SELEÇÃO COMBINADA VERSUS SELEÇÃO SEQUENCIAL NO MELHORAMENTO DE POPULAÇÕES FLORESTAIS

JÚLIO SÍLVIO DE SOUSA BUENO FILHO

(Eng. Agrônomo)

Orientador: Prof. Dr. Roland Vencovsky

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Agronomia, Área de Concentração: Genética e Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA

Estado de São Paulo - Brasil

Junho - 1992

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Livros da
Divisão de Biblioteca e Documentação - FCLQ/USP

Bueno Filho, Júlio Sílvio de Sousa
B928s Seleção combinada versus seleção sequencial no
melhoramento de populações florestais. Piracicaba,
1992.
96p. ilustr.

Diss. (Mestre) - ESALQ
Bibliografia.

1. Eucalipto - Melhoramento 2. Eucalipto - Popula-
ção - Seleção 3. Floresta - Melhoramento 4. Genética
quantitativa I. Escola Superior de Agricultura Luiz
de Queiroz, Piracicaba

CDD 634.9734

SELEÇÃO COMBINADA VERSUS SELEÇÃO SEQUENCIAL
NO MELHORAMENTO DE POPULAÇÕES FLORESTAIS

Júlio Sílvio de Sousa Bueno Filho

USP/ESALQ
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA
BIBLIOTECA

Aprovado em: 10 de julho de 1992

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Roland Vencovsky	ESALQ/USP
Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho	ESALQ/USP
Prof. Dr. Mário Ferreira	ESALQ/USP

Prof. Dr. Roland Vencovsky

(Orientador)

...

Confuso amanhecer, de alma ofertante
e angústia sofreadas
injustiças e fomes e contrastes
e lutas e achados rutilantes
de riquezas da mente e do trabalho,
meu passo vai seguindo
no ziguezague de equívocos,
de esperanças que malogram mas renascem
de sua cinza morna.
Vai comigo meu projeto
entre sombras, minha luz
de bolso me orienta
ou sou eu mesmo o caminho a procurar-se?
...

excerto do "Canto Brasileiro"

Carlos Drummond de Andrade,

As impurezas do branco, 1973.

à memória de

Durvalina Branco Ribeiro Silva

a Jackie e João Pedro

AGRADECIMENTOS

A todos os que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, em especial:

Ao Prof. Dr. Roland Vencovsky, pelos ensinamentos, orientação e incentivo.

Aos professores do Dep. de Genética da ESALQ, pela atenção e ensinamentos.

À Duraflora S.A., nas pessoas do Dr. Raul Chaves e Dr^a Silvana Cangiani, pela cessão dos dados e informações necessárias sobre os ensaios.

Aos funcionários da ESALQ, especialmente às bibliotecárias do Dep. de Genética, pela paciência e boa vontade, e às secretárias da pós-graduação, pelo apoio e amizade.

Aos funcionários do Setor de Apoio à Pesquisa do CIAGRI, pelo auxílio computacional.

Aos colegas da pós-graduação, pela força em momentos de frustração e alegria na hora do gol.

Aos colegas da graduação, particularmente aos que ainda querem mudar o mundo.

Aos meus familiares, pelo carinho e apoio material em tempos bichudos e à Jacqueline, pela paciência e compreensão.

Ao CNPq.

SUMARIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	viii
LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS	xi
RESUMO	xiv
SUMMARY	xvi
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Melhoramento florestal	4
2.2. Testes de progênies florestais	7
2.3. Estimacão de parâmetros populacionais ..	9
2.4. Seleção entre e dentro de famílias de meio-irmãos (SEDFMI)	10
2.4.1. Seleção sequencial	11
2.4.2. Seleção combinada	12
2.5. Índices de seleção	14
2.5.1. Índices e a seleção em um só caráter	17
2.5.2. Construção dos índices	18
2.6. Comparações entre métodos de melhoramento	18
2.6.1. Progresso genético esperado	19
2.6.2. Tamanho efetivo populacional	22
3. MATERIAL E MÉTODOS	25
3.1. Material próprio	25
3.2. Material da literatura	26
3.3. Métodos	31
3.3.1. Instalação dos ensaios	31

3.3.2. Coleta de dados	31
3.3.3. Análise estatística	33
3.3.4. Estimacão dos parâmetros genéticos	34
3.3.5. Descrição da seleção combinada ...	36
3.3.6. Tamanho efetivo populacional	37
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	38
4.1. Eficiência relativa da seleção combinada	
sobre a seleção sequencial	38
4.1.1. Estudo da eficiência relativa	38
4.1.2. A eficiência relativa para os dados	
da literatura	46
4.2. Análise do material experimental próprio	54
4.2.1. Resultados aos três anos de idade	54
4.2.2. Resultados aos sete anos de idade	58
4.2.3. Efeitos da seleção combinada	64
5. CONCLUSÕES	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	77
APÊNDICES	85

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 4.1. EF(z) esperada para 50 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=25\%$ e $i_d=10\%$	40
Figura 4.2. EF(z) esperada para 100 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=25\%$ e $i_d=10\%$	41
Figura 4.3. EF(z) esperada para 50 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=30\%$ e $i_d=10\%$	42
Figura 4.4. EF(z) esperada para 100 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=30\%$ e $i_d=10\%$	43
Figura 4.5. Número de progênies e de árvores por progênie selecionados pela seleção combinada e sequencial, caráter DAP	68
Figura 4.6. Número de progênies e de árvores por progênie selecionados pela seleção combinada e sequencial, caráter H	69
Figura 4.7. Número de progênies e de árvores por progênie selecionados pela seleção combinada e sequencial, caráter V	70
Diagrama A.1: Contribuição gamética da população	92

LISTA DE TABELAS

Página

Tabela 2.1: Progresso esperado teórico em relação à seleção massal para a seleção familiar e combinada	20
Tabela 2.2: Progresso genético esperado por década na seleção combinada para progênies MI e sua eficiência com relação a progênies IO	21
Tabela 2.3: $\bar{G}$ s sob sel. sequencial e combinada	21
Tabela 3.1: Caracterização dos locais	26
Tabela 3.2: Dados dendrométricos aos dois anos	32
Tabela 3.3: Análise da variância	34
Tabela 3.4: Estimativas de variâncias	35
Tabela 4.1: Ganhos percentuais e eficiência da seleção combinada para o caráter DAP para as estimativas da literatura	48
Tabela 4.2: Herdabilidades, valores reais e mínimos de Z^2 e eficiências para o caráter DAP nos dados da literatura	49
Tabela 4.3: Ganhos percentuais e eficiência da seleção combinada para o caráter H para as estimativas da literatura	50
Tabela 4.4: Herdabilidades, valores reais e mínimos de Z^2 e eficiências para o caráter H nos dados da literatura	51
Tabela 4.5: Ganhos percentuais e eficiência da seleção combinada para o caráter V para as estimativas da literatura	52
Tabela 4.6: Herdabilidades, valores reais e mínimos de Z^2 e eficiências para o caráter V nos dados da literatura	53

Tabela 4.7: Médias e quocientes entre médias dos parâmetros (dados da literatura)	53
Tabela 4.8: Análise da variância para os caracteres aos três anos. Teste de prog. <i>E. grandis</i> , Salto, 1979. Significância dos QM pelo teste F, $\alpha=5\%$ (*) e $\alpha=1\%$ (**)	56
Tabela 4.9: Médias de progênies e testemunhas, CV experimentais e genéticos, média harmônica do n ^o de árvores por parcela aos três anos de idade, Teste de prog. <i>E. grandis</i> , Salto, 1979	56
Tabela 4.10: Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos, aos três anos, e erros a elas associados	57
Tabela 4.11: Coeficientes dos índices para a seleção combinada aos três anos	58
Tabela 4.12: Progressos esperados (percentuais) e Eficiências aos três anos de idade	58
Tabela 4.13: Precisão dos látices aos sete anos Teste de prog. <i>E. grandis</i> -Salto-1979	59
Tabela 4.14: Análise da variância para os caracteres aos sete anos de idade. Teste de prog. <i>E. grandis</i> , Salto, 1979. Signif. dos QM - teste F, $\alpha=5\%$ (*) e $\alpha=1\%$ (**)	60
Tabela 4.15: Valores médios, coeficientes de variação experimental e média harmônica do número de plantas por parcela aos sete anos. Teste de prog. <i>E. grandis</i> -Salto-1979	60
Tabela 4.16: Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos, aos sete anos, e erros a elas associados	61

Tabela 4.17: Coeficientes dos índices para a seleção combinada aos sete anos	63
Tabela 4.18: Progressos esperados (percentuais) e eficiências aos sete anos de idade	63
Tabela 4.19: Progenies selecionadas aos sete anos na seleção combinada para DAP	65
Tabela 4.20: Progenies selecionadas aos sete anos na seleção combinada para H	66
Tabela 4.21: Progenies selecionadas aos sete anos na seleção combinada para V	67
Tabela 4.22: Tamanho efetivo populacional para os dois métodos de seleção	71
Tabela 4.23: Tamanho efetivo populacional e Progresso esperado pela seleção sequencial às novas intensidades de seleção	72

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

Letras gregas

α _ Medida dos desvios com relação às frequências alélicas marginais de populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg;

∂ _ Operador de derivação parcial;

μ _ Média populacional;

σ_i _ Desvio padrão da variável i ;

σ_I - desvio padrão do índice;

σ_i^2 _ Variância da variável i : (serão empregadas σ_a^2 , σ_p^2 , σ_y^2 , σ_f^2 , σ_e^2 e σ_d^2 , indicando, respectivamente, as variâncias genética aditiva, entre progênies, fenotípica entre médias de progênies, fenotípica total, do erro entre parcelas e fenotípica dentro de parcelas.

ρ _ Correlação genética intraclasses para famílias de tamanho infinito.

Letras latinas

b _ Número de repetições (da parcela experimental);

b_d e b_e _ Coeficientes do índice de seleção para o contraste entre a observação individual e a média de sua parcela e para o contraste entre a média de progênie e a média geral;

$COV(MF)$ e $COV(MTS)$ - Covariância entre mães e filhas e covariância entre meio-tios e sobrinhos.

DAP _ Diâmetro à altura do peito;

d_i _ Contribuição gamética feminina de uma árvore

para a próxima geração;

d_s _ Contribuição gamética feminina de árvores selecionadas para a próxima geração;

EF _ Eficiência relativa dos métodos para intensidades de seleção equivalentes;

EF* _ Eficiência relativa dos métodos para tamanhos efetivos equivalentes;

EST _ Número de ordem das estimativas extraídas dos dados da literatura;

g_{ijk} _ Valor genético aditivo ("breeding value") da árvore k na repetição j da progênie i;

g_j _ Contribuição gamética masculina de uma árvore para a próxima geração;

g_s _ Contribuição gamética masculina de árvores selecionadas para a próxima geração;

Gs _ Progresso genético esperado na seleção;

H _ Altura da planta;

h_m^2 , h_i^2 e h_d^2 _ Herdabilidades, no sentido restrito, para a seleção ao nível de médias, de plantas individuais e dentro de parcelas, respectivamente;

k_c , k_d e k_e _ Diferenciais de seleção estandarizados para a seleção combinada, seleção dentro de parcelas e seleção entre médias, respectivamente;

k_{ij} _ Soma das contribuições gaméticas masculina e feminina de uma árvore para a próxima geração;

$\bar{k}$ _ Média de gametas com que uma árvore contribui para a próxima geração;

n - Número de árvores por parcela;

N_e - Tamanho efetivo populacional devido a efeitos de variância ("variance effective population size");

N_t - Número de indivíduos na geração t (N_0 é o número de indivíduos no horto de onde provém as progênies do ensaio);

p - Número de progênies do ensaio;

p - Relação entre os coeficientes do índice (inverso de q);

q - Relação entre os coeficientes do índice, $q = bd/be$;

S - Número de árvores selecionadas do lado feminino;

s_d^2 , s_g^2 , s_{ds}^2 , s_{gs}^2 e s_k^2 - Variâncias das contribuições gaméticas feminina, masculina e totais na formação da próxima geração;

u e v - Proporções de seleção feminina e masculina;

V - Volume cilíndrico;

V_d , V_p e V_y - Estimadores de σ_d^2 , σ_p^2 e σ_y^2 , respectivamente.

$\bar{x}$, $\hat{x}$ - Indicam média e estimativa da variável x ;

$\hat{X}_d$ e $\hat{X}_e$ - Contrastes $(Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij.})$ e $(\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...})$;

Y_{ijk} - Valor fenotípico da árvore k na repetição j da progênie i ;

Z^2 - Relação entre a variância fenotípica entre médias de progênies e a variância dentro de parcelas;

$\cdot$ - Indicação de índice para somatório ou média.

SELEÇÃO COMBINADA VERSUS SELEÇÃO SEQUENCIAL
NO MELHORAMENTO DE POPULAÇÕES FLORESTAIS

Autor: JÚLIO SÍLVIO DE SOUSA BUENO FILHO

Orientador: Prof. Dr. ROLAND VENCOVSKY

RESUMO

O presente trabalho consiste na comparação entre o método da seleção baseada num índice que combina o mérito da família e o mérito individual e o da seleção sequencial entre e dentro de famílias (SEDF), visando seu emprego na seleção recorrente em eucalipto.

Com base em resultados da literatura, bem como da análise de um ensaio de progênies de polinização livre de *E. grandis* (HILL) Maiden, avaliado em duas idades, calculou-se a eficiência esperada da seleção combinada em relação à sequencial através dos respectivos progressos genéticos esperados às mesmas intensidades de seleção.

Adicionalmente, calcularam-se os tamanhos efetivos populacionais resultantes e a eficiência obtida para tamanhos efetivos pré-fixados no teste de progênies de *E. grandis* aos sete anos de idade.

A seleção combinada mostrou superioridade teórica sobre a sequencial, tendo sido possível expressar previamente a eficiência mínima esperada pela sua utilização ao invés da SEDF em função das propriedades e dimensões de um dado teste de progênies.

Para os dados da literatura o progresso médio esperado pelo emprego da seleção combinada foi de 21% para o DAP, 18% para a altura de plantas (H) e 20% para o volume (V), sendo que a eficiência média da seleção combinada (fazendo SEDF=1.00) ficou próxima de 1.21 para os três caracteres em estudo. Neste caso, na construção do índice o mérito familiar teve mais peso que o mérito individual (1.8 vezes para H, 2.3 vezes para o DAP e 3.7 vezes para o V).

Com a população experimental obtiveram-se eficiências de 1.27 para H e 1.31 para DAP e V, com o mérito familiar bastante superior ao individual (9 vezes para H, e 11 vezes para DAP e V). O progresso esperado pela seleção baseada no índice foi, no caso, de 14.0% (H), 12.7% (DAP) e 25.5% (V), sendo o mérito familiar acentuadamente superior ao individual (por volta de 9 vezes para altura e 11 vezes para os demais caracteres).

Neste experimento, com seleção de 30% das progênies e 10% das árvores dentro de progênies, a seleção sequencial resultou em tamanho efetivo de $N_e = 87,0$. Com a seleção combinada estes números foram de: $N_e = 114.4$ (H), $N_e = 39.4$ (DAP) e $N_e = 45.7$ (V). Ajustando-se a intensidade na seleção sequencial para se obter N_e equivalente ao da seleção pelo índice obtivemos as seguintes eficiências: 1.39 (H), 1.06 (DAP) e 1.10 (V).

Os resultados indicam superioridade genética da seleção combinada frente à seleção sequencial tanto para respostas imediatas como para as de médio ou longo prazos.

COMBINED VERSUS SEQUENTIAL SELECTION IN FOREST POPULATION IMPROVEMENT

Author: JÚLIO SÍLVIO DE SOUSA BUENO FILHO

Adviser: Prof. Dr. ROLAND VENCovsky

SUMMARY

A comparison was made between two recurrent selection methods in eucalyptus, namely: combined selection in which family and individual merits are joined as an index and sequential selection among and within family (AWFS).

Based on results of the literature and on the analysis of an open pollinated progeny trial of *Eucalyptus grandis* (HILL) Maiden, evaluated at two ages, the expected efficiency of combined selection was computed in relation to sequential selection. Expected genetic progress, admitting equivalent selection percentages were computed for efficiency measures. The resulting effective population numbers were then calculated as additional information. Alternatively, efficiencies were also obtained assuming the same final effective number.

Theoretically combined selection should be more efficient than AWFS. Expression of the smallest expected efficiency was worked out as function of the properties and dimensions of a given progeny test.

For data of the literature, progress expected

from combined selection was of 21% for diameter at breast height (DBH), 18% for plant height (H) and 20% for volume (V). The average efficiency of combined selection ($AWFS=1.00$) was around 1.21 for all characters. In this case, family merit was more important than individual merit (1.8 times for H, 2.3 for DBH and 3.7 for V).

For the analysed progeny test the following efficiencies were found: 1.27 (H) and 1.31 (DBH and V), with family merit having considerable more weight than individual merit (9 times for H and 11 times for DBH and V). Progress of 14.0% (H), 12.7% (DBH) and 25.5% (V) was expected from combined selection.

An effective population number of $N_e = 87$ was derived for 30% among and 10% within family selection. After combined selection this number was $N_e = 114.4$ (H), $N_e = 39.4\%$ (DBH) and $N_e = 45.7$ (V).

Adjusting selection percentages in sequential selection to equate N_e of both methods the following efficiencies was found: 1.39 (H), 1.06 (DBH) and 1.10 (V).

Results indicate that combined selection is generally superior to sequential selection, for immediate as well as long range selection response.

1. INTRODUÇÃO

O Brasil tem assistido nas últimas décadas a uma crescente demanda de madeira, principalmente para a produção de celulose, tábuas e fins energéticos. O desenfreado emprego da floresta nativa tem já encontrado limites no próprio desaparecimento das matas naturais em grandes regiões do país.

A introdução de espécies de rápido crescimento e seu plantio extensivo tornaram-se o principal norte da pesquisa florestal brasileira que, por consequência, encontra-se centrada em espécies dos gêneros *Pinus* e *Eucaliptus*, especialmente as deste último por serem bem adaptadas a diversas condições ecológicas e bastante produtivas em madeira de vasto emprego.

Das espécies e procedências de eucaliptos, originárias da Oceania, têm-se obtido populações adaptadas e com bom potencial de melhoramento das quais destacamos *E. grandis*, *E. urophyllae* e *E. saligna* entre as mais produtivas e que têm merecido maior atenção da pesquisa florestal.

No melhoramento intrapopulacional, os testes de progênies de polinização livre, envolvendo matrizes selecionadas, têm sido os mais empregados por cumprirem

tanto os objetivos de seleção e melhora genética quanto os de pesquisa e monitoramento dos parâmetros populacionais (em que pesem restrições teóricas sobre seu emprego).

