



GUILHERME BARBOSA ABREU

**SIMULAÇÃO COMPUTACIONAL NA
AVALIAÇÃO DE ESTRATÉGIAS DE
RECOMBINAÇÃO NA SELEÇÃO
RECURRENTE INTRAPOPULACIONAL EM
EUCALIPTO**

LAVRAS – MG

2011

GUILHERME BARBOSA ABREU

**SIMULAÇÃO COMPUTACIONAL NA AVALIAÇÃO DE
ESTRATÉGIAS DE RECOMBINAÇÃO NA SELEÇÃO RECORRENTE
INTRAPOPULACIONAL EM EUCALIPTO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção de título de Doutor.

Orientador

Dr. Daniel Furtado Ferreira

Coorientador

Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

LAVRAS – MG

2011

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca da UFLA**

Abreu, Guilherme Barbosa de.

Simulação computacional na avaliação de estratégias de recombinação na seleção recorrente intrapopulacional em eucalipto / Guilherme Barbosa de Abreu. – Lavras: UFLA, 2011.

109 p.: il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2011.

Orientador: Daniel Furtado Pereira.

Bibliografia.

1. Melhoramento de plantas. 2. Genética quantitativa. 3.
Eucalyptus. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 634.97342

GUILHERME BARBOSA ABREU

**SIMULAÇÃO COMPUTACIONAL NA AVALIAÇÃO DE
ESTRATÉGIAS DE RECOMBINAÇÃO NA SELEÇÃO RECORRENTE
INTRAPOPULACIONAL EM EUCALIPTO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 04 de julho de 2011.

Dr. Aurélio Mendes Aguiar	Fibria Celulose S.A
Dra. Juliana Erika de Carvalho Teixeira	Fibria Celulose S.A.
Dr. Magno Antonio Patto Ramalho	UFLA
Dra. Flávia Maria Avelar Gonçalves	UFLA

Dr. Daniel Furtado Ferreira
Orientador

LAVRAS – MG

2011

A todos que contribuíram para a realização deste trabalho

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À minha família, pelo apoio e incentivo.

Aos amigos, que sempre estiveram presentes nas horas boas e ruins.

À Luly, pelo amor, incentivo, tranquilidade e compreensão em todos os momentos.

Ao grande amigo Fernando, pela grande ajuda na programação da simulação e ao professor Júlio, pelas correções feitas na mesma.

Ao professor e orientador Daniel, pela paciência, ajuda e presença nos momentos difíceis.

Ao professor e orientador Magno, exemplo de competência e dedicação como professor e pesquisador, pelos sábios ensinamentos, paciência e disponibilidade em todos os momentos, amizade e apoio.

Ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade para realização do trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

Aos professores, pelos ensinamentos transmitidos e aos funcionários do Departamento de Biologia pela prazerosa convivência.

Aos colegas do Núcleo de Estudos de Genética pelo convívio e aprendizado.

Aos membros da banca, pela disponibilidade e pelas valiosas sugestões para a melhoria do trabalho.

A todos que estiveram presentes e contribuíram para que mais essa etapa fosse vencida, **MUITO OBRIGADO!**

RESUMO

A seleção recorrente intrapopulacional (SRI) tem-se mostrado um método de melhoramento promissor no eucalipto, principalmente por ser mais fácil de ser conduzido quando comparado com a seleção recorrente recíproca. Porém, as estratégias de recombinação na SRI não estão muito bem definidas. Sendo assim, o objetivo do presente trabalho foi verificar a eficiência de diferentes métodos de recombinação na seleção recorrente intrapopulacional. Para isso foi utilizada simulação computacional, considerando diferentes herdabilidades (0,1; 0,5; 1), diferentes frequências alélicas iniciais (0,2; 0,8) e as interações alélicas sem dominância e dominância completa. A população inicial foi constituída de 1000 indivíduos, onde foram selecionados aleatoriamente os indivíduos para o início do ciclo zero. Esses indivíduos foram inter cruzados dois a dois. Foram efetuadas três estratégias de seleção e, conseqüentemente, três métodos de recombinação, ou seja, recombinar os melhores indivíduos selecionados dentro das melhores progênies; os melhores indivíduos selecionados independente de sua genealogia; ou os pais que geraram as melhores progênies selecionadas. Constatou-se que a recombinação dos melhores indivíduos, independente de sua genealogia e dos melhores indivíduos dentro das melhores progênies, proporcionaram ganhos superiores à recombinação envolvendo os genitores que originaram as melhores progênies.

