$ e diferentes $h_{a_i}^2$ e r_i , uma comparação entre as 18 situações é apresentada na Tabela a seguir.

Métodos	$h_{r_i}^2 = 0,20$ $h_{a_i}^2 = 0,20$ (ausência de dominância) $r_i = 0,30$	$h_{r_i}^2 = 0,20$ $h_{a_i}^2 = 0,30$ (dominância completa)* $r_i = 0,40$	$h_{r_i}^2 = 0,20$ $h_{a_i}^2 = 0,30$ (dominância completa)* $r_i = 0,80$
	Acurácia máxima possível!	Acurácia máxima possível!	Acurácia máxima possível!
1	0,61	0,61	0,61
2	1,00	1,00	1,00
3	0,45	0,45	0,45
4	0,75	0,68	0,68
5	0,84	0,76	0,63
6	1,00	1,00	1,00
7	0,82	0,71	0,50
8	0,87	0,76	0,69
9	0,61	0,69	0,69
10	1,00	1,00	1,00
11	0,45	0,55	0,55
12	0,75	0,76	0,76
13	0,84	0,91	0,73
14	1,00	1,00	1,00
15	0,82	0,87	0,61
16	0,87	0,91	0,78
17	0,55	0,63	0,89
18	1,00	1,00	1,00

* considerando uma população com nível intermediário de melhoramento.

Com base nos resultados pode-se enunciar algumas conclusões gerais:

- Para caracteres com dominância alta e repetibilidade alta, a realização de mais de uma avaliação por indivíduo é praticamente vantajosa somente para os métodos que usam apenas informação da entidade indivíduo. Também nesta mesma situação, a utilização de progênies de irmãos germanos conduz à ganhos superiores à utilização de progênies de meios irmãos, da ordem de 7% a 12%.
- Com dominância, os métodos associados a propagação vegetativa são superiores aos métodos associados à propagação sexuada e em ausência de dominância os dois sistemas de propagação se equivalem.
- Com repetibilidade baixa é vantajosa a realização de mais de uma medição por indivíduo para todos os métodos.
- Para o sistema de propagação sexuada a utilização de progênies de irmãos germanos é mais vantajosa em ausência de dominância do que na presença de dominância.
- Com repetibilidade baixa e avaliação de várias safras, a utilização de progênies de irmãos germanos não conduz a melhores ganhos do que a seleção com progênies de meios irmãos, pois a realização de um maior número de avaliações neste último caso, permite atingir quase a mesma acurácia máxima. Nesta mesma situação, a seleção massal conduz à acurácias próximas àquelas obtidas com a utilização de progênies.

8. ANÁLISE QUANTITATIVA DE MARCADORES MOLECULARES E LOCOS DE CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS

As principais áreas potenciais da genética molecular em benefício do melhoramento genético são a seleção auxiliada por marcadores (**MAS**) e a seleção de genes candidatos (**CGS**) ou genes de grandes efeitos.

A plena utilização da **MAS** depende da presença de desequilíbrio de ligação entre o gene marcador e os locos de características quantitativas (**QTL**). Uma vez que este desequilíbrio não pode ser assumido em populações alógamas sob seleção recorrente, a propriedade de desequilíbrio de ligação dentro de famílias tem sido explorada visando a exploração da **MAS**. Por outro lado, a seleção (**CGS**) dos próprios **QTL's** através de genes de grandes efeitos não exige desequilíbrio de ligação (podendo

ser aplicada ao nível de população e com pequeno tamanho de família) e tem sido relatada como o limite superior da **MAS**, em termos de eficiência (MUIR, 1997).

O uso da genética molecular no melhoramento genético envolve o uso da teoria e dos procedimentos de genética quantitativa, não estando portanto livre da necessidade e dos problemas envolvidos com os procedimentos de estimação e predição, os quais devem ser acurados o máximo possível (GODDARD (1992), desenvolveu a teoria BLUP para incorporação de informações de marcadores aos programas de avaliação genética). Assim, para se inferir sobre o real potencial das informações moleculares, deve-se fazê-lo comparativamente aos métodos que usam somente informações fenotípicas.

A eficiência da **MAS** dentro de progênes depende essencialmente da fração da variância dentro de progênes que pode ser explicada pelos marcadores, sendo que esta fração aumenta com o aumento do tamanho de família.