A seleção entre e dentro de progênies de polinização livre, praticada da forma sequencial, com números pré-determinados de progênies e árvores por progênie a serem selecionados tem apresentado boas estimativas de progresso para dados experimentais. Este esquema seletivo se adequa bem ao uso de parcelas pequenas, onde o efeito de médias de progênies é bem estimado e se aproveita da estratificação na seleção dentro de progênies; no entanto, como o método impõe a escolha de um número fixo de árvores por progênie, árvores excepcionais de progênies não selecionadas são excluídas.

O uso da seleção combinada através de um índice que reúna informações do próprio indivíduo e da média da progênie a que pertença é técnica primeiro desenvolvida para o melhoramento animal, posteriormente adaptada para o melhoramento florestal, constituindo um aperfeiçoamento sobre a igual representação das famílias selecionadas. No entanto, esta técnica carece de adequação para o caso de as parcelas experimentais não se constituírem de árvores individuais, além de maiores estudos que justifiquem seu emprego, historicamente atrasado pelas dificuldades computacionais que envolvia quando comparada ao esquema seletivo sequencial.

O presente trabalho tem por objetivo o

estabelecimento de critérios genéticos de comparação entre a seleção sequencial e a seleção combinada em testes de progênies de polinização livre (consideradas progênies de meio-irmãos) com mais de uma árvore por parcela.

Para tanto, propõe-se a realização dos seguintes objetivos específicos:

a) Desenvolver expressões para a comparação entre os progressos genéticos esperados pela aplicação dos dois métodos;

b) Desenvolver expressões para a comparação entre os tamanhos efetivos populacionais resultantes da aplicação dos dois métodos;

c) Reunir estimativas de parâmetros populacionais da literatura, em espécies de eucalipto sobre as quais aplicar as comparações;

d) Estimar parâmetros genéticos e fenotípicos visando comparar as consequências da aplicação dos dois métodos de seleção a uma população experimental real de *E. grandis* (Hill) Maiden.

2. REVISÃO

2.1. Melhoramento florestal

O melhoramento florestal vem enfrentando neste século uma série de transformações, desde as resultantes das aplicações e desenvolvimentos da Genética no estudo das árvores e populações florestais até as decorrentes das alterações que a chamada terceira revolução tecnológica impôs ao moderno plantio de essências florestais. Assim, o melhoramento é atividade regular tanto para empresas privadas quanto para órgãos governamentais que atuam no setor.

O problema básico do melhoramento é a identificação de variabilidade e sua utilização no aumento e manutenção da produtividade. Para ZOBEL & TALBERT (1984), os programas de melhoramento consistem basicamente no seguinte:

1-determinar a(s) espécie(s) ou fontes geográficas dentro de uma espécie que possam ser usadas em uma determinada área;

2-determinar a quantidade, a natureza e as causas da variabilidade dentro da espécie;

3-reunir as qualidades desejadas em indivíduos melhorados (ou seja, produzir árvores que contenham

combinações de caracteres desejados);

4-produzir, massivamente, indivíduos selecionados para fins de reflorestamento;

5-desenvolver e manter uma população de base genética suficientemente ampla para garantir progressos futuros em gerações avançadas.

KAGEYAMA (1980) divide esquematicamente o melhoramento florestal em programas de introdução de espécies, testes de procedências e seleção dentro de "populações-base".

WRIGHT (1976) indica ser comum grandes diferenças genéticas expressarem-se em testes de procedências, maiores que as comumente encontradas a nível intra-populacional. Para o melhoramento de populações indica a seguinte sequência de passos:

1-seleção de fenótipos superiores em populações naturais;

2-replicação dos fenótipos superiores selecionados em bancos clonais;

3-recombinação via polinização controlada e

4-ensaios de progênies.

Em geral, estes roteiros são observados pelos melhoradores, sendo necessário adaptá-los às exigências e prazos da atividade reflorestadora bem como ao estágio do conhecimento da Biologia e das tecnologias de propagação das espécies.

Para diversas espécies florestais os

caracteres de crescimento respondem bastante bem à seleção fenotípica e a programas de "pomares de sementes por mudas" ou "clonais" (seleção em um ou ambos os sexos). Isto indica a importante presença da porção aditiva na variabilidade genética total. Esta última também é de elevada magnitude quando comparada à de caracteres componentes da produção em culturas anuais, o que em parte se explica por serem as populações florestais melhoradas bem próximas de suas ancestrais selvagens e estas apresentam grande diversidade intrapopulacional em condições naturais, o contrário do que ocorre com as principais espécies agrícolas. Não obstante, tem-se verificado crescente interesse pela exploração da ação gênica não aditiva (HAMKOONG 1979; ZOBEL & TALBERT 1984).

BROW & MORAN (1981), LOVELESS & HAMRICK (1982) e MORAN, BELL & GRIFFIN (1989) analisam dados isoenzimáticos que indicam altas taxas de heterozigose para espécies florestais, inclusive eucaliptos. Esses resultados são indícios de que uma eficiente exploração da variabilidade genética em eucaliptos deve envolver a exploração mais intensa de padrões heteróticos, como na seleção recorrente interpopulacional e em programas de híbridos. Porém, os ganhos significativos aliados aos menores custos dos pomares de sementes envolvendo matrizes testadas em ensaios de polinização aberta garantem a importância atual da seleção recorrente intrapopulacional, pois o aumento da eficiência dos procedimentos de seleção (e do progresso genético por

ciclo), mesmo que marginal, é sempre economicamente desejável (BURDON 1982).

COTERRIL (1986), falando sobre o melhoramento de eucaliptos na Nova Zelândia, afirma que muito esforço de pesquisa foi concentrado na questão do refinamento dos delineamentos genéticos, mas hoje deve prevalecer a busca de maior eficiência na seleção, podendo se considerar delineamentos mais simples e amplamente adotados em testes de progênies (como progênies de polinização livre) como sendo bastante eficientes.

2.2. Testes de progênies florestais

Os ensaios envolvendo tipos variados de progênies (clonais ou sexuais, de polinização livre ou controlada) desempenham um papel principal no melhoramento de populações, constituindo em geral etapa indispensável de programas de seleção recorrente em espécies florestais.

ALLARD (1971) define testes de progênies como uma "avaliação do genótipo dos progenitores com base no fenótipo de seus descendentes". PATERNIANI e MIRANDA FILHO (1987) observam que o procedimento envolve uma avaliação mais precisa das plantas a serem selecionadas devido à estruturação em famílias, à possibilidade de melhor controle ambiental, à presença de repetições e à maior generalização dos resultados (pela possibilidade de se realizar o teste em vários locais).

Diversos autores (ALLARD 1971; WRIGHT 1976;

KAGEYAMA 1980; QUIJADA 1980; WHITE e HODGE 1989, entre outros) destacam dois objetivos principais para os testes de progênie:

1 - Predizer o valor genético ou medir a capacidade de combinação dos pais . Neste caso, os testes são altamente integrados com os programas de seleção, e geralmente, envolvem o uso de material pré-selecionado;

2 - Estimar parâmetros genéticos e fenotípicos da variabilidade populacional. Para este objetivo o mais adequado é promover ensaios com progênies tiradas ao acaso da população a ser estudada.

KAGEYAMA (1980), em revisão sobre ensaios de progênies florestais, nota que a busca de delineamentos adequados para os testes de progênies encontra condicionantes práticos; desta forma, os testes envolvendo progênies de polinização livre tornaram-se muito populares por serem menos trabalhosos e onerosos que delineamentos mais sofisticados envolvendo polinização controlada. Segundo o autor os mesmos testes que visam avaliar mães para programas de "pomares de sementes" costumam ser aproveitados para a obtenção de estimativas de parâmetros genéticos.

Merece destaque o trabalho pioneiro de estudo de herdabilidade em *Pinus taeda* da "North Carolina State-International Paper Company", iniciado em 1957 e relatado por STONECYPHER et alii (1973), que é um dos poucos testes de progênies de polinização livre montados visando primordialmente estudar os parâmetros genéticos.

2.3. Estimação de parâmetros populacionais

As estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos populacionais são importantes ferramentas para adequar as estratégias de seleção e recombinação às possibilidades de progresso genético no tempo. Desta forma, diferentes processos de estimação e tipos de delineamentos estatístico-genéticos foram propostos na literatura (ver, por exemplo, COMSTOCK & ROBINSON 1948 e COCKERHAM 1963).

O princípio geral desses métodos consiste em identificar que porção da variação se refere a efeitos genéticos (em geral, os previstos para cruzamentos entre indivíduos com grau de parentesco conhecido) e que porção se associa a efeitos ambientais (segundo os métodos usuais da Estatística Experimental); para uma revisão mais detalhada ver KAGEYAMA 1980.

O uso de progênies de polinização livre apresenta ao menos dois problemas na estimação de parâmetros genéticos em eucaliptos, quais sejam:

- 1 - A polinização livre envolve alguma endogamia, geralmente indeterminada e dependente de condições ambientais variadas, fator que dificulta a adequada identificação do grau de parentesco entre os indivíduos testados (NAMKOONG 1966);

Esta questão é rebatida sistematicamente pelos melhoristas pela argumentação de que árvores são, em geral, auto-estéreis ou apresentam forte depressão endogâmica o que

favorece uma seleção precoce contra o aparecimento de indivíduos endogâmicos (ELDRIDGE 1978). Esta argumentação tem se reforçado pelo crescente acúmulo de dados de marcadores moleculares que indicam baixos níveis de endogamia, em especial em pomares de sementes onde há menor heterogeneidade de fecundidade por tamanho e menor endogamia por vizinhança (Van BUIJTENEN 1987; MORAN et alii 1989).

2 - Programas de seleção envolvem, em geral, ensaios de progênies de matrizes selecionadas, o que implica em se identificar uma variabilidade menor e comportamento médio melhor que os populacionais (KAGEYAMA 1980).

TODA (1972) discute as reduções nas variâncias populacionais e mostra que as estimativas de herdabilidade podem permanecer estáveis no caso de reduções proporcionais nas variâncias entre progênies e fenotípica. Porém, só se pode admitir tal efeito para a herdabilidade a nível de médias de parcelas, permanecendo ainda precárias as estimativas que dispomos sobre a herdabilidade na seleção dentro de parcelas (problema que se agrava com medidas tomadas em idades avançadas, onde aumenta a importância de efeitos de competição).

2.4. Seleção entre e dentro de famílias de meio-irmãos (SEDFMI)

LUSH (1947) havia demonstrado ser a seleção familiar mais eficiente sempre que $t < r^2 - (1-r)^2/N$, em que "t" é a relação entre a variância fenotípica entre

médias de famílias de "tamanho infinito" e a variância fenotípica entre indivíduos de diferentes famílias (correlação fenotípica intraclasse) e " r " é a correspondente genética de t (correlação genotípica intraclasse, que vale 0.25 para famílias de meio-irmãos); ou seja, quando a herdabilidade ao nível de médias de famílias for superior à herdabilidade ao nível de plantas individuais.

O esquema da SEDFMI consiste em se tomar as melhores plantas das melhores progênies (PATERNIANI & MIRANDA F^o 1987), tendo significado um marco da Genética Aplicada pelo seu sucesso no melhoramento intrapopulacional de milho.

2.4.1. Seleção sequencial

A especificidade da seleção sequencial reside em ela envolver basicamente uma seleção entre as progênies, estando elas representadas na unidade de recombinação pelas suas melhores plantas (seleção dentro de progênies). Na prática florestal, esta última etapa consiste em selecionar a melhor árvore de cada parcela em que a progênie selecionada esteja representada.

Para o melhoramento florestal, podemos identificar um movimento de transposição e adequação de técnicas de melhoramento originalmente desenvolvidas para culturas anuais; neste sentido o método em questão apresentava uma série de vantagens para ser aplicado aos programas florestais, quais sejam:

1 - a possibilidade de fortes pressões seletivas surgirem em ambos os sexos;

2 - grandes progressos genéticos na constituição dos pomares de sementes clonais;

3 - a familiaridade dos melhoristas com a SEDFMI como aplicada ao melhoramento de milho;

4 - a necessidade de um número relativamente baixo de computações complicadas pois, no limite, se não houver interesse em estimativas genéticas e para intensidades de seleção pré-estabelecidas, o trabalho de cálculo reduz-se ao cômputo das médias aritméticas entre as médias de parcelas para a seleção entre progênies.

2.4.2. Seleção combinada

Este método foi originalmente descrito por LUSH (1947) como uma combinação ótima resultante de se atribuir pesos diferenciados às médias de progênies e ao valor dos indivíduos dentro de progênies. O autor compara a seleção combinada à seleção massal e à familiar quanto aos progressos genéticos esperados por ciclo, chegando a uma série de conclusões, das quais destacamos:

1 - a seleção combinada é sempre superior às demais;

2 - esta superioridade é mais pronunciada nas seguintes situações: a) com " t_s " bastante baixos para moderados valores de " r_s "; b) com " t_s " muito maiores que " r_s ";

3 - com " $t > r$ ", as médias de famílias exercem

papel "negativo" na seleção combinada, sendo mais úteis como indicadores de efeitos ambientais do que preditores apropriados do valor genético aditivo do(s) progenitor(es).

O autor também lembra que a seleção combinada, use ou não um índice racional saído de um teste de progênies, apresenta sempre forte apelo intuitivo para os melhoradores em situações onde os indivíduos têm elevado valor econômico e a precisão da seleção é aspecto limitante.

Esse é o caso do melhoramento florestal, onde ocorrem situações em que árvores que chamam a atenção do melhorista devem ser desprezadas por imposição do método.

ZOBEL e TALBERT (1984) consideram o método da seleção combinada um refinamento da seleção sequencial, mais adequado a programas "operacionais" por explorar mais intensamente a variância genética aditiva.

Para WHITE e HODGE (1989) o processo de seleção artificial consiste em predizer o valor genético aditivo de cada indivíduo da população considerada e, então, mantê-lo ou descartá-lo com base nesta predição. A informação de fenótipos de parentes aparece como uma das formas de se melhorar a predição.

Sobre a discussão do tipo de família a empregar NAMKOONG (1979), COTERRIL (1986), WHITE e HODGE (1989), entre outros, avaliam que um bom trabalho de seleção é possível com o emprego de um só tipo de família, pois a melhoria na qualidade das predições com o uso de vários tipos de famílias (como dialelos parciais) não compensa o

esforço adicional na sua obtenção.

2.5. Índices de seleção

Segundo BACKER (1986) os índices de seleção aparecem pela primeira vez na literatura com SMITH (1936), relacionados à seleção simultânea para diferentes caracteres de distribuição supostamente multinormal aos quais se ajuste uma função discriminante segundo a importância relativa de cada um. O "índice ótimo" ("optimum index") foi proposto por SMITH (1936) como uma função linear dos valores fenotípicos onde os pesos associados a cada caráter são escolhidos de modo a maximizar a correlação entre os valores genéticos aditivos e o índice.

HAZEL (1943) descreve as características de um tal índice e compara sua eficiência à seleção simultânea truncada para cada caráter ("independent culling") e à seleção para um caráter de cada vez ("tandem selection"), concluindo ser o uso do índice mais eficiente que os demais métodos. O autor mostrou serem básicas para o desenvolvimento dos índices as seguintes estimativas:

- 1 - herdabilidades para cada caráter;
- 2 - variâncias genéticas aditivas e fenotípicas para cada caráter;
- 3 - covariâncias genéticas aditivas e fenotípicas para cada par de caracteres.

Os problemas com o emprego dos índices ótimos decorriam da necessidade desse volume de estimativas, grande

número de cálculos envolvidos, pouca possibilidade de generalização dos resultados, além dos problemas de estimação do valor econômico relativo dos caracteres. Estes problemas não impediram o uso de índices empíricos em programas de melhoramento de diversas espécies.

Os índices envolvendo efeitos genéticos fixos no melhoramento de um só caráter aparecem na literatura com o trabalho de LUSH (1947), que compara as seleções familiar, massal e combinada entre e dentro de progênies de diferentes graus de parentesco, especialmente nos aspectos aplicáveis ao melhoramento animal.

O problema de se limitar a resposta de alguns caracteres incluídos num índice gerou os chamados "índices restritos" ("restricted selection index"), aperfeiçoados por diversos autores como KEMPTHORNE & NORDSKOG (1959), TALLIS (1962), HARVILLE (1975) e TAI (1977).

WILLIAMS (1962) sugeriu o uso dos "índices base" ("base index"), exclusivamente baseados no valor econômico dos caracteres, que segundo o autor teriam eficiência próxima dos "índices ótimos" para caracteres fracamente correlacionados e, em especial, se a variabilidade genética representar um reflexo da importância relativa do caráter, o que não é o caso dos caracteres de crescimento em espécies florestais.

HANSON & JOHNSON (1957) sugeriram combinar informações de grupos de experimentos de um mesmo programa e utilizá-los nos chamados "índices gerais" ("general

selection index"), baseados em matrizes de estimativas médias de variâncias e covariâncias genotípicas e fenotípicas ponderadas pelas condições experimentais de modo a que se obtivessem estimativas finais válidas para os diferentes ambientes.

Um outro enfoque interessante é o de BURDON (1982), que apresenta um índice para a seleção combinada envolvendo, além dos efeitos genéticos, efeitos experimentais ostensivamente não-genéticos (médias de repetições e parcelas experimentais). O autor destaca a existência de uma gama de desenvolvimentos da teoria dos índices que ainda não são operacionais (à época) para os programas de melhoramento florestal, dos quais destaca o uso dos BLPs ("best linear predictors") e BLUPs ("best linear unbiased predictors"), desenvolvidos por HENDERSON (1975 e 1977) e THOMPSON (1979) para situações do melhoramento animal.

Estes "índices" permitem a predição dos valores genéticos corrigindo as principais fontes de desbalanceamento experimental (número de indivíduos por parcela ou por progênie, número de repetições por local, etc.) através do uso de diferentes vetores de coeficientes para os dados que se apresentarem desbalanceados.

Para o caso de pequenos desbalanceamentos, os "índices ótimos" são bons o bastante e operacionalmente mais simples que os BLPs. Assim, com uma ANOVA ao nível de médias de parcelas, pequenas diferenças de representação dos

tratamentos, homogeneidade das variâncias dentro de parcelas e um só local de experimentação, o "índice ótimo" reduz-se a um caso particular dos BLPs onde um só conjunto de coeficientes é aplicável a todos os candidatos (WHITE e HODGE 1989).