Palavras-chave: Melhoramento de plantas. Genética quantitativa. *Eucalyptus*.

ABSTRACT

The intrapopulation recurrent selection (SRI) has been shown to be a promising method in eucalyptus breeding, mainly because it is easier to be conducted when compared with the reciprocal recurrent selection. However, recombinations in SRI strategies are not well defined. Therefore, the objective of this study was to evaluate the efficiency of different methods of recombination in intrapopulation recurrent selection. For this we used computer simulation considering different heritabilities (0,1; 0,5; 1,0), different initial allele frequencies (0,2; 0,8) and allelic interactions without dominance and complete dominance. The initial population consisted of 1000 individuals, where individuals were randomly selected to start the cycle zero. These individuals were intercrossed in pairs. We made three selection strategies and consequently three recombination methods: recombining the best individuals selected within the best progenies; selected the best individuals regardless of their pedigree or; parents that yielded the best selected progenies. It was found that recombination of the best individuals regardless of their pedigree and the best individuals within the best progenies were better than parents who originated the best progenies.

Keywords: Plant breeding. Quantitative genetics. *Eucalyptus*.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	9
2	REFERENCIAL TEÓRICO	12
2.1	Sucesso do melhoramento do eucalipto no Brasil	12
2.2	Métodos de seleção no eucalipto	13
2.3	Técnicas de produção de sementes híbridas	15
2.4	Emprego da clonagem no melhoramento do eucalipto	17
2.5	Seleção recorrente	18
2.5.1	Seleção recorrente recíproca (SRR)	21
2.5.2	Seleção recorrente intrapopulacional (SRI)	24
2.6	Populações sintéticas	27
2.7	Uso de simulação computacional no melhoramento de plantas	30
3	MATERIAL E MÉTODOS	35
3.1	Obtenção dos indivíduos da população	35
3.2	Seleção e recombinação dos indivíduos do ciclo zero	38
3.3	Seleção das progênes do ciclo zero e estratégias de recombinação ..	39
3.4	Estimativas do ganho com a seleção nos diferentes métodos	40
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	44
5	CONCLUSÃO	74
	REFERÊNCIAS	75
	APÊNDICES	81
	ANEXOS	104

1 INTRODUÇÃO

A eucaliptocultura tem importante papel no agronegócio brasileiro pela sua utilização na produção de carvão vegetal, celulose, postes, mourões, laminação, serraria e outros (RESENDE et al., 2005). O sucesso dessa cultura no Brasil se deve ao melhoramento genético, que, aliado às áreas de nutrição, manejo e proteção florestal, propiciaram que o país se transformasse no maior produtor de eucalipto do mundo em curto espaço de tempo (VILLARI, 2010).

O melhoramento do eucalipto começou nos primeiros anos do século XX, com a introdução de algumas espécies e procedências. A partir de 1940, teve início o programa de melhoramento. Esse se intensificou depois de 1960 e, sobretudo, com a seleção de indivíduos superiores e a *posteriori* clonagem (ASSIS, 1996). O uso de clones não só aumentou a produtividade, como também facilitou o manejo em virtude da uniformidade de plantas, auxiliando, assim, na minimização dos custos do processo industrial e, também, qualidade do produto.