Para a **MAS** dentro de progênes, tem sido relatada uma eficiência de 20% da **MAS** sobre a seleção fenotípica para famílias de grande (>500) tamanho, sendo que esta eficiência reduz-se a 2% a 4% para famílias de tamanho pequeno (em torno de 30) tais quais aqueles praticados na maioria dos programas de melhoramento de espécies perenes. Assim, esta técnica é mais promissora para o melhoramento de gado leiteiro, onde o tamanho de família é alto (FAIRFULL & MUIR, 1997; MUIR, 1997).

Por outro lado, para a seleção de **QTL (CGS)**, MUIR (1997) mostrou que este tipo de seleção não é vantajosa sobre a seleção fenotípica a curto e longo prazos para caracteres com herdabilidades maiores que 1%.

Com base no exposto, FAIRFULL & MUIR (1997) concluíram que a **MAS** para espécies alógamas e com pequeno tamanho de famílias, apresenta pouco valor prático para caracteres que podem ser medidos em todos os candidatos à seleção sendo, portanto, mais útil na seleção para caracteres que não podem ser medidos diretamente. Neste sentido, em melhoramento florestal, a principal perspectiva de aplicação da **MAS** refere-se à seleção precoce (FERREIRA & GRATTAPAGLIA, 1996).

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BORRALHO, N.M.G.; ALMEIDA, I.M.; COTTERILL, P.P. Genetic control of growth of young *Eucalyptus globulus* clone in Portugal. Silvae Genetica, v.41, p.100-105, 1992.

- BOLDMAN, K.G.; KRIESE, L.A.; VAN VLECK, L.D.; VAN TASSELL, C.P.; KACHMAN, S.D. A manual for use of MTDFREML - A set of programs to obtain estimates of variance and covariances. USADA-ARS, 1995.
- BUENO FILHO, J.S.S. Predição de valores genéticos em *Eucalyptus* usando modelos mistos.. Piracicaba: ESALQ. Tese Doutorado. 1997 (em preparação).
- COTTERILL, P.P. & DEAN, C.A. Successful Tree Breeding with Index Selection. CSIRO, Melbourne, 80p. 1980.
- DEMPFLE, L. Relation entre BLUP (Best linear unbiased prediction) et estimateurs bayesiens. Ann. Genet. Sel. Anim., v.9, p.27-32, 1977.
- FAIRFULL, R.W.; MUIR, W.M. Quantitative genetics versus molecular genetics in poultry breeding. in: XXXIV Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Anais do Simpósio Tópicos Especiais em Zootecnia. Juiz de Fora, 1997. P.52-78.
- FERREIRA, M.E.; GRATTAPAGLIA, D. Introdução ao uso de marcadores RAPD e RFLP em análise genética. Brasília-DF. EMBRAPA-CENARGEN, 1996, 220p.
- GAMERMAN, D.; MIGON, H.S. Inferência Estatística: Uma abordagem integrada. Instituto de Matemática, UFRJ, 1993. 207p.
- GIANOLA, D.; FERNANDO, R.L. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Animal Science, v.63, p.217-244, 1986.
- GIANOLA, D.; FOULLEY, J.L. Variance estimation from integrated likelihood (VEIL). Genetics Selection Evolution, v.22, p.403-417, 1990.
- GIANOLA, D.; IM, S.; MACEDO, F.W. A framework for prediction of breeding value. In: Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock (Ed. GIANOLA, D.; HAMMOND, K.). Springer Verlag, Berlin, 1990. p.210-238.
- GIANOLA, D.; HAMMOND, K. Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock. Springer Verlag, Berlin, 1990. 534p.
- GODDARD, M.E. A mixed model for analysis of data on multiple genetic markers. Theoretical and Applied Genetics, v.83, p.878-886, 1992.
- GROENEVELD, E.; KOVAC, M.; WANG, T. PEST, a general purpose BLUP package for multivariate prediction and estimation. 4th World Congress of Genetic Applied to Livestock Production. Edinburg, v.13, p.488-491, 1990.
- HARDNER, V.; BORRALHO, N.M.G.; TIER, B.; GODDARD, M. Accounting for dominance and inbreeding in genetic evaluations using individual tree mixed models. In: IUFRO CONFERENCE on Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Caloundra, Australia, 1996.
- HARDNER, C.; TIBBITS, W. Wood density in *Eucalyptus nitens* is under strong additive genetic control but inbreeding depression is absent. In: IUFRO CONFERENCE on Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Caloundra, Australia, 1996.
- HENDERSON, C.R. Applications of linear models in animal breeding. University of Guelph, Guelph, 1984. 462p.
- HENDERSON JUNIOR, C.R. Analysis of covariance in the mixed model higher-level, nonhomogeneous and random regressions. Biometrics, v.38, p.623-640, 1982.
- HILL, W.G. Variation in response to selection. In: International Conference on Quantitative Genetics. Ames. Proceedings. 1977. p.343-365.
- HODGE, G.R.; VOLKER, P.W.; POTTS, B.M.; OWEN, J.V. A comparison of genetic information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. Theoretical and Applied Genetics, v.92, p.53-63, 1996.