2.5.1. Índices e a seleção em um só caráter

BACKER (1986) relaciona três usos principais dos índices no melhoramento de um só caráter:

1 - o uso de dados de caracteres correlacionados visando resposta em um só caráter chave;

2 - o uso de informações dos mesmos genótipos medidas sucessivamente em duas épocas ("multistage selection") e

3 - o uso de informações de parentes ou estruturas familiares.

LUSH (1947), LERNER (1958) e FALCONER (1987), entre outros, descrevem as vantagens da seleção combinada ponderando medidas dos indivíduos e das médias de famílias apresentando expressões para o progresso a partir de um índice que é em essência um "índice ótimo" para um só caráter.

Evitar as complicações decorrentes da combinação de diversos caracteres no índice é bastante adequado quando o objetivo é o estudo da eficiência relativa de métodos de seleção diferentes, o mesmo sendo válido para a não inclusão de efeitos ostensivamente não-genéticos.

Deve-se, porém, lembrar que hoje os índices podem combinar grande número de informações genéticas, ambientais e econômicas e, em que pese suas suposições, representam um dos mais expressivos impactos da Genética Quantitativa no Melhoramento Florestal (Van BUIJTENEN 1987).

2.5.2. Construção dos índices

Para a obtenção dos coeficientes dos índices pode-se empregar técnicas de regressões e correlações múltiplas, como "path analysis" (LUSH 1947, LERNER 1958), ou empregar os modelos lineares e suas generalizações matriciais (BACKER 1986, WHITE & HODGE 1989), que é o procedimento mais difundido. Os coeficientes dos índices são os que maximizam a correlação entre o valor aditivo e o índice (seu estimador) ou, de outra forma, os que minimizem a variância do erro dos valores genéticos aditivos estimados (WHITE & HODGE 1989).

O número de computações necessárias para a estimação dos índices clássicos é bem menor que para o uso dos BLPs, além de serem pequenas as modificações operacionais introduzidas pela seleção combinada com relação à seleção sequencial, o que deve minimizar a resistência ao seu emprego por parte dos melhoradores.

2.6. Comparações entre métodos de melhoramento

Para a comparação entre diversos métodos de melhoramento devem ser averiguadas, em primeiro plano, as

propriedades intrínsecas de cada um; estas, basicamente focalizam o progresso genético esperado e o tamanho efetivo populacional resultantes do processo seletivo. Como critérios adicionais de comparação devem ser ponderados os aspectos operacionais e econômicos, os quais devem ser ajustados no sentido de maximização da eficiência da seleção em relação às circunstâncias de sua execução.

2.6.1. Progresso genético esperado (Gs)

O Progresso Genético Esperado na seleção pode ser expresso pela variação do valor genético médio da população após um ciclo de seleção, ou seja, em termos de regressão, como uma fração (herdabilidade) do diferencial de seleção (superioridade fenotípica média dos indivíduos selecionados sobre a população).

O uso prático destes parâmetros, em especial para fins de comparação, é bastante simplificado pelo uso do diferencial de seleção estandardizado "k" (que é o diferencial de seleção expresso em unidades do desvio padrão fenotípico) e também pela decomposição da herdabilidade segundo o processo de seleção a ser adotado, o que permite ser ela expressa em termos de variâncias genéticas e fenotípicas estimáveis pelos delineamentos estatístico-genéticos usuais (VENCOVSKY 1987).

O emprego do quociente entre as expressões de progresso (eficiência relativa de um método sobre outro) torna-se também critério potencialmente elucidativo sobre

quais as variáveis de campo ou parâmetros populacionais que regem a eficiência, podendo acarretar grande simplificação para a tomada prévia de decisão dos melhoradores sobre um ou outro método.

As referências encontradas na literatura para espécies de pinus e de eucaliptos dizem respeito apenas ao progresso esperado pelo método da seleção combinada em parcelas de plantas individuais, sendo, no entanto, bastante estabelecida sua superioridade teórica, como demonstram as tabelas 2.1 (abaixo) e 2.2 (pg. 21).

Tabela 2.1: Progresso esperado teórico em relação à seleção massal (=1.00) para a sel. familiar e combinada

h_i^2	SEL. FAMILIAL		SEL. COMBINADA	
	50 árvores	100 árvores	50 árvores	100 árvores
0.01	177	230	191	242
0.02	168	210	183	222
0.05	148	172	164	187
0.10	125	134	148	157
0.20	101	102	124	131
0.30	087	089	116	118

NOTA: dados apresentados por WHITE (1976) para espécies de pinus, a partir de expressões de LERNER para o melhoramento animal

Além disso, um levantamento preliminar sobre os progressos esperados pelos dois métodos, em estimativas para a seleção sequencial em espécies do gênero *Eucaliptus* (que consiste parte do corpo deste trabalho), indicou a possibilidade de maiores ganhos médios sob seleção combinada que sob seleção sequencial (tabela 2.3).

Tabela 2.2: Progresso genético esperado por década na seleção combinada para progênies MI e sua eficiência com relação a progênies IG (IG = 1.00)

	h_i^2						
	0.05	0.10	0.15	0.20	0.25	0.30	0.40
Gs(MI)	0.19	0.32	0.43	0.53	0.62	0.72	0.90
EF(IG)	0.49	0.54	0.58	0.61	0.63	0.65	0.68

nota: progresso absoluto em unidades de desvio padrão do caráter selecionado (fonte: Coterril, 1986).

Tabela 2.3: $\bar{G}_s$ sob seleção sequencial e combinada

	SEL. SEQUENCIAL	SEL. COMBINADA
DAP	17.7%	21.6%
H	14.8%	17.8%
V	16.5%	20.0%

nota: levantamento prévio, dados de diversos autores para espécies de eucaliptos no Brasil.

2.6.2. Tamanho efetivo populacional (N_e)

Uma importante característica das populações finitas é apresentarem um decréscimo da heterozigose (efeito de endogamia) e uma oscilação em suas frequências gênicas (efeito de variância) ao longo das gerações (CROW & KIMURA 1970).

WRIGHT (1931) introduziu o conceito de Tamanho Efetivo Populacional como o tamanho de uma população ideal (panmítica) que sofre os mesmos efeitos de endogamia e, ou, de variância que uma dada população real (com sistema de acasalamentos conhecido) ao longo das gerações.

Segundo CROW & KIMURA (1970), embora Wright tenha usado os conceitos de tamanho efetivo resultante de um ou outro efeito indistintamente, para diversos sistemas particulares de acasalamento e formas de amostragem populacional podemos obter números muito diferentes para o N_{e_i} (resultante do efeito de endogamia) e o N_{e_v} (resultante do efeito de variância). Assim, o N_{e_i} relaciona-se ao número de indivíduos que originarão a próxima geração, enquanto que o N_{e_v} relaciona-se aos números da geração filial, pois se por um lado a probabilidade de os alelos serem idênticos por descendência depende do número de ancestrais, a perda casual de alelos depende da variância amostral, que é função do número de indivíduos na geração filial (tamanho da amostra). Na avaliação das consequências do processo seletivo o N_{e_v} aparece portanto como o mais útil.

ROBERTSON (1961) propôs a obtenção "a priori"

do N_e sob seleção artificial baseado no conhecimento prévio das vantagens seletivas, que no caso da seleção combinada trariam reflexo direto no número de indivíduos selecionados por progênie. Para CROW e KIMURA (1970) pode-se dar uma interpretação endogâmica para a idéia de Robertson, que foi posteriormente estendida por NEI e MURATA (1966) para o caso da fertilidade ser herdável, onde as expressões apresentadas demonstram que o N_e decresce com o aumento da herdabilidade da viabilidade adaptativa ("fitness").

Recentemente o enfoque de Robertson vem sendo aplicado à questão da montagem de pomares de sementes com contribuições desiguais de matrizes cujos valores genéticos foram determinados em testes de progênies prévios (KANG e NAMKOONG 1987 e KANG 1989).

CROW e KIMURA (1970) apresentam expressões para o N_e envolvendo o fator chave $s_k^2/\bar{k}$ (a variância dividida pela média do número de gametas com que os indivíduos contribuirão para a formação da próxima geração), variável a ser extraída do processo real de amostragem da seleção.

VENCOVSKY (1978) desenvolveu diversas expressões que permitem a observação dos N_e resultantes de esquemas usuais de seleção, baseadas em desenvolvimentos das expressões de CROW e KIMURA (1970), especialmente no que se refere ao aspecto problemático do cálculo da $s_k^2/\bar{k}$.

Na comparação entre a seleção sequencial e a seleção combinada devemos notar que a primeira apresenta um

comportamento previsível do N_e baseado no número de progênies e de árvores por progênie que serão selecionados. No caso da seleção combinada há ainda a variação no número de plantas selecionadas por progênie. Espera-se que a seleção combinada produza N_e s maiores que a sequencial quando a importância relativa da adição de novas progênies selecionadas for maior que o aumento da variância entre as progênies, e vice versa (ROBERTSON 1961).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material próprio

As progênies de polinização livre para a instalação do experimento integraram um ensaio cujos dados foram gentilmente cedidos pela Duraflora S.A.; foram obtidas de matrizes selecionadas fenotipicamente de uma população de *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden estabelecida com sementes provenientes de Coffs Harbour - (N.S.W. - Austrália). As sementes da população original foram plantadas no Horto Santa Maria, no município de Salto - SP, sendo a seleção das matrizes e o plantio dos ensaios realizados em 1979.

Foram incluídas nos ensaios três testemunhas comerciais, quais sejam: T01, procedente de Itabira - MG; T02, procedente de Área de Produção de Sementes, Salto - SP e T03, procedente de Área de Coleta de Sementes, Salto - SP.

Os testes foram plantados em solo classe Latossol Vermelho-Amarelo fase orto. A caracterização dos locais de origem das sementes, de estabelecimento da população base e dos ensaios é especificada na tabela 3.1 a seguir:

Tabela 3.1: Caracterização dos locais

LOCAL	Latitude	Longitude	Altitude
ORIGEM:			
COFFS HARBOUR	30°00'S	152°55'E	90m
POP. BASE e			
TESTES de			
PROGENIE:	23°09'S	47°03'W	700m
SALTO			

3.2. Material da literatura

Foram extraídas da literatura estimativas de parâmetros populacionais a partir de testes de progênies de polinização livre envolvendo espécies do gênero *Eucalyptus*. Somente foram consideradas as estimativas que permitissem uma comparação pertinente entre a seleção sequencial e a seleção combinada. As estimativas extraídas são as que se seguem:

GORGULHO (1990): A espécie empregada foi *E. pyrocarpa*, os dados envolviam análise conjunta para três espaçamentos (2.0x1.5 , 3.0x1.5 e 3.0x2.0 metros), considerados efeitos fixos. As proporções de árvores selecionadas a serem empregadas na estimação dos ganhos para estes dados são: entre= 20% , dentro= 20% (combinada= 4%).

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
1	DAP82meses	100	3	5	9.290	1.143	1.845	8.843
2	DAP82meses	100	3	5	10.970	1.302	2.046	9.716
3	DAP82meses	100	3	5	12.450	1.294	2.282	8.386
4	DAP82meses	100	9	5	10.903	1.221	2.251	8.982
5	H82meses	100	3	5	12.980	1.441	2.064	6.326
6	H82meses	100	3	5	14.040	1.306	1.913	5.649
7	H82meses	100	3	5	15.440	0.914	1.589	4.874
8	H82meses	100	9	5	14.155	1.143	2.070	5.616

IKEMORI (1990): A espécie empregada foi *E. grandis*, as observações referem-se a quatro experimentos diferentes avaliados aos 6 e 12 meses. As proporções de árvores selecionadas são: entre = 20% e dentro = 20% (para os dois primeiros experimentos) e dentro = 25% (para os dois restantes).

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
9	DAP12meses	30	3	5	3.60	0.678	0.9417	3.228
10	DAP12meses	28	3	5	4.04	0.456	0.5772	1.841
11	DAP12meses	10	3	4	3.30	0.332	0.5724	2.610
12	DAP12meses	10	3	4	1.91	0.066	0.1269	0.724
13	H6meses	30	3	5	1.34	0.006	0.0182	0.039
14	H6meses	28	3	5	1.84	0.026	0.0329	0.128
15	H6meses	10	3	4	1.78	0.041	0.0953	0.422
16	H6meses	10	3	4	1.10	0.002	0.0154	0.069
17	H12meses	30	3	5	4.40	0.237	0.3038	0.793
18	H12meses	28	3	5	4.93	0.352	0.4400	1.253
19	H12meses	10	3	4	4.10	0.211	0.3836	1.687
20	H12meses	10	3	4	2.64	0.025	0.1136	0.656

KAGEYAMA (1980): A espécie estudada foi *E. grandis*. Os dados referem-se a observações de altura e DAP aos 24 meses tomadas em cinco locais além da análise conjunta para locais. Proporções de árvores selecionadas: entre = 30% e dentro = 10%.

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
21	DAP24meses	49	3	10	8.13	0.3300	0.70064	5.8263
22	DAP24meses	49	3	10	9.36	0.0657	0.24424	1.3679
23	DAP24meses	49	3	10	8.35	0.1082	0.39779	2.8990
24	DAP24meses	49	3	10	7.75	0.0999	0.46037	3.7271
25	DAP24meses	49	3	10	10.75	0.2558	0.53966	5.2379
26	DAP24meses	49	15	10	8.97	0.0543	0.13782	3.8116
27	H24meses	49	3	10	10.38	0.1268	0.44181	4.2532
28	H24meses	49	3	10	13.55	0.2475	0.44918	2.3979
29	H24meses	49	3	10	11.60	0.1224	0.37662	1.6805
30	H24meses	49	3	10	10.55	0.4129	0.86926	2.5988
31	H24meses	49	3	10	14.32	0.3223	0.68429	4.3430
32	H24meses	49	15	10	12.23	0.0975	0.19231	3.0547

KIKUTI (1989): A espécie estudada foi *E. grandis*. Os dados referem-se a observações provenientes de testes envolvendo progênies de matrizes selecionadas e de matrizes tiradas ao acaso da população, ambas na idade de 30 meses. As proporções de árvores selecionadas foram: entre= 20% e dentro= 10%.

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
33	H30meses	45	3	10	16.38	0.2182	0.32036	2.9879
34	H30meses	36	3	10	16.16	0.0607	0.16406	3.0649

PATINO VALERA (1986): A espécie estudada foi *E. saligna*. Os dados são referentes a dois espaçamentos (3.0x1.0 e 3.0x2.0 metros), nas idades de 26 e 32 meses, bem como à análise conjunta para espaçamentos. As proporções de árvores selecionadas são: entre = 20% e dentro = 10%.

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
35	DAP20meses	169	4	10	6.69	0.0795	0.169	2.557
36	DAP20meses	169	4	10	7.03	0.1471	0.253	2.705
37	DAP20meses	169	8	10	6.86	0.1181	0.171	2.631
38	DAP32meses	169	4	10	7.36	0.1071	0.223	3.602
39	DAP32meses	169	4	10	7.94	0.1995	0.347	3.900
40	DAP32meses	169	8	10	7.65	0.1681	0.240	3.751
41	H20meses	169	4	10	10.18	0.1425	0.290	2.158
42	H20meses	169	4	10	9.78	0.1991	0.341	1.990
43	H20meses	169	8	10	9.98	0.1883	0.257	2.074
44	H32meses	169	4	10	10.71	0.1153	0.264	2.636
45	H32meses	169	4	10	10.53	0.2385	0.402	2.549
46	H32meses	169	8	10	10.62	0.2240	0.306	2.593
47	V20meses	169	4	10	40.63	12.8000	32.917	428.700
48	V20meses	169	4	10	43.21	20.5000	47.205	472.200
49	V20meses	169	8	10	41.90	20.8200	46.414	450.500
50	V32meses	169	4	10	52.39	22.3000	55.612	796.500
51	V32meses	169	4	10	59.82	37.9000	89.677	957.100
52	V32meses	169	8	10	56.10	36.5000	105.588	877.000

PINTO Jr. (1984): O estudo envolveu quatro procedências de *E. urophylla* da ilha Flores, quais sejam: Ilegele, Ilimandiri, Londangwang e Lewotobi, em quatro locais diferentes, avaliadas às idades de 6 , 12 , 24 e 36 meses. As proporções de árvores a serem selecionadas são: entre = 30% e dentro = 20%.