A estratégia de obtenção de clones até recentemente era predominantemente por meio de seleção de indivíduos nos plantios comerciais. O sucesso inicial foi grande, contudo, a “reamostragem” na mesma população não possibilita ganhos futuros (BISON et al., 2004). Assim, é necessária a condução de um programa de seleção recorrente visando ao aumento da frequência de indivíduos superiores.

A princípio imaginou-se que os melhores clones eram provenientes do cruzamento entre plantas de espécies diferentes de eucalipto e que deveria ser realizada a seleção recorrente recíproca (SSR). No entanto, a SRR só é aconselhável se a dominância for muito expressiva no controle dos caracteres de interesse (RESENDE, 2002). Os trabalhos disponíveis não evidenciam que a dominância seja muito expressiva para vários caracteres do eucalipto, inclusive

volume de madeira (BISON et al., 2004). Por essa razão, o emprego da SRR começou a ser questionada. Pela maior facilidade de condução e a possibilidade de envolver na geração da população sintética mais de duas espécies de *Eucalyptus*, a ênfase deve ser direcionada na seleção recorrente intrapopulacional (SRI).

No passado a SRI foi intensamente utilizada visando ao melhoramento de espécies puras com progênies de meios irmãos (CASTRO, 1992; MARQUES JÚNIOR, 1995). Na condução da SRI eram propostas duas alternativas para a recombinação das melhores progênies. Uma delas envolvia o inter cruzamento dos melhores indivíduos dentro das melhores progênies. Esse procedimento, embora de fácil aplicação, tem alguns inconvenientes, ou seja: se forem avaliadas muitas progênies e aplicada forte intensidade de seleção, são geradas muitas clareiras, dificultando a recombinação entre os indivíduos selecionados. Além do mais se a seleção for precoce, não há como comprovar sua eficiência uma vez que a maioria das árvores são abatidas. Outra alternativa seria o uso de sementes remanescentes. Nesse caso, após a seleção precoce, plantas das melhores progênies provenientes de sementes remanescentes seriam cultivadas em um lote isolado. Desse modo, por ocasião do florescimento, o experimento já teria mais alguns anos e o desempenho das progênies selecionadas poderia ser confirmado. Nesse caso a recombinação pode ser muito melhor do que na situação anterior.

Com as facilidades das hibridações artificiais no eucalipto (ASSIS, 2007) tornou-se viável o emprego de progênies de irmãos completos – germanos (IG). Adicionalmente os melhores indivíduos das melhores progênies estão sendo clonados para avaliação mais intensiva nos testes clonais. E assim, podem-se ter várias cópias da mesma árvore, também, para a recombinação. Inclusive por ocasião da recombinação, o teste clonal poderá ser avaliado precocemente e só recombinar progênies/indivíduos cujos clones estão sendo

realmente os melhores. Nessa situação a recombinação é muito mais eficiente, pois, os cruzamentos das melhores progênies/clones são direcionados.

O que se questiona é qual a melhor opção: recombinar o próprio indivíduo que foi clonado ou voltar nos genitores desses clones e proceder o inter cruzamento. Também questiona-se, na recombinação o desempenho da progênie deve ser considerado ou se deve utilizar apenas a informação do indivíduo que foi selecionado.

A resposta para esse questionamento é praticamente impossível sob condições de campo, em função do tempo e espaço necessários para se obter uma resposta conclusiva. A alternativa é o emprego da simulação computacional, pois, ela possibilita a geração de vários tipos de população e, sobretudo, de se avaliar a resposta a médio e longo prazo.

Diante do exposto, o objetivo desse trabalho foi verificar, por meio de simulação computacional, qual a melhor estratégia de recombinação na seleção recorrente intrapopulacional de eucalipto, utilizando progênies de IG.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Sucesso do melhoramento do eucalipto no Brasil

Com o intuito de suprir as necessidades de dormentes e carvão da Companhia Paulista de Estradas de Ferro, as primeiras procedências de eucalipto foram introduzidas no Brasil no início de século XX por Edmundo Navarro de Andrade, considerado o pioneiro do reflorestamento no Brasil. Esse mesmo silvicultor, junto com pesquisadores do IAC (Instituto Agrônomo de Campinas), iniciou, em 1941, um programa de melhoramento de eucalipto no país que previa a seleção de árvores superiores e a seleção de mudas no viveiro (ESTOPA, 2006). A partir de então o Brasil se destaca no cenário mundial por possuir excelente desempenho no cenário florestal, fruto de pesquisas realizadas por empresas públicas e privadas (VILLARI, 2008).