- JAMROZIK, J., SCHAEFFER, L.R. Estimates of genetic parameters for a test day model with random regressions for yield traits of first lactation Holsteins. Journal of Dairy Science, v.80, p.762-770, 1997
- JAMROZIK, J. SCHAEFFER, L.R., DEKKERS, J.C.M. Genetic evaluation of dairy cattle using test day yields and random regression model. Journal of Dairy Science, v 80 p.1217-1226, 1997
- JENSEN, J., WANG, C.S., SORENSEN, D.A GIANOLA, D. Bayesian inference on variance and covariance components for traits influenced by maternal and direct genetic effects using the Gibbs sampler. Acta Agric. Scand. v.44, p 193-201, 1994
- MEYER, K. DFREML User Notes. Version 2.1. Edinburgh University of Edinburgh 1993.
- MUIR, W.M. Candidate gene selection. In: XXXIV Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Anais do Simpósio Tópicos Especiais de Zootecnia. Juiz de Fora. 1997 p.79-91
- NAMKOONG, G. Introduction to quantitative genetics in forestry. USDA Forest Service Washington, 1979
- RESENDE, M.D.V. de. 1997 Melhoramento genético de essências florestais. In: Simpósio sobre Atualização em Genética e Melhoramento de Plantas Universidade Federal de Lavras. Anais, 1997a. p.59-93.
- RESENDE, M.D.V. de. Melhoramento de essências florestais. Melhoramento de Plantas. Culturas Agronômicas (BORÉM, A editor) Universidade Federal de Viçosa 1997b (no prelo).
- RESENDE, M.D.V. de. Numerical linear algebra problems arising from computational forest genetics. In: International Workshop on Numerical Linear Algebra and Optimization Departamento de Matemática, Universidade Federal do Paraná, 1997c. p.58-60
- RESENDE, M.D.V. de. Modelo linear misto para avaliação genética de clones pela metodologia DFREML e AMBLUP. In: IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of Eucalyptus, Salvador, 1997d. Proceedings, v 1 p.270-275
- RESENDE, M.D.V. de. Regressão aleatória no contexto dos modelos lineares mistos aplicados ao melhoramento florestal. Floresta, v.27 1997e (no prelo)
- RESENDE, M.D.V.; PRATES, D.F.; JESUS, A.; YAMADA, C.K. Melhor predição linear não viciada (BLUP) de valores genéticos no melhoramento de *Pinus*. Boletim de Pesquisa Florestal, v. 32/33, p.3-22, 1996a.
- RESENDE, M.D.V.; PRATES, D.F.; JESUS, A.; YAMADA, C.K. Estimativa de componentes de variância e predição de valores genéticos pelo método da máxima verossimilhança restrita (REML) e melhor predição linear não viciada (BLUP) em *Pinus*. Boletim de Pesquisa Florestal, v.32/33, p.23/39, 1996b.
- RESENDE, M.D.V. de.; MORAES, M.L.T.; PAIVA, J.R. Comparação de métodos de avaliação genética e seleção no melhoramento da seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd)). Floresta, v.26, 1996c. (no prelo).
- RESENDE, M.D.V. DE; BERTOLUCCI, F.L.G. Maximization of genetic gain with restriction on effective population size and inbreeding in *Eucalyptus grandis*. In: IUFRO CONFERENCE "Eucalypt Plantations: Improving Fibre Yield and Quality" Hobart-Austrália, 1995. p.167-170.