Procedência: Ilegele

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
53	DAP24meses	8	3	10	9.23	0.0322	0.25218	5.2095
54	DAP24meses	8	3	10	9.91	0.1786	0.29363	3.4508
55	DAP24meses	8	3	10	4.85	0.1231	0.20094	1.7693
56	DAP36meses	8	3	10	11.65	0.2033	0.41219	6.2666
57	DAP36meses	8	3	10	6.81	0.5914	0.70625	3.4455
58	H36meses	8	3	10	13.81	0.0729	0.56563	0.5638

Procedência: Ilimandiri

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
59	DAP24meses	11	3	10	8.57	0.7123	1.28104	4.1032
60	DAP24meses	11	3	10	9.19	0.4968	0.63980	4.1360
61	DAP24meses	11	3	10	6.41	0.6143	0.71972	3.1625
62	DAP24meses	11	3	10	4.39	0.2518	0.34843	1.9549
63	DAP36meses	11	3	10	10.19	0.8865	2.08594	8.8492
64	DAP36meses	11	3	10	10.94	0.5560	0.88265	6.8025
65	DAP36meses	11	3	10	8.07	1.0668	1.29455	6.5405
66	DAP36meses	11	3	10	5.94	0.4112	1.66330	3.8961
67	H6meses	11	3	10	1.40	0.0136	0.02496	0.1239
68	H12meses	11	3	10	3.80	0.0646	0.14399	0.6947
69	H24meses	11	3	10	10.50	0.1879	0.74381	2.5014
70	H24meses	11	3	10	6.31	0.1209	0.55081	1.8774
71	H24meses	11	3	10	4.44	0.1267	0.21102	1.3677
72	H36meses	11	3	10	14.61	0.8388	1.16321	6.0992
73	H36meses	11	3	10	9.22	0.1780	1.20749	4.1058
74	H36meses	11	3	10	5.87	0.2001	0.34554	2.2692

Procedência: Londangwuang

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
75	DAP24meses	9	3	10	9.03	0.1321	0.55453	4.4729
76	DAP24meses	9	3	10	9.42	0.4285	0.59549	5.0098
77	DAP24meses	9	3	10	6.27	0.0429	0.20854	2.4022
78	DAP24meses	9	3	10	4.39	0.1350	0.22321	1.7184
79	DAP30meses	9	3	10	11.14	0.7777	1.03218	7.6344
80	DAP30meses	9	3	10	7.97	0.1583	0.44109	5.2907
81	DAP30meses	9	3	10	5.83	0.2658	0.44971	2.9874
82	H0meses	9	3	10	1.45	0.0149	0.01843	0.1058
83	H12meses	9	3	10	4.76	0.2073	0.29401	1.1273
84	H12meses	9	3	10	5.46	0.1550	0.19740	1.2719
85	H12meses	9	3	10	3.74	0.0464	0.08730	0.7949
86	H12meses	9	3	10	1.90	0.0123	0.02720	0.1656
87	H24meses	9	3	10	9.90	0.1738	0.45952	2.7425
88	H24meses	9	3	10	10.60	0.4492	0.58134	3.9643
89	H24meses	9	3	10	6.27	0.0206	0.17716	2.0917
90	H24meses	9	3	10	4.47	0.2277	0.27406	1.3907
91	H30meses	9	3	10	14.81	1.0133	1.27203	7.7619
92	H30meses	9	3	10	9.17	0.2010	0.42007	3.3030
93	H30meses	9	3	10	5.66	0.3235	0.42962	2.3775

Procedência: Lewotobi

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
94	DAP24meses	14	3	10	9.85	0.1492	0.29449	3.6986
95	DAP24meses	14	3	10	6.51	0.0992	0.27808	2.8224
96	DAP24meses	14	3	10	4.42	0.1308	0.19206	1.8379
97	DAP30meses	14	3	10	11.74	0.3402	0.56066	6.6138
98	DAP30meses	14	3	10	8.28	0.1297	0.43288	5.7754
99	DAP30meses	14	3	10	5.82	0.2638	0.37308	3.2783
100	H0meses	14	3	10	1.42	0.0045	0.01057	0.1041
101	H12meses	14	3	10	4.74	0.0009	0.08659	1.1088
102	H12meses	14	3	10	5.75	0.0003	0.06077	0.9693
103	H12meses	14	3	10	4.01	0.0389	0.11281	0.6733
104	H12meses	14	3	10	2.04	0.0200	0.02879	0.1929
105	H24meses	14	3	10	9.99	0.0413	0.21524	2.4513
106	H24meses	14	3	10	10.95	0.0956	0.21448	2.2805
107	H24meses	14	3	10	6.63	0.2381	0.36604	1.8813
108	H24meses	14	3	10	4.66	0.0200	0.06930	1.4079
109	H30meses	14	3	10	13.21	0.0826	0.54351	7.7953
110	H30meses	14	3	10	15.28	0.2050	0.58242	5.9916
111	H30meses	14	3	10	9.61	0.4619	0.76812	3.8823
112	H30meses	14	3	10	5.78	0.3231	0.39863	2.2658

SILVA (1990): Análise envolvendo três espaçamentos (3.0x1.5, 3.0x2.0 e 3.0x3.3 metros), aos 27 meses. O efeito de espaçamentos foi considerado aleatório na análise conjunta. As proporções de árvores a serem selecionadas são: entre = 30% e dentro = 10%.

EST	CARÁTER	p	b	n	Média	Vp	Vy	Vd
113	DAP27meses	17	8	10	5.2500	0.1032	0.1266	0.42
114	DAP27meses	17	8	10	5.5000	0.0951	0.1128	0.73
115	DAP27meses	17	8	10	5.7700	0.1199	0.1549	0.57
116	DAP27meses	17	24	10	5.5067	0.0416	0.0505	0.37
117	H27meses	17	8	10	6.0100	0.2896	0.3373	0.93
118	H27meses	17	8	10	5.9300	0.3234	0.3619	1.18
119	H27meses	17	8	10	6.1400	0.2966	0.3524	0.92
120	H27meses	17	24	10	6.0267	0.2895	0.3044	0.97

3.3. Métodos

3.3.1. Instalação dos ensaios

(material próprio)

O experimento foi instalado num delineamento em látice triplo 10x10, triplicado. Os tratamentos consistiam de 97 progênies (assumidas como sendo de meio-irmãos) e 3 testemunhas. As parcelas, lineares, de 10 árvores, plantadas no espaçamento de 3,0 x 1,5m.

3.3.2. Coleta de dados

Os ensaios foram avaliados no campo aos três e aos sete anos de idade, os caracteres medidos foram a altura (H), o diâmetro à altura do peito (DAP), o volume cilíndrico (V), além de notas referentes a doenças, falhas, bifurcações

e forma. Nesse estudo interessavam apenas as características de crescimento para fins de comparação com os dados da literatura.

Levantamentos preliminares indicavam que:

a) aos 6 meses de idade a melhor progênie apresentava altura de 5,02m e a pior de 3,50m;

b) aos 12 meses de idade as progênies apresentavam os seguintes valores de altura:

Hmédia	8,67 m,
H _{pior}	7,33 m,
H _{melhor}	9,88 m,
H-T01(Itabira)	7,39 m,
H-T02(APS-Salto)	9,41 m,
H-T03(ACS-Salto)	8,41 m;

c) aos dois anos de idade o teste apresentou os seguintes dados dendrométricos:

Tabela 3.2: Dados dendrométricos aos dois anos:

CARÁTER	MÉDIA	T01	T02	T03
% de falhas	9,5	21,6	4,1	21,8
DAP (cm)	8,1	6,4	8,6	7,9
H (m)	14,2	11,8	14,7	13,9
V (m ³ /ha)	166	81	199	141

A equação volumétrica utilizada foi a correspondente ao volume sólido sem casca (m^3 por árvore):

$$V = (0,033461 \times (DAP^2 \times H)^{0,98928}) / 1000.$$

Em árvores bifurcadas ou trifurcadas, o DAP e a H foram medidos como a média das hastes, enquanto que o V foi medido como a soma dos V das hastes.

3.3.3. Análise estatística

Devido a erros de implantação do ensaio (número desigual de repetições de pares de progênies nos planos básicos) houve um desbalanceamento do látice, sendo então necessário se proceder a uma análise seguindo o modelo de blocos ao acaso. A eficiência do látice foi monitorada pela amostragem de látices simples entre as repetições que não se apresentavam desbalanceadas.

O modelo empregado na análise estatística foi:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + b_j + e_{ij} + d_{k(ij)} \quad (\text{COCHRAN e COX 1957}).$$

Inicialmente, procedeu-se à Análise da Variância ao nível de médias de parcelas, sendo a variância dentro de parcelas calculada posteriormente pela média das variâncias dentro de parcelas ponderadas pelos seus respectivos graus de liberdade (KAGEYAMA 1980).

Posteriormente efetuou-se o desmembramento dos tratamentos em progênies, testemunhas e contraste entre as fontes, conforme a tabela 3.3. Para as análises foi utilizado o pacote estatístico SAS (SAS 1987).

Tabela 3.3: Análise da variância

F.V.	g.l.	QM	ECQM d nível de médias
REPETIÇÕES	r-1		
TRATAMENTOS	99		
-Progenies	96	Qp	$(1/\bar{n}) \sigma_d^2 + \sigma_e^2 + r \sigma_p^2$
-Testemunhas	2		
-Prog. vs. Test.	1		
RESÍDUO	792	Qe	$(1/\bar{n}) \sigma_d^2 + \sigma_e^2$
DENTRO	8095	Qd	σ_d^2

nota: em que r é o número de repetições (3 aos 3 anos e 9 aos 7 anos), $\bar{n}$ é a média harmônica do número de árvores por parcela, e os demais quadrados médios e suas esperanças são irrelevantes para as estimativas que se procurava.

3.3.4. Estimação dos parâmetros genéticos

As estimativas de variâncias genéticas e fenotípicas foram extraídas de operações diretas com os quadrados médios, baseadas em suas esperanças para o delineamento em blocos ao acaso, conforme VENCOVSKY (1987). As expressões correspondentes encontram-se na tabela 3.4. As estimativas dos erros associados às estimativas de variâncias e herdabilidades foram obtidas segundo VELLO e VENCOVSKY (1974) e encontram-se no apêndice 3.

As estimativas de variâncias genéticas e fenotípicas são as que se seguem:

Tabela 3.4: Estimativas de variâncias

Parâmetro	Estimativa
σ_p^2	$(Qp - Qe)/r$
σ_a^2	$4 \times Qp$
σ_y^2	Qp/r
σ_e^2	$Qe - (Qd/\bar{n})$
σ_d^2	Qd
σ_f^2	$\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_e^2 + \hat{\sigma}_d^2$

Os coeficientes de herdabilidade para a seleção entre médias de progênies de meio-irmãos, seleção entre árvores individuais e seleção dentro de parcelas são, respectivamente:

$$h_m^2 = \sigma_p^2 / \sigma_y^2$$

$$h_i^2 = \sigma_a^2 / \sigma_f^2$$

$$h_d^2 = 3 \sigma_p^2 / \sigma_d^2 \quad (\text{VENCOVSKY 1987}).$$

Os coeficientes de variação experimental (ao nível de médias) e os coeficientes de variação genéticos foram obtidos segundo VENCOVSKY (1987).

O progresso esperado na seleção entre e dentro de famílias de meio-irmãos, para ambos os sexos, considerando que as árvores selecionadas darão origem a um pomar de sementes clonal, foi calculado da seguinte forma:

a) Seleção sequencial:

$$G_{se} = k_e \frac{\sigma_p^2}{\sigma_y^2} + 3 k_d \frac{\sigma_p^2}{\sigma_d^2} \quad (\text{KAGEYAMA 1980}).$$

b) Seleção combinada:

$$G_{sc} = k_c \sigma_I \quad (\text{NAMKOONG 1979}).$$

3.3.5. Descrição da seleção combinada

A seleção combinada é uma forma de seleção individual com base num índice preditor dos valores genéticos individuais. O índice, para uma árvore "k", pertencente à repetição "j" da progênie "i", assume a seguinte forma:

$$I_{ijk} = b_e (\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...}) + b_d (Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij.})$$

Para um tal índice pode ser demonstrado (ver Apêndice 1) que:

$$b_e = \left[\frac{1 + 0.25(nb-1)}{nb} \right] \frac{\sigma_a^2}{\sigma_y^2} \quad 1$$

(CRUZ e VENCovsky, 1990)

$$b_d = 0.75 \frac{\sigma_a^2}{\sigma_d^2}$$

Para fins de seleção, é mais simples ranquear as plantas pelo seguinte índice equivalente:

$$I'_{ijk} = \bar{Y}_{i..} + q (Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij.})$$

em que $q = (b_d/b_e)$ indica o peso relativo dado à seleção dentro de parcelas quando comparado à seleção entre médias de progênies. Para o caso de progênies **mi**:

¹ CRUZ, C.D. e VENCovsky, R. (ESALQ/USP, Piracicaba, SP). Comunicação pessoal, 1990.

$$q = \left[\frac{3nb}{3 + nb} \right] \frac{\sigma_y^2}{\sigma_d^2}$$

O Progresso Genético esperado para a seleção combinada é dado pela expressão (ver Apêndice 1):

$$G_{sc} = k_c \sigma_d^2 \sqrt{\left(\frac{n-1}{n} \right) \frac{0.5625}{\sigma_d^2} + \left(\frac{p-1}{p} \right) \left[\frac{1 + 0.25(nb-1)}{nb} \right]^2 \frac{1}{\sigma_y^2}}$$

Foi também examinada a eficiência relativa da seleção combinada sobre a sequencial, que é medida pela relação entre os progressos esperados pelos dois esquemas seletivos, ou seja:

$$EF = \frac{G_s \text{ para a sel. combinada}}{G_s \text{ para a sel. sequencial}}$$

3.3.6. Tamanho efetivo populacional

O tamanho efetivo populacional foi calculado segundo as expressões apresentadas por CROW & KIMURA (1970) e levando-se em consideração os desdobramentos apresentados por VENCovsky (1976 e 1978) para o cálculo das contribuições gaméticas para a geração seguinte ($s_k^2/\bar{k}$). Assim:

$$N_e = \frac{2 N_t}{(s_k^2/\bar{k})(1-\alpha) + (1+\alpha)} \quad \text{CROW \& KIMURA (1970).}$$

Os diferenciais de seleção estandardizados foram extraídos da tabela XX de FISHER & YATES (1971) para seleção em amostras menores que 50 e de VENCovsky (1987) para amostras maiores que 50.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Eficiência da seleção combinada em relação à seleção sequencial

4.1.1. Estudo da eficiência relativa (EF)

O Progresso Genético esperado para a seleção combinada é dado pela expressão (ver Apêndice 1):

$$G_{sc} = k_c \sigma_a^2 \sqrt{\left(\frac{n-1}{n}\right) \frac{0.5625}{\sigma_d^2} + \left(\frac{p-1}{p}\right) \left[\frac{1 + 0.25(nb-1)}{nb}\right]^2 \frac{1}{\sigma_y^2}}$$

A eficiência relativa é medida pela relação entre os progressos esperados pelos dois esquemas seletivos, relação que, após algumas simplificações (ver Apêndice 1), pode ser reduzida a uma função da relação entre as variâncias fenotípicas entre médias e dentro de parcelas, sendo a variância aditiva cancelada da comparação e todas as outras variáveis experimentais decorrentes de suposições prévias e, ou, das dimensões do ensaio, (não inerentes à população):

$$EF = \frac{4 k_c \sqrt{\left(\frac{p-1}{p}\right) \left[\frac{1 + 0.25(nb-1)}{nb}\right]^2 + \left(\frac{n-1}{n}\right) 0.5625 (Z^2)}}{k_e + 3 k_d (Z)}$$

onde $Z^2 = (\sigma_y^2 / \sigma_d^2)$ é o único parâmetro populacional, sendo os demais constantes para cada ensaio particular.

À primeira vista não é clara a relação entre as variâncias que otimiza a eficiência. Uma análise exploratória utilizando o material da literatura (ver tabelas 4.1 a 4.7, pg. 48 em diante) apresentou poucas tendências regulares, das quais se destacam as correlações negativas entre valores da eficiência e h_m^2 e positivas entre a eficiência e os valores de CV%. No entanto, as tendências foram pouco consistentes devido, entre outras coisas, à pouca padronização dos ensaios (mesmo sendo h_m^2 a estimativa de herdabilidade que menos sofra com variações circunstanciais).

Uma solução bastante útil resulta da análise do comportamento da eficiência como função de Z (ou Z^2), como mostrado nas figuras 4.1 a 4.4 (pp. 40 a 43). Desta forma, pode-se perceber que a função apresenta mínimos para valores intermediários de Z que podem ser analiticamente determinados (ver Apêndice 1). A seleção combinada sofre rápido incremento em eficiência para valores de Z^2 decrescentes, menores que o mínimo, mas, para valores Z^2 crescentes, acima de Z_{min}^2 , a eficiência pouco cresce.

O comportamento da EF com a variação de Z^2 mostrou que a seleção combinada é tanto mais potente quanto maior for o mérito familiar, sendo que a menor superioridade para V_y mais próximos de V_d consiste em algo semelhante à

Figura 4.1. EF(z) esperada para 50 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=25\%$ e $i_d=10\%$.

Legenda

..... 3 repetições

———— 9 repetições

Figura 4.2. EF(z) esperada para 100 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=25\%$ e $i_d=10\%$.

Figura 4.3. EF(z) esperada para 50 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=30\%$ e $i_d=10\%$.

Legenda

..... 3 repetições

———— 9 repetições

Figura 4.4. EF(z) esperada para 100 progênies, 10 árvores por parcela, $i_e=30\%$ e $i_d=10\%$.

"negative attention to family", que é como Lush denominou as situações onde o mérito individual supera o familiar, que torna-se apenas uma fraca correção para a estratificação genética.

A eficiência diminui tanto com aumentos no número de progênes quanto no número de repetições, o que significa que um aumento das dimensões do experimento, nas mesmas condições de controle ambiental, torna os métodos mais semelhantes, enquanto que em experimentos de dimensões mais criticamente limitadas a seleção combinada aumenta sua superioridade. Atribui-se o significado genético deste fato à seleção combinada consistir num método mais elaborado de seleção, baseado diretamente na predição dos valores aditivos individuais, enquanto que a SEDF trata apenas da predição do valor genético familiar.

O número de repetições é relativamente mais importante na determinação da eficiência que o número de progênes, resultado que concorda com a previsão de Lush (1947) para a comparação da seleção combinada com a familiar em parcelas de um só indivíduo.

O número de plantas por parcela participa simultaneamente de várias das componentes da EF, sendo no entanto pouco variável nos dados encontrados na literatura (mais comuns parcelas de 10 árvores). Reduzindo os valores de n até 2, a EF sempre cresce, enquanto que para $n=1$ a seleção combinada, como proposta, não se define.

Pode-se expressar também o índice como função de Z e estudar como se comporta nas condições de eficiência

mínima.

A expressão para $Z_{\min}$ fica então:

$$Z_{\min} = \left(\frac{p-1}{p}\right) \left(\frac{n}{n-1}\right) \left\{ \rho + \left(\frac{1-\rho}{nb}\right) \right\}^2 \frac{1}{\rho(1-\rho)} \left(\frac{k_d}{k_e}\right).$$

Pela expressão, nota-se que k_e (diferenciais de seleção que mais variam por opções arbitrárias do próprio programa de melhoramento), apresentam resposta inversa e quadrática sobre a relação entre os méritos individual e familiar (q). Isto implica em que selecionar mais intensamente seja atribuir maiores valores relativos ao mérito familiar.

Para o caso ideal, com "p", "b" e "n" suficientemente grandes e proporções de seleção iguais na seleção sequencial: $Z_{\min} = \rho/(1-\rho)$, que, em progênies MI, torna-se igual a $1/3$, ou seja, a eficiência será mínima quando a variância dentro de parcelas for nove vezes a variância fenotípica entre médias de progênies. Da mesma forma $q_{\min} = 1/3$, indicando que o peso da seleção familiar três vezes superior ao da seleção dentro de parcelas conferiria uma eficiência seletiva mínima, que, para 20% de plantas selecionadas entre e dentro, seria 1.08 (ver apêndice 1). Para este caso a $EF_{\min}$ apresenta a seguinte expressão (para qualquer valor de ρ):

$$EF_{\min} = \frac{k_e \sqrt{2}}{k_e + k_d}$$

Supondo agora um ensaio de dimensões usuais com $p=100$, $b=9$, $n=10$, $i_e=30\%$ e $i_d=10\%$, neste caso, $Z_{\min} =$

0.5202, com $Z_{\min}^2 = 0.2706$. Ou seja, a relação entre as variâncias é próxima de 0.25 e $q_{\min}$, por sua vez, torna-se igual a 0.8119, sendo o peso da seleção familiar apenas 1,23 vezes superior ao da seleção dentro de parcelas para uma $EF_{\min} = 1.15$. Portanto, o fato de se encontrar EF inferior para o exemplo hipotético não é de significado relevante para o melhoramento, sendo a EF sempre superior a 1.10 para os testes de progênies nas dimensões usuais (ver cálculos no apêndice 1).