Para mostrar os ganhos obtidos na cultura do eucalipto no Brasil será utilizado o exemplo da V&M Florestal. Essa empresa, após os trabalhos de introdução de espécies selecionadas, em 1984, direcionou os esforços do melhoramento para a seleção massal de indivíduos superiores e seleção com famílias de meios-irmãos dentro dessas espécies. Identificadas as melhores populações e os melhores indivíduos nos testes de progênies, foram implantados os campos de recombinação genética, com o objetivo de produzir sementes mais adaptadas às condições de atuação da empresa. Nesse período, o método de melhoramento utilizado foi o de seleção recorrente intrapopulacional. Esse procedimento auxiliou a obtenção de populações com base genética ampla e, também, supriu a empresa com sementes melhoradas. Essa estratégia, juntamente com as ações nas demais áreas de pesquisa (nutrição, manejo e proteção florestal), possibilitou um ganho expressivo na produtividade, passando de 18 m³/ha/ano em 1998, para 36 m³/ha/ano em 2007, dobrando a

produtividade, o que equivale a um ganho de 11,11% ao ano (ANDRADE, 2007).

Esse exemplo da V&M Florestal mostra que, mesmo para uma cultura perene como o eucalipto, a utilização de estratégias adequadas e previamente planejadas de melhoramento, permite, em um período de tempo relativamente curto, aumentar expressivamente a produtividade da cultura.

2.2 Métodos de seleção no eucalipto

Em um programa de melhoramento vegetal, principalmente em espécies perenes, as estratégias devem ser muito bem planejadas para que se otimize o máximo possível os ganhos, tanto para a produtividade volumétrica da madeira, forma do tronco e qualidades desejáveis de madeira para diferentes fins, quanto para resistência a doenças, insetos e condições ambientais adversas (ODA et al., 2007).

No início, como já comentado, o melhoramento do eucalipto era feito por meio de testes de procedência, em que as melhores árvores eram selecionadas utilizando a seleção massal com o objetivo de produzir sementes melhoradas (RESENDE, 2002). Posteriormente, com o domínio das técnicas de clonagem, as árvores superiores começaram a ser selecionadas com o intuito de gerar clones. A identificação de clones superiores requer métodos de seleção eficientes, visando à maximização do ganho genético em relação às características de interesse (ODA et al., 2007).

Diversos métodos de seleção têm sido empregados em eucalipto, entre eles estão a seleção massal (FREITAS et al., 2009) e a seleção entre e dentro de famílias (FREITAS et al., 2009; MARTINS et al., 2005; ROSADO et al., 2009).

A seleção massal é, entre os métodos de melhoramento conhecidos, o método mais simples e antigo. Este método possui algumas vantagens além da

facilidade de condução e a rapidez de cada ciclo seletivo: é possível aplicar uma forte intensidade de seleção; a duração da seleção massal é feita em apenas uma geração; a proporção da variância aditiva, ou seja, o controle parental é de $\frac{1}{2}$, se a seleção é efetuada após a polinização e de 1, se for possível antes da polinização, quando são eliminadas as plantas não selecionadas, impedindo que estas passem seus alelos à próxima geração. Sendo assim, a seleção massal explora maior proporção da variância aditiva que a maioria dos procedimentos que utilizam teste de progênie (SOUZA JÚNIOR, 2001).