- RESENDE, M.D.V. DE; VENCovsky, R.; FERNANDES, J.S.C. Selection and genetic gains in populations of *Eucalyptus* with a mixed mating system. In: IUFRO CONFERENCE "Eucalypt Plantations: Improving Fibre and Quality". Hobart – Austrália, 1995. p.191-193.
- RESENDE, M.D.V. DE; ARAÚJO, A.J.; SAMPAIO, P.T.B.; WIECHETECK, M.S.S. Acurácia seletiva, intervalos de confiança e variâncias de ganhos genéticos associados a 22 métodos de seleção em *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. Floresta, 25(1/2):23-37, 1995.
- RESENDE, M.D.V. de; HIGA, A.R.; LAVORANTI, O.J. Predição de valores genéticos no melhoramento de *Eucalyptus* - Melhor Predição Linear (BLP). In: 7º. Congresso Florestal Brasileiro. Anais. Curitiba-Paraná. 1993. p.144-147.
- RODRIGUEZ, M.C.; TORO, M.; SILIO, L. Selection on lean growth in a nucleus of Landrace pigs: an analysis using Gibbs sampling. Animal Science, v.63, p.243-253, 1996.
- ROBERTSON, A. Prediction equations in quantitative genetics. Biometrics, v.11, p.95-98, 1955.
- SCHAEFFER, L.R.; DEKKERS, J.C.M. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. 5th World Congress of Genetic Applied to Livestock Production, v.18, p.443.
- SEARLE, S.R.; CASELLA, G.; Mc CULLOCH, C.E. Variance Components. John Wiley & Sons, New York, NY. 1992.
- SORENSEN, D. Gibbs Sampling in Quantitative Genetics. Danish Institute of Animal, Department of Breeding and Genetics. Intern Report n.82. Denmark, 1996.
- SORENSEN, D.A.; WANG, C.S.; JENSEN, J.; GIANOLA, D. Bayesian analysis of genetic change due to selection using Gibbs sampling. Genetics Selection Evolution, v.26, p.333-360, 1994.
- SORIA, F.; BASURCO, F.; TOVAL, G.; SILIO, L.; RODRIGUEZ, M.C.; TORO, M. In: IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of Eucalypts. Salvador. 1997. Proceddings, v.1, p.95-100.
- URIBE, H. Random regressions in animal breeding In: Workshop "Melhoramento de Gado de Corte na EMBRAPA". Campo Grande, 1996.
- VAN ARENDONK, J.A.M.; VAN ROSMEVLEN, C.; JANSS, L.L.G.; KNOL, E.F. Estimation of direct and material genetic (co)variances for survival within litters of piglets. Livestock Production Science, v.46, p.163-171, 1996.
- VAN VLECK, L.D. Selection index and introduction to mixed model methods. CRC Press, Inc. 1993. 418p.
- VARONA, L. Aplicaciones del muestreo de Gibbs en modelos de Genética Cuantitativa: Analisis de un caso de heterogeneidad de varianzas. PhD. Thesis. Universidad de Zaragoza, 1994.
- VARONA, L.; MORENO, C.; GARCIA-CORTES, L.A.; ALTARRIBA, J. Estimación multicarácter de componentes de varianza y covarianza en vacuno lechero mediante muestreo de Gibbs. Revista Portuguesa de Zootecnia, v.1, p.185-195, 1994.
- VAN TASSELL, C.P.; VAN VLECK, L.D. A manual for use of MTGSAM. A set of FORTRAN programs to apply Gibbs sampling to animal models for variance component estimation. USDA, ARS, 1995.

- VAN TASSELL, C.P.; CASELLA, G.; POLLAK, E.J. Effects of selection on estimates of variance components using Gibbs sampling and restricted maximum likelihood. Journal of Dairy Science, v.78, p.678-692, 1995.
- WANG, C.S.; GIANOLA, D.; SORENSEN, D.A.; JENSEN, J.; CHRISTENSEN, A.; RUTLEDGE, J.J. Response to selection for litter size in Danish Landrace pigs: a Bayesian analysis. Theor. Appl. Genet. v.88, p.220, 1994a.
- WANG, C.S.; RUTLEDGE, J.J.; GIANOLA, D. Marginal inferences about variance components in a mixed linear model using Gibbs sampling. Genetics Selection Evolution. v.25, p.41, 1993.
- WANG, C.S.; RUTLEDGE, J.J.; GIANOLA, D. Bayesian analysis of mixed linear models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian pigs. Genetics Selection Evolution. v.26, p.91, 1994b.
- WEIGEL, K.A.; GIANOLA, D. A computationally simple bayesian method for estimation of heterogeneous within-herd phenotypic variances. Journal of Dairy Science, v.76, p.1455-1465, 1993.
- WHITE, T.L.; HODGE, G.R. Predicting breeding values with applications in forest tree improvement. Kluwer, 1989, 367p.