É importante ressaltar que Z^2 apresenta faixa pré-determinada de variação situada habitualmente entre os 5% e os 30% (ver figuras 4.1 a 4.4), o que constitui fator de maior previsibilidade e simplificação da escolha do método a ser aplicado na prática de campo.

4.1.2- A eficiência relativa para os dados da literatura

Os resultados da previsão dos ganhos pela aplicação dos dois métodos são apresentados nas tabelas 4.1 a 4.7. Em média, os dados apresentaram coeficientes de variação experimental um pouco maiores para DAP que para H, sendo ainda maiores os CV (e também a diferença para DAP e H) para *E. grandis* do que para o conjunto das espécies.

Para o caráter V, apenas uma referência trazia estimativas adequadas à comparação, tomadas ao nível de árvores individuais. Os CV mostraram-se bastante altos, o que em parte se deve à medida de volume ser indireta, saindo como combinação das medidas de DAP e H.

Os valores h_m^2 revelam tendência oposta (comparativamente menores para o caráter V e a espécie *E. grandis*) que pode ser também atribuída ao controle menos acurado da variação ambiental e pior qualidade das estimativas para V, embora as magnitudes das diferenças se mostrem sempre pouco importantes.

Os valores médios de "q" foram 0.44 para DAP, 0.56 para H e 0.27 para V, mostrando que o mérito familiar cresce em importância na sequência H-DAP-V, outra tendência possivelmente relacionada à diferenças de qualidade das estimativas, que afetaram as "Vds".

Os progressos esperados pela aplicação dos dois métodos foram sempre altos, sendo que para DAP mostraram-se bastante superiores para *E. grandis* que para o conjunto das espécies.

A eficiência relativa média para os três caracteres foi de 1.21, indicando ser a seleção combinada 21% mais efetiva que a sequencial na média dos ensaios de progênies de polinização livre em eucalipto.

O fato de se encontrarem EF bastante superiores às EF_{min} previstas deve estar associado aos testes envolverem, sistematicamente, matrizes selecionadas, com alguma subestimação de V_y em relação a V_d . As médias de EF_{min} constituem, no entanto, boas indicações isoladas da superioridade da seleção combinada.

Tabela 4.1: Ganhos percentuais e eficiência relativa da seleção combinada para o caráter DAP para as estimativas encontradas na literatura

EST	IDADE	MÉDIA	CV%	G _{ss}	G _{sc}	EF
1	82meses	9.29	15.63	27.08	33.39	1.23
2	82meses	10.97	13.62	24.87	30.66	1.23
3	82meses	12.45	13.83	22.12	27.27	1.23
4	82meses	10.90	14.31	23.45	27.53	1.17
9	12meses	3.60	26.53	62.74	78.13	1.25
10	12meses	4.04	15.78	48.49	61.11	1.26
11	12meses	3.30	26.68	36.13	46.60	1.29
12	12meses	1.91	22.41	24.87	32.20	1.29
21	24meses	8.13	12.9	13.39	16.16	1.21
22	24meses	9.36	8.0	4.42	5.23	1.18
23	24meses	8.35	11.5	5.90	7.06	1.20
24	24meses	7.75	12.8	5.29	6.37	1.20
25	24meses	10.75	8.8	8.56	10.44	1.22
26	24meses	8.97	10.6	3.32	4.24	1.27
35	20meses	6.69	9.42	6.79	8.51	1.25
36	32meses	7.36	9.82	7.12	8.98	1.26
37	20meses	7.03	11.90	10.70	13.02	1.22
38	32meses	7.94	12.57	10.82	13.22	1.22
39	20meses	6.86	17.81	9.73	11.93	1.23
40	32meses	7.65	18.97	10.44	12.81	1.23
53	24meses	9.23	9.08	1.49	1.96	1.31
54	24meses	9.91	3.94	8.26	10.31	1.25
55	30meses	11.65	4.41	6.31	8.04	1.27
56	24meses	4.85	11.03	15.24	18.67	1.23
57	30meses	6.81	9.72	33.34	39.95	1.20
59	24meses	8.57	15.47	28.69	34.49	1.20
60	30meses	10.19	18.95	21.49	25.76	1.20
61	24meses	9.19	7.29	21.24	25.56	1.20
62	30meses	10.94	9.30	16.17	19.56	1.21
63	24meses	6.41	8.73	39.86	47.78	1.20
64	30meses	8.07	11.05	39.28	47.09	1.20
65	24meses	4.39	13.17	31.83	38.21	1.20
66	30meses	5.94	15.42	23.32	28.25	1.21
75	24meses	9.03	12.56	5.57	6.76	1.21
76	24meses	9.42	5.52	16.52	20.09	1.22
77	30meses	11.14	7.06	19.99	24.16	1.21
78	24meses	6.27	11.69	3.85	4.77	1.24
79	30meses	7.97	12.16	7.61	9.45	1.24
80	24meses	4.39	12.02	18.71	22.66	1.21
81	30meses	5.83	13.02	20.41	24.58	1.20
94	24meses	9.85	6.85	7.70	9.50	1.23
95	30meses	11.74	6.98	10.84	13.33	1.23
96	24meses	6.51	11.71	8.39	10.26	1.22
97	30meses	8.28	12.10	6.48	8.02	1.24
98	24meses	4.42	4.26	19.91	24.27	1.22
99	30meses	5.82	9.98	22.36	27.17	1.22
113	27meses	5.25	8.21	20.17	23.29	1.15
114	27meses	5.50	6.82	15.08	17.57	1.16
115	27meses	5.77	9.16	18.60	21.47	1.15
116	27meses	5.51	8.39	9.48	10.97	1.16

Tabela 4.2- Herdabilidades, valores reais e mínimos de Z^2 e eficiências para o caráter DAP para as estimativas encontradas na literatura.

EST	IDADE	h_m^2	Z^2	EF	$Z_{\min}^2$	$EF_{\min}$
1	82meses	61.95	0.21	1.23	0.24	1.23
2	82meses	63.64	0.21	1.23	0.24	1.23
3	82meses	56.70	0.27	1.23	0.24	1.23
4	82meses	54.24	0.25	1.17	0.15	1.16
9	12meses	72.00	0.29	1.25	0.25	1.24
10	12meses	79.00	0.31	1.26	0.26	1.26
11	12meses	58.00	0.22	1.29	0.26	1.29
12	12meses	52.01	0.18	1.29	0.26	1.29
21	24meses	47.10	0.12	1.21	0.34	1.17
22	24meses	26.90	0.18	1.18	0.34	1.17
23	24meses	27.20	0.14	1.20	0.34	1.17
24	24meses	21.70	0.12	1.20	0.34	1.17
25	24meses	47.40	0.10	1.22	0.34	1.17
26	24meses	39.40	0.04	1.27	0.25	1.14
35	20meses	47.10	0.07	1.25	0.32	1.16
36	32meses	47.98	0.06	1.26	0.32	1.16
37	20meses	58.10	0.09	1.22	0.32	1.16
38	32meses	57.44	0.09	1.22	0.32	1.16
39	20meses	68.98	0.07	1.23	0.28	1.15
40	32meses	69.90	0.06	1.23	0.28	1.15
53	24meses	12.77	0.05	1.31	0.28	1.19
54	24meses	60.82	0.09	1.25	0.28	1.19
55	30meses	49.32	0.07	1.27	0.28	1.19
56	24meses	61.26	0.11	1.23	0.28	1.19
57	30meses	83.74	0.20	1.20	0.28	1.19
59	24meses	55.60	0.31	1.20	0.22	1.20
60	30meses	42.50	0.24	1.20	0.22	1.20
61	24meses	77.65	0.15	1.20	0.22	1.20
62	30meses	62.99	0.13	1.21	0.22	1.20
63	24meses	85.35	0.23	1.20	0.22	1.20
64	30meses	82.41	0.20	1.20	0.22	1.20
65	24meses	72.27	0.18	1.20	0.22	1.20
66	30meses	24.72	0.43	1.21	0.22	1.20
75	24meses	23.82	0.12	1.21	0.26	1.19
76	24meses	71.96	0.12	1.22	0.26	1.19
77	30meses	75.35	0.14	1.21	0.26	1.19
78	24meses	20.57	0.09	1.24	0.26	1.19
79	30meses	35.89	0.08	1.24	0.26	1.19
80	24meses	60.48	0.13	1.21	0.26	1.19
81	30meses	59.10	0.15	1.20	0.26	1.19
94	24meses	50.66	0.08	1.23	0.19	1.20
95	30meses	60.68	0.08	1.23	0.19	1.20
96	24meses	35.67	0.10	1.22	0.19	1.20
97	30meses	29.96	0.07	1.24	0.19	1.20
98	24meses	68.10	0.10	1.22	0.19	1.20
99	30meses	70.71	0.11	1.22	0.19	1.20
113	27meses	81.52	0.30	1.15	0.27	1.15
114	27meses	84.31	0.15	1.16	0.27	1.15
115	27meses	77.40	0.27	1.15	0.27	1.15
116	27meses	82.38	0.14	1.16	0.24	1.15

Tabela 4.3: Ganhos percentuais e eficiência relativa da
seleção combinada para o caráter H
para as estimativas da literatura

EST	IDADE	MÉDIA	CV%	G _{ss}	G _{sc}	EF
5	82meses	12.98	10.53	26.18	32.34	1.24
6	82meses	14.04	9.61	23.03	28.48	1.24
7	82meses	15.44	9.21	15.90	19.65	1.24
8	82meses	14.15	9.75	19.71	23.51	1.19
13	6meses	1.34	13.21	12.38	15.59	1.26
14	6meses	1.84	11.04	23.99	30.21	1.26
15	6meses	1.78	23.28	20.43	26.35	1.29
16	6meses	1.10	18.06	4.00	5.16	1.29
17	12meses	4.40	10.77	34.27	42.89	1.25
18	12meses	4.93	10.84	36.35	45.89	1.26
19	12meses	4.10	18.16	22.80	29.39	1.29
20	12meses	2.64	19.54	7.18	9.30	1.30
27	24meses	10.38	9.30	4.87	5.93	1.22
28	24meses	13.55	5.90	8.61	10.16	1.18
29	24meses	11.60	8.70	5.75	6.76	1.17
30	24meses	10.55	9.90	16.09	18.79	1.17
31	24meses	14.32	7.30	8.15	9.68	1.19
32	24meses	12.23	8.10	4.22	5.10	1.21
33	30meses	16.38	3.44	6.78	8.16	1.20
34	30meses	16.16	3.49	2.27	2.87	1.26
41	26meses	10.18	7.77	7.42	8.82	1.19
42	32meses	10.71	7.47	5.49	6.65	1.21
43	26meses	9.78	8.97	10.71	12.59	1.18
44	32meses	10.53	9.11	10.70	12.62	1.18
45	26meses	9.98	14.88	10.37	12.16	1.17
46	32meses	10.62	15.10	10.48	12.31	1.18
58	36meses	13.81	9.06	4.04	4.99	1.23
67	6meses	1.40	11.74	20.90	25.05	1.20
68	24meses	10.50	6.39	7.98	9.58	1.20
69	36meses	14.61	8.38	17.79	21.34	1.20
70	12meses	3.80	9.95	15.36	18.41	1.20
71	24meses	6.31	9.19	9.88	11.87	1.20
72	36meses	9.22	8.80	6.73	8.08	1.20
73	24meses	4.44	12.16	19.50	23.48	1.20
74	36meses	5.87	11.72	18.14	21.84	1.20
82	6meses	1.45	7.08	23.75	28.49	1.20
83	12meses	4.76	10.72	28.67	34.23	1.19
84	24meses	9.90	9.41	8.03	9.64	1.20
85	12meses	5.46	6.63	19.36	23.29	1.20
86	24meses	10.60	5.41	16.56	19.96	1.21
87	36meses	14.81	5.42	18.69	22.45	1.20
88	12meses	3.74	9.80	11.51	14.05	1.22
89	24meses	6.27	11.28	1.99	2.47	1.24
90	36meses	9.17	9.22	9.66	11.71	1.21
91	12meses	1.90	9.40	12.10	14.53	1.20
92	24meses	4.47	8.31	31.73	37.96	1.20
93	36meses	5.66	10.16	27.68	33.17	1.20
100	6meses	1.42	9.54	9.02	11.01	1.22
101	12meses	4.74	10.73	0.18	0.22	1.24

EST	IDADE	MÉDIA	CV%	G _{ss}	G _{sc}	EF
102	24meses	9.99	7.33	2.52	3.09	1.23
103	36meses	13.21	9.10	2.27	2.82	1.24
104	12meses	5.75	7.76	0.06	0.07	1.25
105	24meses	10.95	5.57	5.41	6.63	1.22
106	36meses	15.28	7.13	5.09	6.22	1.22
107	12meses	4.01	11.89	9.66	11.65	1.21
108	24meses	6.63	9.66	20.73	24.97	1.20
109	36meses	9.61	10.31	19.25	23.19	1.20
110	12meses	2.04	8.60	18.72	22.60	1.21
111	24meses	4.66	6.97	4.04	5.15	1.27
112	36meses	5.78	6.33	30.04	36.19	1.20
117	27meses	6.01	10.25	32.33	37.40	1.16
118	27meses	5.93	9.36	33.29	38.45	1.15
119	27meses	6.14	10.88	32.33	37.44	1.16
120	27meses	6.03	9.92	32.23	36.98	1.15

Tabela 4.4- Herdabilidades, valores reais e mínimos de Z^2
e da eficiência relativa da seleção combinada
para o caráter H (estimativas da literatura)

EST	IDADE	h_m^2	Z^2	EF	Z_{min}^2	EF_{min}
5	82meses	69.82	0.33	1.24	0.24	1.23
6	82meses	68.27	0.34	1.24	0.24	1.23
7	82meses	57.52	0.33	1.24	0.24	1.23
8	82meses	55.22	0.37	1.19	0.15	1.16
13	6meses	32.97	0.47	1.26	0.25	1.24
14	6meses	79.03	0.26	1.26	0.26	1.26
15	6meses	43.02	0.23	1.29	0.26	1.29
16	6meses	12.99	0.22	1.29	0.26	1.29
17	12meses	78.01	0.38	1.25	0.25	1.24
18	12meses	80.00	0.35	1.26	0.26	1.26
19	12meses	55.01	0.23	1.29	0.26	1.29
20	12meses	22.01	0.17	1.30	0.26	1.29
27	24meses	28.70	0.10	1.22	0.34	1.17
28	24meses	55.10	0.19	1.18	0.34	1.17
29	24meses	32.50	0.22	1.17	0.34	1.17
30	24meses	47.50	0.33	1.17	0.34	1.17
31	24meses	47.10	0.16	1.19	0.34	1.17
32	24meses	50.70	0.06	1.21	0.25	1.14
33	30meses	68.11	0.11	1.20	0.24	1.18
34	30meses	37.00	0.05	1.26	0.24	1.18
41	26meses	49.09	0.13	1.19	0.32	1.16
42	32meses	43.62	0.10	1.21	0.32	1.16
43	26meses	58.40	0.17	1.18	0.32	1.16
44	32meses	59.27	0.16	1.18	0.32	1.16
45	26meses	73.27	0.12	1.17	0.28	1.15
46	32meses	73.23	0.12	1.18	0.28	1.15
58	36meses	12.89	1.00	1.23	0.28	1.19

EST	IDADE	h_m^2	Z^2	EF	$Z_{\min}^2$	$EF_{\min}$
67	6meses	54.49	0.20	1.20	0.22	1.20
68	24meses	25.26	0.30	1.20	0.22	1.20
69	36meses	72.11	0.19	1.20	0.22	1.20
70	12meses	44.86	0.21	1.20	0.22	1.20
71	24meses	21.95	0.29	1.20	0.22	1.20
72	36meses	14.74	0.29	1.20	0.22	1.20
73	24meses	60.04	0.15	1.20	0.22	1.20
74	36meses	57.91	0.15	1.20	0.22	1.20
82	6meses	80.85	0.17	1.20	0.26	1.19
83	12meses	70.51	0.26	1.19	0.26	1.19
84	24meses	37.82	0.17	1.20	0.26	1.19
85	12meses	78.52	0.16	1.20	0.26	1.19
86	24meses	77.27	0.15	1.21	0.26	1.19
87	36meses	79.66	0.16	1.20	0.26	1.19
88	12meses	53.15	0.11	1.22	0.26	1.19
89	24meses	11.63	0.08	1.24	0.26	1.19
90	36meses	47.85	0.13	1.21	0.26	1.19
91	12meses	45.22	0.16	1.20	0.26	1.19
92	24meses	83.08	0.20	1.20	0.26	1.19
93	36meses	75.30	0.18	1.20	0.26	1.19
100	6meses	42.57	0.10	1.22	0.19	1.20
101	12meses	1.04	0.08	1.24	0.19	1.20
102	24meses	19.19	0.09	1.23	0.19	1.20
103	36meses	15.20	0.07	1.24	0.19	1.20
104	12meses	0.49	0.06	1.25	0.19	1.20
105	24meses	44.57	0.09	1.22	0.19	1.20
106	36meses	35.20	0.10	1.22	0.19	1.20
107	12meses	34.48	0.17	1.21	0.19	1.20
108	24meses	65.05	0.19	1.20	0.19	1.20
109	36meses	60.13	0.20	1.20	0.19	1.20
110	12meses	69.47	0.15	1.21	0.19	1.20
111	24meses	28.86	0.05	1.27	0.19	1.20
112	36meses	81.05	0.18	1.20	0.19	1.20
117	27meses	85.86	0.36	1.16	0.27	1.15
118	27meses	89.36	0.31	1.15	0.27	1.15
119	27meses	84.17	0.38	1.16	0.27	1.15
120	27meses	95.11	0.31	1.15	0.24	1.15

Tabela 4.5: Ganhos percentuais e eficiência relativa da seleção combinada para o caráter V para as estimativas da literatura

EST	IDADE	MÉDIA	CV	G_{ss}	G_{sc}	EF
47	26meses	40.63	22.97	13.40	16.57	1.24
48	32meses	52.39	23.09	13.59	16.95	1.25
49	26meses	43.21	28.81	18.10	21.92	1.21
50	32meses	59.82	29.28	17.22	20.96	1.22
51	26meses	41.90	40.47	19.28	22.83	1.18
52	32meses	56.10	40.58	17.49	20.54	1.17

Tabela 4.6: Herdabilidades, valores reais e mínimos de Z^2 e da eficiência relativa da seleção combinada para o caráter V (estimativas da literatura)

EST	IDADE	h_m^2	Z^2	EF	Z_{min}^2	EF_{min}
47	26meses	38.89	0.08	1.24	0.32	1.16
48	32meses	40.10	0.07	1.25	0.32	1.16
49	26meses	43.43	0.10	1.21	0.32	1.16
50	32meses	42.26	0.09	1.22	0.32	1.16
51	26meses	44.86	0.10	1.18	0.28	1.15
52	32meses	34.57	0.12	1.17	0.28	1.15

Tabela 4.7: Médias e quocientes entre médias dos principais parâmetros (dados da literatura)

PARÂMETRO	DAP		H		V
	CONJUNTO <i>E. grandis</i>		CONJUNTO <i>E. grandis</i>		
CV%	11.80	15.60	9.79	11.31	30.87
h_m^2	56.33	47.07	52.09	48.11	40.69
G _{ss}	17.69	21.31	14.77	13.63	16.51
G _{sc}	21.58	26.75	17.84	17.01	19.96
EF	1.22	1.23	1.21	1.23	1.21
EF _{min}	1.19	1.20	1.20	1.21	1.16

A eficiência mínima esperada para as condições experimentais consideradas apresentou médias entre 1.16 e 1.20. Portanto, sempre superiores aos 1.15 teóricos; importante informação de natureza econômica a ser ponderada com os aumentos nos gastos de mão-de-obra, já no planejamento do teste de progênie.