Em experimentos de avaliação de progênies, pode-se adotar a seleção em dois estágios distintos. Na seleção entre e dentro de progênies, inicialmente, selecionam-se as melhores progênies e, em seguida, os melhores indivíduos dentro delas. Este tipo de seleção é apresentado por Cotterill e Dean (1990). Os autores argumentam que se deve obter o ranking das médias das progênies, procedendo-se à seleção das melhores. Posteriormente são selecionados os melhores indivíduos dentro das melhores progênies. Uma das críticas que se faz a esse tipo de seleção é o fato de indivíduos superiores de progênies intermediárias ou indivíduos intermediários de progênies superiores não serem eventualmente considerados na seleção (FREITAS et al., 2009).

Na cultura do eucalipto, alguns trabalhos têm sido realizados com o objetivo de comparar as diferentes estratégias de seleção. Um deles, feito com *Eucalipto urograndis*, teve como objetivo comparar as estimativas dos ganhos genéticos considerando-se seleção massal, seleção massal estratificada, seleção entre e dentro de progênies e seleção combinada, em três locais (FREITAS et al., 2009). Os autores concluíram que essas diferentes estratégias de seleção apresentaram estimativas semelhantes de ganhos genéticos, em razão dos valores elevados das estimativas de variabilidade genética e herdabilidades.

Com o intuito de comparar a seleção dos melhores indivíduos, Furtini (2011) realizou um trabalho comparando a seleção pelo método BLUP (melhor

predição linear não viesada) com diferentes estratégias, envolvendo seleção massal, seleção massal estratificada, seleção entre e dentro de progênes e seleção combinada em testes de progênes de *Eucalyptus*. Para isso, foram avaliadas 192 progênes, utilizando-se o delineamento experimental látice 14 x 14 com 40 repetições, sendo as parcelas constituídas por uma planta. Constatou-se que a coincidência entre os indivíduos identificados pelo BLUP e os da seleção combinada, seleção massal e massal estratificada é de maior magnitude quando se compara o BLUP com a seleção entre e dentro de progênes. Contudo, todas as estratégias avaliadas apresentam estimativas semelhantes de ganhos genéticos.

Para comprovar qual método é mais eficiente em selecionar os melhores indivíduos, o verdadeiro valor genético dos mesmos deve ser conhecido, por isso o uso de experimentos de campo para tal comprovação não é muito eficiente, pois existem muitos fatores que afetam sua precisão, principalmente para caracteres controlados por muitos genes. Para contornar esse problema o uso de simulação computacional se mostra uma ferramenta poderosa, pois, verifica-se qual é o valor genético dos indivíduos e com isso pode-se concluir qual método é mais eficiente.

2.3 Técnicas de produção de sementes híbridas

O melhoramento genético do eucalipto possui inúmeras vantagens, possibilitando ganhos elevados. Dentre essas vantagens, pode-se citar a facilidade de cruzamentos entre as diferentes espécies do gênero *Eucalyptus*, processo conhecido como hibridação interespecífica, que tem se constituído na forma mais rápida e eficiente de obtenção de ganhos genéticos no melhoramento de espécies de *Eucalyptus*, com reflexos diretos e expressivos na indústria de base florestal. A busca de complementaridade nas características tecnológicas da

madeira, a tolerância a estresses bióticos e abióticos, bem como a manifestação da heterose, verificada em vários cruzamentos híbridos, constituem os principais meios para se produzir indivíduos superiores em crescimento, adaptação e qualidade da madeira (ASSIS; MAFIA, 2007).

Como exemplo de hibridação bem sucedida pode-se citar o exemplo do urograndis, produzido pela hibridação do *Eucalyptus grandis* e o *Eucalyptus urophylla*, que é um dos híbridos mais conhecidos e usados no país, pois, reúne boas características do *E. grandis* (crescimento e qualidade da madeira) e do *E. urophylla* (adaptação e resistência a doenças, principalmente ao fungo causador do cancro do eucalipto). Outras espécies de eucalipto como *E. camaldulensis*, *E. tereticornis* e *E. cloeziana*, também, podem ser utilizadas para a hibridação interespecífica podendo, assim, ampliar a base genética e, também, possibilitar o melhoramento para diversos caracteres (BISON et al., 2009).

Em decorrência da importância crescente de realizar cruzamentos controlados e promover a recombinação de forma mais eficiente, as técnicas utilizadas para se realizar a hibridação foram evoluindo ao longo dos anos (PEREIRA et al., 2002).

Um dos primeiros passos dados foi o desenvolvimento das técnicas de coletas, beneficiamento e armazenamento de pólen por um período considerado. Tais avanços possibilitaram a realização de cruzamentos entre espécies que florescem em diferentes épocas do ano (ASSIS, 1996; PEREIRA et al., 2002).

Outro passo dado, importante para produção de sementes híbridas, foi à descoberta do indutor de florescimento (Paclobutrazol). Tal mecanismo tem permitido reduzir de forma expressiva o tempo necessário para condução de cada geração, durante o processo de melhoramento e, com isso, aumentar os ganhos genéticos obtidos por ano (ASSIS, 2007).

A descoberta da técnica denominada de OSP (One Stop Pollination), que consiste no corte transversal ou longitudinal do pistilo induzindo a receptividade da flor na antese, foi outro grande avanço obtido para condução dos programas de hibridação (HARBARD et al., 2000). Associando-se essa técnica à descoberta, feita em Portugal, de que a receptividade induzida do estigma poderia ser obtida antes da antese, simplesmente, pelo corte do pistilo (TRINDADE et al., 2001), foi desenvolvida uma nova metodologia de cruzamentos controlados chamada Protogenia Artificial Induzida (PAI) (ASSIS, 2007). Essa técnica consiste em remover o topo do opérculo em nível de botão floral. Cortando-se o terço superior do pistilo, no estágio de pré-antese, o pistilo torna-se receptivo, permitindo que seja realizada a polinização imediatamente após a indução. Essa nova metodologia permite reduzir o número de visitas e, com isso, produzir sementes híbridas com maior facilidade e em menos tempo. Isso elimina a necessidade de emasculação e viabiliza a obtenção de maior quantidade de sementes por operador (ASSIS; MAFIA, 2007).

2.4 Emprego da clonagem no melhoramento do eucalipto

Na cultura do eucalipto, a possibilidade de propagação vegetativa, ou clonagem, das árvores superiores, permite que a variância genética total (aditiva e não aditiva) seja capitalizada imediatamente, resultando em maiores ganhos dentro de uma mesma geração de seleção (FEHR, 1987). Outra vantagem que a clonagem propicia é a uniformidade das florestas, o que, do ponto de vista industrial, apresenta grandes benefícios, tanto na minimização dos custos do processo industrial quanto na qualidade do produto.

É importante mencionar que os avanços genéticos obtidos logo no início da descoberta das técnicas de clonagem foram excepcionais, principalmente, porque as empresas dispunham de milhões de plantas oriundas de propagação

sexuada e, evidentemente, aplicava-se uma forte intensidade de seleção, o que permitia a seleção de clones com média elevada, proporcionando ganhos expressivos logo de imediato. Tanto é assim que a produtividade de madeira passou de 20 m³/ha/ano em 1960 para 40 m³/ha/ano em 1998 (VENCOVSKY; RAMALHO, 2000).

Todavia, deve-se ressaltar que a seleção clonal é uma técnica de “fim de linha”, isto é, proporciona o máximo de ganho em uma única geração, mas, a partir daí, nenhum ganho adicional é conseguido. Sendo assim, para assegurar o desenvolvimento de clones com desempenho superior aos já existentes, é importante que, além da seleção clonal, sejam conduzidos programas de melhoramento sexuado (ASSIS, 1996).

Na verdade, tudo indica que essas duas técnicas se complementam. Pois, se por um lado a clonagem é a forma mais rápida e eficiente de incorporar esses ganhos ao processo produtivo, por outro lado, a recombinação e segregação geram variabilidade, permitindo o desenvolvimento de novos clones com desempenho superior aos já existentes (ASSIS; MAFIA, 2007; RAMALHO, 1994).