4.2. Análise do material experimental próprio

4.2.1 Resultados aos três anos de idade

A realização da análise estatística aos três anos justifica-se por ser boa indicadora da evolução das estimativas dos parâmetros populacionais com a idade, além de os dados, a esta idade, fornecerem por si próprios estimativas aplicáveis para a seleção precoce.

A precisão do látice com relação a blocos ao acaso foi avaliada para as repetições X1 e Y2 do látice, sendo de 103,31% para altura, 102,09% para DAP e 108,49% para volume. Estes valores estão dentro dos limites de aplicabilidade do modelo de blocos ao acaso na obtenção das estimativas, apesar do tamanho das repetições (0.45 ha).

Os resultados da análise da variância são apresentados nas tabelas 4.8 e 4.9 a seguir. Eles indicam para os três caracteres boas condições experimentais, sendo os valores dos coeficientes de variação compatíveis com os da literatura (ver tabelas 4.1, 4.3 e 4.5).

Os valores de F foram sempre significativos e, para o contraste entre progênies e testemunhas, onde a média das progênies apresentou-se superior às das testemunhas (exceto T03, para o caráter V), é indício de que a seleção de matrizes para os ensaios foi bastante intensa, possível causa de perturbações nas estimativas.

Os coeficientes de variação genética mostram bom potencial de melhoramento para os caracteres, em especial para o V; no entanto a relação CV_g/CV sempre menor que 0.5 indica moderada efetividade para a seleção.

As estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos para três anos são apresentadas na tabela 4.10. A variância aditiva mostrou magnitude razoável, tendo em vista as boas médias apresentadas pelos caracteres. As h_m^2 foram menores que as médias da literatura. Para a σ_d^2 as estimativas foram altas, com h_d^2 também menores que as médias da literatura, mesma tendência apresentada para h_i^2 (esta última fortemente influenciada pelos altos valores de σ_d^2).

As estimativas da σ_p^2 apresentam erro-padrão em torno de 30%, as da σ_y^2 de 10%, e as da σ_d^2 de 0.6%. Quanto à precisão das herdabilidades, h_m^2 foi a mais precisa (erro de 30%), seguida de h_i^2 (erro de 40%) e, por último, h_d^2 (erro de mais de 70%). Esta tendência pode estar também associada ao emprego de matrizes selecionadas e suas consequências na composição das variâncias da "nova" população.

Considerando-se intensidades de seleção de 30% entre progênies ($k_g=1.16$) e de 10% dentro de parcelas ($k_d=1.54$), conclui-se que a eficiência seletiva mínima da seleção combinada é $Ef_{min}=1.17$, para $Z_{min}^2=0.3467$. Pode-se notar que os valores de Z^2 estimados foram bem menores ($Z_{DAP3}^2 = 0.0669$, $Z_{H3}^2 = 0.0819$ e $Z_{V3}^2 = 0.0832$), indicando ser a superioridade da seleção combinada bem maior na população real que o mínimo esperado pelas dimensões do ensaio.

Para as estimativas populacionais calculadas, os coeficientes dos índices, suas relações, os progressos esperados nas duas formas de seleção e a eficiência relativa da seleção, são apresentados nas tabelas 4.11 e 4.12.

Tabela 4.8: Análise da variância dos três caracteres aos três anos de idade com significâncias dos quadrados médios pelo teste F, $\alpha=5\%$ (*) e $\alpha=1\%$ (**) - Teste de Prog. *E. grandis* 1979.

FV	gl	QMs		
		DAP (cm ²)	H (m ²)	V (m ⁶ × 10 ⁻⁶)
REPETIÇÕES	02	2.0820404	20.2173348	82.79
TRATAMENTOS	99	1.6937547	4.7617383	207.15
-Progenies	96	1.4769005**	4.1472718**	182.95**
-Testemunhas	02	9.7435444**	24.8064138**	1199.75**
-Prog. vs Test.	01	6.4121797**	23.6611655**	544.81*
ERRO	198	0.9205627	2.7657174	109.66
DENTRO	2699	7.3568248	16.8743608	732.74

Tabela 4.9: Médias de progenies e testemunhas, coeficientes de variação experimental e média harmônica do número de árvores por parcela aos três anos - Teste de progenies - *E. grandis*, Salto, 1979.

parâmetro	DAP	H	V (10 ⁻³)
$\bar{y}_{trat}$	9.34	16.67	52.01
$\bar{y}_{prog}$	9.37	16.72	52.22
$\bar{y}_{TO1}$	7.17	13.94	31.36
$\bar{y}_{TO2}$	9.02	16.20	49.88
$\bar{y}_{TO3}$	9.21	15.39	55.53
CVg%	4.59	4.05	9.46
CV%	10.27	9.98	20.14
CVg/CV	0.45	0.41	0.47
$\bar{n}$	8.996		

Tabela 4.10: Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos, aos três anos, com os erros a elas associados - T.P. *E. grandis* 1979.

PARÂMETROS	DAP	H	V(x10 ⁻⁶)
VARIÂNCIAS			
σ_p^2	0.1854	0.4605	24.4300
s(σ_p^2)	0.0543	0.1541	06.6805
σ_a^2	0.7418	1.8421	97.7200
s(σ_a^2)	0.2170	0.6164	26.7221
σ_y^2	0.4923	1.3824	60.9833
s(σ_y^2)	0.0497	0.1396	06.1602
σ_e^2	0.1028	0.8900	28.2104
s(σ_e^2)	0.0804	0.2235	09.0672
σ_d^2	7.3568	16.8744	732.7409
s(σ_d^2)	0.0472	0.1082	04.6997
σ_f^2	7.6451	18.2249	785.381
s(σ_f^2)	0.1999	0.5759	22.9196
HERDABILIDADES			
h_m^2	0.3767	0.3331	0.4006
s(h_m^2)	0.1087	0.1163	0.1045
h_d^2	0.0756	0.0819	0.1000
s(h_d^2)	0.0598	0.0782	0.0716
h_i^2	0.0970	0.1011	0.1244
s(h_i^2)	0.0388	0.0462	0.0461

Tabela 4.11: Coeficientes dos índices para a seleção combinada aos três anos

COEFICIENTE	DAP	H	V
b_{entre}	0.4144	0.3664	0.4407
b_{dentro}	0.0756	0.0819	0.1000
q	0.1825	0.2234	0.2270
p (=1/q)	5.4794	4.4757	4.4057

Os valores de q indicam maior valorização da seleção familiar que a média da literatura, o que se deve à maior magnitude relativa da $\hat{\sigma}_d^2$. Os progressos foram baixos para os dois esquemas seletivos, exceto para o caráter V, quando comparados à média dos obtidos para os dados da literatura, sendo no entanto consideráveis quando analisados isoladamente. Já na comparação entre os métodos, a seleção combinada levou grande vantagem, com eficiências bem superiores às encontradas para o material da literatura.

Tabela 4.12: Progressos esperados (percentuais) e Eficiências aos três anos de idade

	DAP	H	V
G _{se}	6.64	5.82	14.93
G _{sc}	8.44	7.25	18.58
Ef	1.27	1.25	1.24

4.2.2. Resultados aos sete anos de idade

A precisão do látice com relação a blocos ao acaso, pela amostragem de látices simples (tabela 4.13) apresentou média geral de 108.29%, dentro de limites aceitáveis para o emprego do modelo de blocos ao acaso.

Tabela 4.13: Precisão dos látices aos sete anos, Teste de progênies *E. grandis*, Salto, 1979.

REPET.	DAP	H	V
X2Y2	123.16	109.16	127.87
X2Y3	100.54	101.67	111.10
X3Y2	114.13	110.37	100.54
X3Y3	100.00	100.89	100.02
MÉDIA	109.4575	105.5225	109.8825

Os resultados da análise aos sete anos estão sumariados nas tabelas 4.14 a 4.18, constituem-se num aprofundamento das tendências reveladas aos três anos.

Os coeficientes de variação experimental permaneceram na faixa da média da literatura, sendo que os altos CV para V estão associados a ser o caráter medido pela combinação de observações de DAP e H. Os valores de CVg experimentaram também aumentos proporcionais, de forma que as relações CVg/CV permaneceram estáveis.

Os valores de F foram sempre altamente significativos, em especial para o contraste Progênies vs Testemunhas, sendo as médias de progênies superiores a T01 e T02 e inferiores a T03. O aumento dos níveis de significância dos F reforça a hipótese de forte seleção entre matrizes. Os aumentos dos F para os QMprogenies indicam condição mais favorável para a discriminação entre médias de progênies, evento associado à manifestação de interações positivas entre efeitos genéticos e de competição com o passar dos anos.

Tabela 4.14: Análise da variância para os três caracteres aos sete anos de idade - Teste de progênies *E. grandis* 1979. Significâncias dos QMs pelo teste F, $\alpha=5\%$ (*) e $\alpha=1\%$ (**).

FV	gl	QMs		
		DAP (cm ²)	H (m ²)	V(m ² × 10 ⁻⁶)
REPETIÇÕES	08	16.4067	65.9831	7946.69
TRATAMENTOS	99	7.4715	24.1602	2666.34
-Progênies	96	6.1772**	19.7504**	2220.67**
-Testemunhas	02	50.1086**	149.4000**	20656.12**
-Prog. vs Test.	01	46.4515**	197.0186**	9470.84**
ERRO	794	2.1032	5.4454	732.75
DENTRO		21.8397	51.5790	7969.87

Tabela 4.15: Valores médios, coeficientes de variação experimental e média harmônica do número de plantas por parcela aos sete anos
Teste de progênies *E. grandis* 1979

parâmetro	DAP	H	V
$\bar{y}_{trat}$	11.12	20.45	106.64
$\bar{y}_{prog}$	11.16	20.53	107.21
$\bar{y}_{TO1}$	7.19	13.16	35.43
$\bar{y}_{TO2}$	10.55	19.38	100.16
$\bar{y}_{TO3}$	11.74	20.82	128.97
CVg%	6.03	6.14	11.99
CV%	13.04	11.41	25.38
CVg/CV	0.46	0.54	0.47
$\bar{x}$	8.994		

Tabela 4.16: Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos, aos sete anos, com os erros a elas associados. Teste de progênie *E. grandis*, Salto, 1979.

PARÂMETRO	DAP	H	V
VARIÂNCIAS			
σ_p^2	0.4527	1.5894	165.3244
$s(\sigma_p^2)$	0.0698	0.2227	025.0915
σ_a^2	1.8107	6.3578	661.2978
$s(\sigma_a^2)$	0.2793	0.8909	100.3661
σ_y^2	0.6864	2.1945	246.7411
$s(\sigma_y^2)$	0.0693	0.2217	24.9246
σ_e^2	-0.3251	-0.2896	-153.4062
$s(\sigma_e^2)$	0.0794	0.2035	27.8042
σ_d^2	21.8397	51.5790	7969.8708
$s(\sigma_d^2)$	0.2427	0.5732	88.5705
σ_f^2	21.9673	52.8788	7981.7891
$s(\sigma_f^2)$	0.6636	2.0663	238.8550
HERDABILIDADES			
h_m^2	0.6595	0.7243	0.6700
$s(h_m^2)$	0.0516	0.0417	0.0500
h_d^2	0.0829	0.1233	0.0830
$s(h_d^2)$	0.0158	0.0178	0.0152
h_i^2	0.0824	0.1202	0.0829
$s(h_i^2)$	0.0164	0.0209	0.0162

Quanto às estimativas de variância, houve um pronunciado aumento da importância relativa da $\hat{\sigma}_a^2$ e da $\hat{\sigma}_d^2$, o que representa, respectivamente, um aumento das diferenças entre as progênies e dos efeitos de competição entre árvores dentro de parcelas.

A seleção de matrizes parece ser elemento chave no reforço da maior variabilidade dentro de progênies (árvores originadas do pólen de todas as árvores do horto) do que entre as progênies, menos divergentes que uma amostra casual das possíveis progênies do horto.

Estes efeitos (competição dentro de parcelas e seleção de matrizes) traduziram-se também em valores bastante baixos para Z^2 e em estimativas negativas de σ_e^2 , o que não é raro na literatura, mesmo para idades menos avançadas.

Um evento positivo foi a melhoria da precisão da $\hat{\sigma}_a^2$ associada ao aumento do número de repetições (erros em torno de 15%). Além disso ocorreu também uma significativa melhoria na precisão das estimativas de herdabilidades, não havendo, no entanto, grandes mudanças nas precisões da $\hat{\sigma}_y^2$ e da $\hat{\sigma}_d^2$. Estas últimas estatísticas são as principais componentes do critério da eficiência relativa na comparação entre os dois métodos e mostraram boa precisão, indicando condição favorável para se concluir sobre a eficiência.

A magnitude dos ganhos melhorou nos dois esquemas, sendo que apenas para o caráter DAP não se atingiram os patamares da literatura. A grande redução dos valores de Z^2 e q fez com que sobressaísse ainda mais o

mérito da seleção entre progênies.

Tabela 4.17: Coeficientes dos índices para a seleção combinada aos sete anos

COEFICIENTE	DAP	H	V
b_{entre}	0.6815	0.7485	0.6924
b_{dentro}	0.0622	0.0924	0.0622
q	0.0912	0.1235	0.0899
p (=1/q)	10.9601	8.0960	11.1257

Tabela 4.18: Progressos esperados (percentuais) e eficiências aos sete anos de idade

	DAP	H	V
G_{s_e}	9.69	11.04	19.37
G_{s_c}	12.72	14.03	25.46
EF	1.31	1.27	1.31

Considerando-se intensidades de seleção de 30% entre progênies ($k_e=1.16$) e de 10% dentro de parcelas ($k_d=1.54$), chegamos a uma eficiência seletiva mínima para a seleção combinada de: $Ef_{\min}=1.17$, para $Z_{\min}^2=0.2700$. Nota-se que os valores de Z^2 estimados foram pronunciadamente menores que $Z_{\min}^2$ ($Z_{DAP7}^2=0.0314$, $Z_{H7}^2=0.0425$ e $Z_{V7}^2=0.0310$). A eficiência, neste caso, foi de 1.27 para H e de 1.31 para DAP e V.

Estes resultados refletem também uma provável minoração artificial das diferenças entre progênies, em relação às diferenças entre árvores dentro de parcelas, pelo efeito da seleção de matrizes. Neste caso, os ganhos tornam-se subestimados e a eficiência, superestimada.

4.2.3. Efeitos da seleção combinada

As progêneses selecionadas pela seleção combinada com suas principais estatísticas estão relacionadas na tabelas 4.19 a 4.22. A média das árvores selecionadas foi de 18.17cm para o DAP, 26.05m para a H e 0.308m^3 para o V, o que indica sua grande superioridade fenotípica. No entanto, apenas para o caráter V o diferencial de seleção real alcançou a magnitude do teórico estandardizado (usado nas comparações).

Observando as tabelas, nota-se que, das progêneses de menor média apenas foram selecionadas árvores excelentes, resultado do elevado mérito familiar. Uma árvore excepcional apresentou altura de 55.75m na pior progênie selecionada para H, o que provavelmente deva ser atribuído a um erro na coleta ou digitação dos dados, inclusive podendo ser fonte de perturbações nas estimativas, em especial a $\hat{\sigma}_d^2$. A grande superioridade fenotípica das progêneses selecionadas com número de ordem superior a 29, que não seriam selecionadas no método sequencial, fica porém evidenciada quando se leva em conta o dado fora do padrão.

Nas figuras 4.5 a 4.7 (pp. 68 a 70) pode-se observar uma comparação dos efeitos da seleção combinada e da sequencial no número de progêneses selecionadas e no número de plantas por progênie; os métodos diferiram em mais de 44% para o caráter DAP, 23% para H e 39% para V. Nota-se que apenas para o caráter DAP houve uma redução do número de progêneses, o que refletirá em grande restrição do tamanho efetivo populacional.