2.5 Seleção recorrente

A identificação e clonagem de indivíduos superiores nos plantios comerciais tem sido uma técnica corriqueira, proporcionando grandes avanços genéticos no melhoramento florestal. Entretanto, como já enfatizado, a seleção clonal é uma técnica de “fim de linha”, em que ganhos adicionais não serão obtidos (ASSIS, 1996). Dessa forma, é necessário estabelecer um programa contínuo de melhoramento, em que as populações sejam submetidas a sucessivos ciclos de seleção e recombinação, ou seja, seleção recorrente (FERREIRA, 1992; RAMALHO, 1994).

O termo seleção recorrente foi sugerido em 1945 por Shull, para definir qualquer processo cíclico que envolva seleção de indivíduos e/ou progênes superiores, seguida de recombinação, formando as novas populações. O objetivo desse procedimento é aumentar a frequência dos alelos favoráveis para características quantitativas, sem reduzir a variabilidade genética (GERALDI, 2005; SOUZA JÚNIOR, 2001).

Ao contrário da clonagem, a seleção recorrente permite obter ganhos de médio a longo prazo. Existem vários argumentos que justificam o seu emprego. Por exemplo, quando se realiza a hibridação entre vários genitores, a probabilidade de reunir em um genótipo todos os alelos favoráveis em apenas um ciclo de intercruzamento é muito pequena. Considerando n locos segregando, na melhor das hipóteses, a probabilidade de encontrar uma planta com todos os alelos favoráveis na geração F_2 é dada pela seguinte expressão: $P=(1/4)^n$. Observa-se que à medida que o número de genes aumenta, a probabilidade de encontrar o genótipo desejado reduz-se consideravelmente (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2001).

São encontradas na literatura algumas vantagens em realizar ciclos de seleção e recombinação, como: obtenção de maior variabilidade genética pelo intercruzamento de múltiplos genitores; maior oportunidade de recombinação genética, em função dos sucessivos ciclos de cruzamentos; maior eficiência no acúmulo de alelos favoráveis, em virtude do processo repetitivo de seleção; e viabilidade de incorporação de germoplasma exótico na população. O método, ainda, permite a obtenção de genótipos superiores a cada ciclo seletivo e inclusão de novas linhagens no processo de recombinação (GERALDI, 1997).

A seleção recorrente é classificada em dois tipos: seleção recorrente intrapopulacional (SRI) e seleção recorrente interpopulacional ou recíproca (SRR). Nos dois casos, estão envolvidas basicamente três etapas: a) obtenção de famílias; b) avaliação das famílias em experimentos com repetições e c)

recombinação das famílias superiores ou de plantas relacionadas a essas para a formação da população melhorada (HALLAUER, 1992).

Apesar dessas etapas, todo método de seleção recorrente inicia-se com a formação da população base. Nessa fase, deve-se dar ênfase à escolha dos genitores, os quais devem apresentar expressões fenotípicas desejáveis para o maior número de caracteres de interesse, possibilitando, dessa forma, associar média alta e nível de variabilidade genética satisfatório, condições indispensáveis para obter sucesso no melhoramento genético (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2001).

O número de genitores envolvidos, não só na obtenção da população base, mas também na recombinação dos sucessivos ciclos, merece maior atenção. Se for um número muito grande, a probabilidade de encontrar todos os genitores com boa expressão para o caráter é baixa. Além do mais, a chance de reunir os alelos favoráveis de todos os genitores é muito pequena, ou seja, logo na avaliação das progênes do primeiro ciclo, os alelos de grande parte dos genitores utilizados poderão ser perdidos. Se o número for muito pequeno, a probabilidade de associar o maior número de alelos favoráveis para o caráter em questão também é pequena. O ideal é utilizar entre 10 a 20 genitores (VIEIRA et al., 2005).