A relação entre as expressões para o N_e (deduzida no Apêndice 2) demonstra que a seleção combinada produzirá maiores N_e apenas quando promover um aumento do número de famílias selecionadas que não venha acompanhado de importante aumento da variância do número de plantas selecionadas por progênie.

$$\frac{N_{e_{sc}}}{N_{e_{ss}}} = \frac{\bar{d}_s^* + 3}{\left[\frac{s_{ds}^2}{\bar{d}_s} \right] + \bar{d}_s + 3}$$

Tabela 4.19: Progênies selecionadas aos sete anos na seleção combinada para DAP

n ^o ordem	PROGÊNIE	n ^o ÁRVORES	DAP _{med}
1	173	45	16.34
2	207	40	16.38
3	34	29	16.38
4	127	20	17.59
5	160	16	18.64
6	211	15	19.42
7	114	13	19.40
8	71	10	18.91
9	159	10	18.91
10	193	7	19.48
11	150	7	20.58
12	214	7	20.72
13	196	6	19.56
14	12	6	19.71
15	178	5	20.94
16	109	5	21.18
17	125	4	21.50
18	113	4	21.52
19	209	2	19.85
20	29	2	21.00
21	61	2	21.65
22	144	2	24.30
23	91	1	19.00
24	198	1	21.30
25	219	1	23.30
26	157	1	24.20

Tabela 4.20: Progenies selecionadas aos sete anos
na seleção combinada para H

n ^o ordem	PROGENIE	n ^o ÁRVORES	Hmed
1	71	9	23.50
2	173	9	23.94
3	159	9	25.83
4	207	9	26.72
5	102	8	23.50
6	61	8	24.00
7	209	8	24.06
8	211	8	24.75
9	113	8	24.90
10	168	8	25.75
11	146	7	22.71
12	34	7	25.28
13	93	7	25.85
14	114	7	25.85
15	196	7	26.35
16	12	7	26.71
17	193	7	26.85
18	213	7	26.92
19	29	7	28.57
20	195	6	24.83
21	156	6	25.00
22	150	6	25.41
23	127	6	25.66
24	109	5	25.00
25	198	5	25.10
26	190	5	25.70
27	147	5	26.30
28	126	5	27.20
29	134	4	26.50
30	91	4	27.50
31	131	4	27.50
32	167	3	25.50
33	189	3	26.00
34	161	3	26.16
35	214	3	26.33
36	108	3	26.83
37	111	3	27.66
38	160	3	28.83
39	152	3	30.16
40	178	3	30.33
41	130	2	25.25
42	212	2	27.00
43	219	2	27.00
44	14	2	27.25
45	204	2	27.25
46	164	2	27.50
47	144	2	28.00
48	197	2	28.25
49	110	2	29.00
50	2	1	28.00

n ^o ordem	PROGENIE	n ^o ÁRVORES	Hmed
51	157	1	28.00
52	142	1	29.50
53	122	1	30.00
54	125	1	30.00
55	101	1	30.50
56	192	1	30.50
57	140	1	55.75

Tabela 4.21: Progenies selecionadas aos sete anos na seleção combinada para Y

n ^o ordem	PROGENIE	n ^o ÁRVORES	Vmed
1	173	41	0.23
2	207	38	0.23
3	127	27	0.24
4	114	18	0.30
5	211	13	0.34
6	219	12	0.33
7	34	9	0.28
8	196	9	0.31
9	91	7	0.29
10	160	7	0.34
11	109	7	0.36
12	178	6	0.37
13	71	5	0.35
14	29	5	0.35
15	159	5	0.36
16	125	5	0.37
17	150	5	0.37
18	113	5	0.38
19	214	5	0.39
20	95	4	0.37
21	12	3	0.37
22	144	3	0.47
23	136	3	0.51
24	193	2	0.37
25	93	2	0.38
26	61	2	0.41
27	212	2	0.41
28	101	2	0.44
29	215	2	0.44
30	198	1	0.36
31	141	1	0.40
32	161	1	0.42
33	218	1	0.43
34	147	1	0.45
35	157	1	0.50
36	138	1	0.59

Figura 4.5. Número de progênies e de árvores por progênie selecionados pela seleção combinada e pela seleção sequencial para o caráter DAP

Figura 4.6. Número de progênies e de árvores por progênie selecionados pela seleção combinada e pela seleção sequencial para o caráter H

Figura 4.7. Número de progênies e de árvores por progênie selecionados pela seleção combinada e pela seleção sequencial para o caráter V

Os resultados do tamanho efetivo estão sumariados na tabela 4.22 e indicam, tendências variáveis como a forte diminuição para o caráter DAP, um grande aumento para H, e uma diminuição também acentuada para V. O número de progênies selecionadas e a variância do número de progênies mostraram influências semelhantes sobre N_e , fato que se deve procurar associar à natureza da variação para cada caráter.

O N_e , isoladamente, apenas permite concluir pela rejeição da seleção combinada para programas de longo prazo envolvendo os caracteres DAP e V, nas intensidades de seleção e população consideradas, por ser o método fortemente restritivo da variabilidade populacional.

Tabela 4.22: Tamanho efetivo populacional para os dois métodos de seleção

VARIÁVEL	SEL. SEQUENCIAL	SEL. COMBINADA		
		DAP	H	V
S	29	26	57	36
$\bar{d}_s$	9	10.04	4.58	7.25
s_{ds}^2	0	136.68	7.07	91.22
$s_k^2/\bar{k}$	5	12.32	3.56	10.42
N_e	87	39.44	114.44	45.72

Autores como BURDON (1982) indicam ser possível a adoção de procedimentos que minorem $s_k^2/\bar{k}$, como a

limitação do número de árvores que pode ser selecionado por progênie ou a diminuição artificial do mérito familiar pela adoção de alguma relação empírica satisfatória. Para uma comparação da adoção de tais técnicas pelos critérios de eficiência dos ganhos e do N_e , seria necessário um esforço elevado de computação para o ajuste de um novo diferencial de seleção para a seleção combinada que produzisse o mesmo valor de N_e encontrado para a sequencial.

KANG e NAMKOONG (1987) trataram assunto semelhante fixando o N_e produzido pelo método mais "complicado" para o cálculo do progresso esperado pelo método mais "simples". Com esta idéia, calculou-se quais intensidades de seleção entre progênies para a SEDFMI produziriam o mesmo N_e da seleção combinada e que progressos resultariam da "nova" seleção sequencial para tais intensidades de seleção. De posse destes dados, calculou-se a nova eficiência (EF^*), agora não mais para intensidades de seleção constantes, porém para a mesma base genética, de forma a mesclar G_s e N_e na comparação entre os métodos.

Os resultados (tabela 4.23, pg. 73) mostram eficiências sempre superiores a 1.00, sendo que a seleção combinada apresenta-se apenas marginalmente mais eficiente para o caráter DAP, reforça sua superioridade para o caráter H, e mantém boa eficiência para V.

A comparação pelo critério da EF^* é a mais adequada geneticamente, pois representa a avaliação da possibilidade de se explorar mais efetivamente a variabilidade genética com maior resposta a curto prazo e

menor perda casual de alelos potencialmente favoráveis.

Tabela 4.23- Tamanho efetivo populacional e Progresso esperado pela seleção sequencial às novas intensidades de seleção

	DAP	H	V
N_e	39.0	114.0	45.0
S	13.0	38.0	15.0
$\bar{d}_s$	9.0	9.0	9.0
s_{ds}^2	0.0	0.0	0.0
$s_{k/\bar{k}}^2$	5.0	5.0	5.0
Gss	11.99	10.10	23.20
Gss	12.72	14.03	25.46
EF*	1.06	1.39	1.10

NOTA: para a sel. dentro constante (9 árvores por progênie), segue, que $N_e = N / 3 = (9S) / 3$, ou seja, o número de progênies selecionado é dado por:

$$S^* = N_{e_{sc}} / 3$$

Pelo comportamento da EF* pode-se afirmar que a forma combinada apresenta tendência a ser superior à sequencial também a médio e longo prazos, resultado de significado genético maior na comparação entre os dois métodos de seleção.

5. CONCLUSÕES

O estudo teórico da eficiência relativa da seleção combinada sobre a seleção sequencial a intensidades de seleção equivalentes (EF), sua aplicação aos dados da literatura, bem como a análise do teste de progênies de *E. grandis* (Hill) Maiden - Salto, 1979, e das consequências do emprego dos dois métodos à população experimental, permitiram concluir que:

(a) Foi possível descrever a EF como função da relação entre a variância fenotípica entre médias de progênies e a variância dentro de parcelas ($Z^2 = \sigma_y^2 / \sigma_d^2$).

(b) Foi possível a identificação de três grandes faixas de magnitude da EF, com base em Z^2 , quais sejam: uma região de alta EF associada a valores de Z^2 menores que 10%; uma região de EF mínima, com valores de Z^2 entre 15% e 25%; e uma região de EF intermediária, para Z^2 acima de 30% (valores relativos a progênies de meio-irmãos).

(c) Na região de baixa EF o mérito familiar e o individual se equivalem, o que torna a seleção combinada equivalente a uma seleção fenotípica (entre e dentro de progênies de meio-irmãos); na região de alta EF o mérito familiar é superior ao individual em três vezes ou mais; e

na região de EF intermediária o mérito individual é superior, sendo que as médias de famílias representam apenas uma fraca correção para a estratificação genética.

(d) A EF mínima esperada para um dado teste de progênies pode ser determinada já em seu planejamento, dependendo apenas das dimensões do teste (número de progênies, de repetições e de árvores por parcela), do grau de parentesco dentro das progênies e das intensidades de seleção entre e dentro de progênies que se pretende praticar.

(e) A superioridade da seleção combinada é mais acentuada para caracteres de medida mais problemática e condições de menor precisão experimental, como é o caso do volume.

(f) Para as dimensões comumente encontradas nos testes de progênies de polinização livre em eucaliptos são esperadas EF mínimas bastante elevadas, indicação prévia da vantagem da substituição da seleção sequencial pela seleção baseada no índice em programas de curto prazo.

(g) Para os dados da literatura, as EF estimadas foram bem superiores às mínimas esperadas, reforçando a hipótese da superioridade da seleção combinada em programas de curto prazo.

(h) Os dados do teste de progênies de *E. grandis*, 1979, confirmam a hipótese da superioridade a curto prazo da seleção combinada, sendo que o tamanho efetivo populacional (N_e) resultante da aplicação deste método depende do caráter, podendo inclusive a seleção sequencial

resultar em menor base genética para intensidades de seleção equivalentes (como ocorreu para a altura das plantas).

(i) Para uma mesma base genética (N_e fixo), os dados indicam que pela seleção combinada são esperados progressos genéticos superiores, ou seja, que o índice supera a seleção sequencial também a médio e longo prazos.

(j) A seleção combinada mostrou superioridade genética frente à seleção sequencial, sendo prática recomendável em programas de seleção recorrente em eucalipto.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLARD, R. W. *Princípios do melhoramento genético de plantas*. Rio de Janeiro, USAID, Edgard Blucher, 1971. 381p.
- BACKER, R. J. *Selection indices in plant breeding*. Boca Raton, CRC Press Inc. 1986. 218p.
- BROW, A. H. D. e MORAN G. F., Mating system estimation in forest trees: models, methods and meanings. In: *Population genetics in forestry* H. R. GREGORIUS (ed.) Berlin, Springer-Verlag, 1981. p. 32-49.
- BUIJTENEN, J. P. van Quantitative Genetics in Forestry In: WEIR, B.; EISEN, ; GOODMAN, M. M. e NAMKOONG, G. (eds.) *Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics*, Raleigh. Sinauer Associates. 1987.
- BURDON, R. D. Selection indices using information from multiple sources for the single-trait case. *Silvae Genetica*, Frankfurt 31(2-3): 81-5. 1982.
- COCHRAN, W. G. e COX, G. M. *Experimental designs*. London, John Willey, 1957. 611p.
- COCKERHAM, C. C. Estimation of genetic variances. In: *Simpósio Internacional Statistical Genetics and Plant*

- Breeding. Washington, National Academy of Sciences; National Research Council, 1963. p.53-95.
- COMSTOCK, R.E. & ROBINSON, H.F. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics*, Raleigh, 4: 254-6, 1948.
- COTERRIL, P.P. On index selection. II Simple indices which require no genetic parameters or special expertise to construct. *Silvae Genetica*, Frankfurt, 34(2-3): 64-69, 1985.
- COTERRIL, P.P. Genetic gains expected from alternative breeding strategies including simple low cost options. *Silvae Genetica*, Frankfurt, 35(5-6): 212-23, 1986.
- COTERRIL, P.P. & JACKSON, N. On index selection. I Methods of determining economic weight. *Silvae Genetica*, Frankfurt, 34(2-3): 56-63, 1985.
- CROW, J.F. & KIMURA, M. *An Introduction to Population Genetics Theory*. New York, Harper e Row, 1970. 591p.
- DINKINS, J.A.; TAUER, C.G.; LAMBETH, C.G. Selection systems efficiencies for computer-simulated progeny test field designs in loblolly pine. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 79(1): 89-96. 1990.
- ELDRIDGE, K.G. Genetic improvement of Eucalypts. *Silvae Genetica*, Frankfurt, 27(5): 205-9, 1978.
- FALCONER, D.S. *Introdução à Genética Quantitativa*. Viçosa, Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, 1987. 279p.

- FISHER, R.A. e YATES, F. *Tabelas Estatísticas para Biologia, Medicina e Agricultura*. São Paulo, USP, Polígono, 1971, 150p.
- GORGULHO, E.P. *Avaliação de progênes de E. pyrocarpa L.* Johnson e Blaxell em diferentes espaçamentos de plantio. Lavras, 1990. (Mestrado - ESAL).
- HANSON, W.D. e JOHNSON, H.W. Methods for calculating and evaluating a general selection index obtained by pooling information for two or more experiments. *Genetics*, Baltimore, 42(4): 421-32, 1957.
- HARVILLE, D.A. Index selection with proportionally constraints. *Biometrics*, Alexandria, 31(1): 223-5. 1975.
- HAZEL, L.N. e LUSH, J.L. The efficiency of tree methods of selection. *Journal of Heredity*, New York, 33: 393-9, 1942.
- HAZEL, L.N. The genetic basis for constructing selection indices. *Genetics*, Baltimore, 28: 476-90, 1943.
- HENDERSON, C.R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, Alexandria, 31(2): 423-47, 1975.
- HENDERSON, C.R. Prediction of future records. In: *Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics*, E. POLLACK, O. KEMPTHORNE e T. BAILEY (eds.). The Iowa State University Press, Ames p.615-38, 1977.

- IKEMORI, Y. *Genetic variation in characteristics of E. grandis (Hill) Maiden raised from micro-propagation, macro-propagation and seed.* Oxford, 1990. 170p. (Ph.D- Green College).
- KAGEYAMA, P. Y. *Variação Genética em progênies de uma população de E. grandis (Hill) Maiden.* Piracicaba, 1980. 125p. (Doutorado- ESALQ/USP).
- KANG, H. Inbreeding effective population size under some artificial selection schemes. II- Nonlinear distribution of breeding values. *Forestry Science*, Bethesda, 35(2): 303-18, 1989.
- KANG, H. & NAMKOONG, G. Inbreeding effective population size under some artificial selection schemes. I- Linear distribution of breeding values. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 75(2): 333-9, 1980.
- KEMPTHORNE, O. *An Introduction to Genetic Statistics.* New York, John Willey, 1957. 517p.
- KEMPTHORNE, O. & NORDSKOG, A. W. Restricted selection indices. *Biometrics*, Raleigh, 15: 10-19, 1959.
- KIKUTI, P. *Parâmetros Genéticos em Progênies de Meio-irmãos e Clonais de uma População de E. grandis (Hill) Maiden na Região de Telêmaco Borba - PR.* Piracicaba, 1988. 125p. (Mestrado-ESALQ-USP).
- LERNER, I. M. *The Genetic Basis for Selection.* New York, John Willey, 1958.
- LOVELESS, M. D. & HAMRICK, J. L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev.*

- Ecol. Syst.*, 15:65-95, 1984.
- LUSH, J.L. Family merit and individual merit as basis for selection. *American Naturalist* 80: 318-42, 1947.
- MORAN, G.F. & BELL, J.C. Eucalypts. In: *Isizymes in Plant Genetics and Breeding. Part B.* S.D. TANKLEY e J.T. ORTON (eds.) pp 423-441. Amsterdam, Elsevier Science Publishers, 1983.
- MORAN, G.F.; BELL, J.C. ; GRIFFIN, A.R. Reduction in levels of inbreeding in a seed orchard of *E. regnans* F. Muell. compared with natural populations. *Silvae Genetica*, Frankfurt, 38(1): 32-6, 1989.
- MORGENSTERN, E.K. Open pollinated progeny testing in a black spruce breeding program. In: Northeastern Forest Tree Improvement Conference. 1966. 8p.
- NAMKOONG, G. *Introduction to Quantitative Genetics in Forestry*. Washington, USDA-Forest Service, Technical Bulletin n 1588, 1979. 342p.
- NAMKOONG, G.; SNYDER, E.B.; STONECYPHER, R.W. Heritability and gain concepts for evaluating breeding systems such as seedling orchards. *Silvae Genetica*, Frankfurt, 15: 76-84, 1966.
- NEI, M. & MURATA, M. Effective population size when fertility is inherited. *Genetical Research*, Cambridge, 8: 257-260. 1966.
- PATERNIANI, E. & MIRANDA F^O, J.B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E. (coordenador) *Melhoramento e produção do milho no Brasil*. Campinas,

- Fund. Cargill, 1(6):202, 1987.
- PATINO-VALERA, F. *Variação Genética em Progenies de E. saligna Smith e sua Interação com Espaçamento*. Piracicaba, 1986. 192p. (Mestrado- ESALQ-USP).
- PINTO Jr., J.E. *Variabilidade Genética em Progenies de uma População de E. urophylla S.T. Blake da Ilha Flores - Indonésia*. Piracicaba, 1984. 164p. (Mestrado- ESALQ-USP).
- QUIJADA, R.M. Ensaio de progenies. In: *IUFRO - Mejora Genética de los arboles forestales*, Roma, p224-30. 1980.
- ROBERTSON, A. Inbreeding in artificial selection programmes. *Genetical Research*, Cambridge, 2: 189-94, 1961.
- SAS Inst. *SAS user's guide: Statistics* Cary, SAS Institute Inc., 1987. 530p.
- SAS Inst. *SAS procedures guide* Cary, SAS Institute Inc., 1987. 530p.
- SHELBOURNE, C.J.A. Predicting genetic improvement from diferent breeding methods. In: *IUFRO-Second World Consultation on Forest Tree Breeding*, Washington, 2 cap. 8/16. 1969.
- SILVA, J.F. *Variabilidade Genética em Progenies de E. camaldulensis Dehnh e sua Interação com Espaçamentos*. Viçosa, 1990. 110p. (Mestrado- UFV).
- SMITH, H.F. A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics*, Cambridge, 7: 240-50. 1936.

- STONECYPHER, R. W.; ZOBEL, B. J. & BLAIR, R. *Inheritance patterns of Loblolly Pines from a Nonselected Population*. Raleigh, N. C. Agric. Exp. Sta. Tech. Bull., n^o 229. 1973 60p.
- TAI, G. C. C. Index selection with desired gains. *Crop Science*, Madison, 17: 182-3. 1977.
- TALLIS, G. M. A selection index for optimum genotype *Biometrics*, Raleigh, 18(1): 120-122, 1962.
- TODA, R. Heritability problems in forest genetics. In: *IUFRO Genetics - Sabrao Joint Symposia*, Tokio, p.1-9. 1972.
- VENCOVSKY, R. Extensão do conceito de Tamanho Efetivo a populações submetidas à seleção. I- Espécies monóicas. *Relatório Científico do Departamento de Genética - ESALQ-USP*, Piracicaba, 10: 223-8, 1976.
- VENCOVSKY, R. Effective size of monoecious populations submitted to artificial selection. *Revista Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto, 1(3): 181-91, 1978.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa In: PATERNIANI, E. (coordenador) *Melhoramento e Produção do Milho no Brasil*. Fund. Cargill, Campinas 1(5): 122-201, 1987.
- WHITE, T. L. & HODGE, G. R. *Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement*. Dordrecht, Kluwer Academic Press, 1989. 367p.
- WILLIAMS, J. S. The evaluation of a selection index. *Biometrics*, Raleigh, 18(3): 375-93, 1962.

WRIGHT, J.W. *Introduction to Forest Genetics*. New York,
Academic Press, 1976. 463p.

WRIGHT, S. Evolution in mendelian populations. *Genetics*,
Baltimore, 16: 97-159, 1931.

ZOBEL, B.J. & TALBERT, J. *Applied Forest Tree
Improvement*. New York, John Willey, 1984. 505p.

APÊNDICES

Apêndice 1

Obtenção do índice

Seja o índice da forma:

$$I = b_e (\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...}) + b_d (\bar{Y}_{ijk} - \bar{Y}_{ij.}),$$

pode-se reescrever os contrastes como:

$$I = b_e \hat{X}_e + b_d \hat{X}_d.$$

Seja $Q = E (g-I)^2$ a esperança dos quadrados dos desvios entre o valor genético real e o predito por I , a estimação passa a ser um problema de se encontrar seus mínimos. As derivadas parciais de Q em função dos coeficientes, igualadas a zero, geram as seguintes equações normais:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial Q}{\partial b_e} = 2 E [(g-I)(-\hat{X}_e)] = 0 \\ \frac{\partial Q}{\partial b_d} = 2 E [(g-I)(-\hat{X}_d)] = 0 \end{array} \right.$$

que implicam em:

$$\left\{ \begin{array}{l} b_e E (\hat{X}_e^2) = E (g\hat{X}_e) \\ b_d E (\hat{X}_d^2) = E (g\hat{X}_d) \end{array} \right.$$

trata-se então de elucidar estas variâncias e covariâncias (lembrando que no caso da seleção recorrente em ambos os sexos deve-se buscar o dobro da correlação entre os valores genéticos da descendência e os valores fenotípicos dos pais):

$$\begin{aligned}
 E(\hat{X}_\theta) &= E(\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...})^2 = E[\bar{Y}_{i..}^2 + \bar{Y}_{...}^2 - 2(\bar{Y}_{i..} \bar{Y}_{...})] \\
 &= \sigma_y^2 + (1/p) \sigma_y^2 - (2/p) \sigma_y^2 \\
 &= \left(\frac{p-1}{p}\right) \sigma_y^2
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 E(\hat{X}_d) &= E(Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij.})^2 = E[Y_{ijk}^2 + \bar{Y}_{ij.}^2 - 2(Y_{ijk} \bar{Y}_{ij.})] \\
 &= \sigma_d^2 + (1/n) \sigma_d^2 - (2/n) \sigma_d^2 \\
 &= \left(\frac{n-1}{n}\right) \sigma_d^2
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 E(g'X_\theta) &= E[g'_{ijk}(\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...})] \\
 &= E[g'_{ijk}(Y_{i11} + \dots + Y_{ijk} + \dots)/(nb) \\
 &\quad - g'_{ijk}(Y_{111} + \dots + Y_{ijk} + \dots)/(nbp)]
 \end{aligned}$$

e, como $E[g'_{ijk} \Sigma Y_{ijk}] = \text{COV}(\mathbf{MF}) + (nb-1) \text{COV}(\mathbf{MTS})$, pois cada uma das p famílias de meio-irmãos tem nb indivíduos e as covariâncias genéticas aditivas entre indivíduos de diferentes famílias são nulas, tem-se:

$$\begin{aligned}
 E(g'X_\theta) &= \left(\frac{p-1}{pnb}\right) E[g'_{ijk} \Sigma Y_{ijk}] \\
 &= \left(\frac{p-1}{pnb}\right) [\text{COV}(\mathbf{MF}) + (nb-1) \text{COV}(\mathbf{MTS})] \\
 &= \left(\frac{p-1}{pnb}\right) [\sigma_g^2 + \left(\frac{nb-1}{4}\right) \sigma_g^2] (1/2)
 \end{aligned}$$

então:

$$E(gX_\theta) = \left(\frac{p-1}{pnb}\right) [\sigma_g^2 + \left(\frac{nb-1}{4}\right) \sigma_g^2] = \left(\frac{p-1}{p}\right) \left[\frac{1+(nb-1)/4}{nb}\right] \sigma_g^2$$

e também:

$$E(g'X_d) = E[g'_{ijk}(Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij.})]$$

$$= E [g'_{ijk} Y_{ijk} - (1/n) g'_{ijk} (Y_{ij1} + \dots + Y_{ijk} + \dots)]$$

$$= \text{COV}(\text{MF}) - (1/n) \text{COV}(\text{MF}) - \left(\frac{n-1}{n}\right) \text{COV}(\text{MTS})$$

$$= \left(\frac{n-1}{n}\right) [\text{COV}(\text{MF}) - \text{COV}(\text{MTS})] = (3/8) \left(\frac{n-1}{n}\right) \sigma_g^2$$

portanto:

$$E(gXd) = (3/4) \left(\frac{n-1}{n}\right) \sigma_g^2$$

ou seja, os coeficientes dos índices são:

$$\left\{ \begin{array}{l} b_e = \left[\frac{1+(nb-1)\rho}{nb} \right] \frac{\sigma_g^2}{\sigma_y^2} \\ b_d = (1-\rho) \frac{\sigma_g^2}{\sigma_d^2} \end{array} \right.$$

Para fins de seleção, é mais simples ranquear as plantas com o seguinte índice equivalente:

$$I'_{ijk} = \bar{Y}_{i..} + q (Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij.})$$

em que $q = b_d/b_e$, ou seja:

$$q = \frac{(1-\rho) \left[\frac{\sigma_g^2}{\sigma_y^2} \right]}{\left[\frac{1+(nb-1)\rho}{nb} \right] \frac{\sigma_g^2}{\sigma_y^2}}$$

ou ainda:

$$q = \left[\frac{(1-\rho)nb}{(1-\rho)+nb} \right] \frac{\sigma_y^2}{\sigma_d^2}$$

que para meio-irmãos traduz-se em:

$$q = \left(\frac{3nb}{3 + nb} \right) \frac{\sigma_y^2}{\sigma_d^2}$$

Progresso genético esperado

O progresso esperado pode ser estimado pela expressão $G_{sc} = k_c \sigma_I^2$, sendo a variância do índice dada por:

$$V(I) = b_e^2 V(\hat{X}_e) + b_d^2 V(\hat{X}_d)$$

$$= \left(\frac{n-1}{n} \right) (1-\rho)^2 \frac{(\sigma_g^2)^2}{\sigma_d^2} + \left(\frac{p-1}{p} \right) \left[\frac{1+(nb-1)\rho}{nb} \right]^2 \frac{(\sigma_g^2)^2}{\sigma_y^2}$$

O progresso fica então:

$$G_{sc} = k_c \sigma_a^2 \sqrt{\left(\frac{n-1}{n} \right) \frac{0.5625}{\sigma_d^2} + \left(\frac{p-1}{p} \right) \left[\frac{1 + 0.25(nb-1)}{nb} \right]^2 \frac{1}{\sigma_y^2}}$$

Eficiência relativa da seleção combinada sobre a seleção sequencial

A eficiência relativa da seleção combinada sobre a sequencial, a intensidades de seleção equivalentes, é dada pela relação:

$$EF = \frac{G_{sc}}{G_{ss}}, \text{ ou seja:}$$

$$EF = \frac{k_c \sigma_a^2 \sqrt{\left(\frac{n-1}{n} \right) \frac{0.5625}{\sigma_d^2} + \left(\frac{p-1}{p} \right) \left[\frac{1 + 0.25(nb-1)}{nb} \right]^2 \frac{1}{\sigma_y^2}}}{k_e \rho \frac{\sigma_a^2}{\sigma_y} + k_d (1-\rho) \frac{\sigma_a^2}{\sigma_d}}$$

ao se multiplicar o numerador e o denominador da expressão por σ_y^2 e adotando agora a variável $Z^2 = (\sigma_y^2 / \sigma_d^2)$, a eficiência pode ser descrita por:

$$EF = \frac{4 k_c \sqrt{\left(\frac{p-1}{p}\right) \left[\frac{1 + (nb-1)\rho}{nb} \right]^2 + \left(\frac{n-1}{n}\right) (1-\rho)^2 (Z^2)}}{k_e + 3 k_d (Z)}$$

ou, para meio-irmãos:

$$EF = \frac{4 k_c \sqrt{\left(\frac{p-1}{p}\right) \left[\frac{1 + 0.25(nb-1)}{nb} \right]^2 + \left(\frac{n-1}{n}\right) 0.5625 (Z^2)}}{k_e + 3 k_d (Z)}$$

Para simplificar a determinação dos mínimos da eficiência como função de Z^2 , procede-se à seguinte substituição de parâmetros (que são constantes para condições experimentais dadas):

$$\left| \begin{array}{l} \alpha = \left(\frac{p-1}{p}\right) \left[\frac{1 + (nb-1)\rho}{nb} \right]^2 \\ \beta = \left(\frac{n-1}{n}\right) (1-\rho)^2 \\ a = \rho k_e \\ w = (1-\rho) k_d \end{array} \right|$$

desta forma:

$$EF(z) = \frac{k_c \sqrt{\alpha + \beta Z^2}}{a + w Z}$$

Agora, prosseguindo com a derivação parcial em relação a Z , sejam o numerador e o denominador duas funções

de Z , respectivamente $A(z)$ e $B(z)$, logo a condição de mínima eficiência é dada por:

$$\frac{\partial EF(z)}{\partial z} = 0 \Rightarrow \frac{\partial A(z)}{\partial z} B(z) = A(z) \frac{\partial B(z)}{\partial z}$$

em que:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial A(z)}{\partial z} = \frac{k_c \beta Z}{\sqrt{\alpha + \beta Z^2}} \\ \frac{\partial B(z)}{\partial z} = w \end{array} \right.$$

ou seja, a EF apresenta mínimos para valores de Z que satisfaçam a:

$$\frac{k_c \beta Z}{\sqrt{\alpha + \beta Z^2}} (a + w Z) = w k_c \sqrt{\alpha + \beta Z^2} \Rightarrow$$

$$a \beta Z + w \beta Z^2 = w \alpha + w \beta Z^2 \Rightarrow$$

$$Z_{\min} = \frac{w \alpha}{a \beta}$$

substituindo "a", "w", " α " e " β ", tem-se:

$$Z_{\min} = \left(\frac{p-1}{p} \right) \left(\frac{n}{n-1} \right) \left[\rho + \left(\frac{1-\rho}{nb} \right) \right]^2 \frac{1}{\rho(1-\rho)} \left(\frac{k_d}{k_e} \right)$$

Suposições

a) p , b e n suficientemente grandes, $k_e = k_d$ (20% de plantas selecionadas):

$$Z_{\min} = \frac{\rho}{(1-\rho)} = \frac{1}{3}$$

$$q_{\min(MI)} \approx 3$$

Adicionalmente, calculou-se a eficiência mínima como segue:

(p, b e n suficientemente grandes)

$$\left| \begin{array}{l} \alpha = \rho^2; \\ \beta = (1-\rho)^2; \\ a = \rho k_e; \\ w = (1-\rho) k_d; \end{array} \right.$$

$$EF_{\min} = \frac{k_e \sqrt{2}}{k_e + k_d}$$

$$EF_{\min} = \frac{2.1543 \sqrt{2}}{2 (1.3998)} = 1.08$$

b) p=100, b=9, n=10, i_e=30% e i_d=10%:

$$Z_{\min} = (1.1) \left\{ \rho + \left(\frac{1-\rho}{90} \right) \right\}^2 \frac{1}{\rho(1-\rho)} \left(\frac{1.54}{1.159} \right) = 0.5202$$

$$q_{\min(MI)} \approx \frac{90}{31}$$

$$\left| \begin{array}{l} \alpha = 6.606875 \times 10^{-2} \\ \beta = 0.50625 \\ a = 0.28975 \\ w = 1.155 \end{array} \right.$$

$$EF_{\min} = 1.1476$$

Apêndice 2

Tamanho efetivo populacional

Seja a população de matrizes do Horto, com as suas respectivas contribuições gaméticas para a formação da próxima geração representadas pelo seguinte diagrama:

ÁRVORE	d(femininos)	g(masculinos)	k(fem.+masc.)
1	d ₁	g ₁	k ₁
2	d ₂	g ₂	k ₂
⋮	⋮	⋮	⋮
S	d _s	g _s	k _s
S+1	0	g _{s+1}	k _{s+1}
⋮	⋮	⋮	⋮
N ₀	0	g _{N₀}	k _{N₀}
MÉDIAS	$\frac{N_1}{N_0}$	$\frac{N_1}{N_0}$	$\frac{2N_1}{N_0}$

Diagrama A.1: Contribuição gamética da população

Precisa-se agora calcular s_k^2 e $\bar{k}$, de modo a se poder empregar a expressão para o N_e dada por Crow e Kimura (1970):

$$N_e = \frac{2 N_t}{(s_k^2 / \bar{k}) (1-\alpha) + (1+\alpha)}$$

Deve-se então lembrar que:

$$s_k^2 = s_d^2 + s_g^2 + 2 \text{Cov}_{dg}, \text{ e também:}$$

$$\bar{k} = \frac{2N_1}{N_0} = \frac{2S \bar{ds}}{N_0}$$

então, com:

$$\left\{ \begin{array}{l} s_d^2 = u s_{ds}^2 + u(1-u) \bar{ds}^2 + (1-u) s_{dns}^2 \\ s_g^2 = v s_{gs}^2 + v(1-v) \bar{gs}^2 + (1-v) s_{gns}^2 \\ 2 \text{Cov}_{dg} = u(1-v) \bar{ds} \bar{gs} \end{array} \right.$$

considerando que na polinização livre a contribuição de pólen dos pais aproxima-se da distribuição binomial; que para a seleção sequencial a s_{ds}^2 é nula e para a seleção combinada pode ser calculada, tem-se que:

$$\left\{ \begin{array}{l} s_k^2 = \frac{S}{N_0} s_{ds}^2 + \frac{S}{N_0} \bar{ds}^2 \left(1 - \frac{S}{N_0} \right) + \frac{S}{N_0} \bar{ds} \\ \bar{k} = 2 \frac{S}{N_0} \bar{ds} \end{array} \right.$$

e portanto:

$$\left[\frac{s_k^2}{\bar{k}} \right] = \frac{1}{2} \left[\frac{s_{ds}^2}{\bar{ds}} + \bar{ds} \left(1 - \frac{S}{N_0} \right) + 1 \right]$$

supondo N_0 bastante grande, $\left(1 - \frac{S}{N_0} \right) \approx 1$,

então, para a Seleção Sequencial, tem-se:

$S = 29$, $s_{ds}^2 = 0$ e $\bar{ds} = 9$, portanto:

$$\left[\frac{s_k^2}{\bar{k}} \right] = \frac{1}{2} (9+1) = 5$$

Considerando desprezíveis os desvios da panmixia ($\alpha=0$), o tamanho efetivo é dado por:

$$N_e = \frac{2 (261)}{5 + 1} = 87$$

Generalização

Para fins de comparação entre os dois esquemas seletivos pode-se expressar o tamanho efetivo como:

$$N_e = \frac{4 N_1}{\frac{s_{ds}^2}{\bar{ds}} + \bar{ds} + 3}$$

a relação entre as expressões para o N_e sob os dois esquemas torna-se então:

$$\frac{N_{e_{sc}}}{N_{e_{ss}}} = \frac{\bar{ds}^* + 3}{\frac{s_{ds}^2}{\bar{ds}} + \bar{ds} + 3}$$

em que $\bar{ds}^*$ é a $\bar{ds}$ sob seleção sequencial.

Apêndice 3

Variâncias associadas às estimativas de herdabilidade

Como em Vello & Vencovsky (1974), partiu-se da seguinte expressão para a variância do quociente:

$$V(x/y) = \left[\sigma_x^2 - 2(x/y)\sigma_{xy} + (x/y)^2 \sigma_y^2 \right] \frac{1}{y^2}$$

A obtenção da estimativa da variância da $\hat{h}_m^2$ é descrita pelos autores, serão desenvolvidas as expressões da $V(\hat{h}_d^2)$ e da $V(\hat{h}_l^2)$; em que x representa o numerador e y o denominador da herdabilidade.

$$V(\hat{h}_d^2)$$

$$\text{seja } \hat{h}_d^2 = \frac{Q_p - Q_e}{rQ_d}, \text{ então}$$

$$V(\hat{h}_d^2) = \left[\sigma_x^2 - 2(\hat{h}_d^2)\sigma_{xy} + (\hat{h}_d^2)^2 \sigma_y^2 \right] \frac{1}{r^2 Q_d^2}$$

e com:

$$\left\{ \begin{array}{l} \hat{\sigma}_x^2 = V(Q_p) + V(Q_e) \\ \hat{\sigma}_y^2 = r^2 V(Q_d) \\ \hat{\sigma}_{xy} = 0 \end{array} \right.$$

tem-se:

$$V(\hat{h}_d^2) = \frac{2}{g1_p + 2} \left[\frac{Q_p}{rQ_d} \right]^2 + \frac{2}{g1_e + 2} \left[\frac{Q_e}{rQ_d} \right]^2 + \frac{2(\hat{h}_d^2)^2}{g1_d + 2}$$

$$v\hat{h}_i^2$$

$$\text{seja } \hat{h}_i^2 = \frac{4(Q_p - Q_e)}{rQ_p + (r-1)Q_e + (r-r/n)Q_d}, \text{ então}$$

$$v(\hat{h}_i^2) = \left[\sigma_x^2 - 2(\hat{h}_i^2)\sigma_{xy} + (\hat{h}_i^2)^2 \sigma_y^2 \right] \frac{1}{y^2}$$

em que:

$$\left| \begin{array}{l} \hat{\sigma}_x^2 = 32 \left[\frac{Q_p^2}{g1_p+2} + \frac{Q_e^2}{g1_e+2} \right] \\ \hat{\sigma}_{xy} = 4 \left[\frac{rQ_p^2}{g1_p+2} + \frac{(r-1)Q_e^2}{g1_e+2} \right] \\ \hat{\sigma}_y^2 = \frac{Q_p^2}{g1_p+2} + \frac{(r-1)^2 Q_e^2}{g1_e+2} + (r-r/n)^2 \frac{Q_d^2}{g1_d+2} \end{array} \right|$$

e a expressão torna-se toda conhecida, pois:

$$y^2 = [r\hat{\sigma}_f^2]^2.$$