Uma vez escolhidos os genitores, é necessário definir como esses deverão ser inter cruzados para gerar a população base. Há algumas opções, relatadas na literatura, para proceder à recombinação (RAMALHO, 1997; RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993; RANGEL; NEVES, 1997; WANG et al., 1996; WERNER; WILCOX, 1990). Obtida a população base, a próxima etapa envolve a avaliação e a seleção dos indivíduos ou progênes, que poderá ser fenotípica (massal) ou utilizando algum tipo de família (SOUZA JÚNIOR, 2001).

Escolhidas as melhores progênes e/ou indivíduos, essas deverão ser inter cruzadas, visando à obtenção da população do ciclo seguinte. Nessa fase, o uso de um número adequado de indivíduos que irão formar a população melhorada é de grande importância, em consequência da manutenção do tamanho efetivo populacional. Assim, o melhorista deve estar atento, não apenas para a seleção de indivíduos superiores, como também deve evitar a perda de alelos que contribuam positivamente para um melhor comportamento geral da população. Contudo, como já comentado, esse número não precisa ser alto, porque não há chance de avaliar um número excessivo de progênes (CORDEIRO, 2001).

2.5.1 Seleção recorrente recíproca (SRR)

A SRR visa o melhoramento da média do cruzamento entre duas populações divergentes. O método tem como princípio melhorar simultaneamente a média do valor genético aditivo interpopulacional das duas populações, bem como a heterose do cruzamento entre as mesmas (SOUZA JÚNIOR, 2001). Apesar de se mostrar geneticamente eficiente, o método não alcançou boa aceitação, por apresentar dificuldades técnicas na sua execução (RESENDE, 2002). Na Figura 1 é apresentado o método de melhoramento proposto por Resende (2002) para a seleção de híbridos interespecíficos.

Essas questões de ordem prática devem ser consideradas quando se compara a SRR com a SRI, principalmente no melhoramento de espécies perenes. Os principais entraves levantados são: maior custo, maior intervalo de gerações, menor intensidade de seleção e menor tamanho efetivo populacional associado à SRR (RESENDE, 2002).

Além do mais, a utilização da SRR só se justifica quando existe dominância na expressão do caráter. Até há pouco tempo, acreditava-se que,

para a maioria dos caracteres de importância econômica do gênero *Eucalyptus*, a dominância fosse expressiva. Contudo, pesquisas têm mostrado resultados divergentes. Para densidade e teor de lignina, por exemplo, a dominância praticamente não ocorre (ASSIS, 2001; BISON et al., 2006). No caso do volume, tem-se observado heterose, porém, com magnitude não muito expressiva (BISON et al., 2006). Em um levantamento feito por Bouvet, Saya e Vignerón (2009) com *Eucalyptus*, o efeito de dominância foi menos pronunciado, sendo a relação σ_D^2 / σ_A^2 menor que 1 em 23 dos 37 trabalhos. A relação, contudo, variou com o tipo de característica, sendo maior para características de crescimento e menor para qualidade da madeira. Segundo os autores, a preponderância da σ_D^2 sobre a σ_A^2 não parece ser correlacionada com os cruzamentos interespecíficos, uma vez que as estimativas de σ_D^2 / σ_A^2 no cruzamento de *E. globulus* x *E. nitens* ou *E. urophylla* x *E. grandis* não são maiores que aquelas obtidas para espécies puras. Comentam também que a σ_D^2 é particularmente expressiva em áreas marginais, ou seja, aquelas que não são utilizadas para a agricultura. Contudo, o número de resultados, além de pequeno para generalização, envolve, na maioria dos casos, pequeno número de genitores.

Além da dominância, segundo Resende (2002), a SRR será superior à SRI quando a soma das frequências alélicas das duas populações for menor que 1 ($p_1 + p_2 < 1$), com qualquer nível de dominância e até mesmo ausência. Quando as frequências alélicas das duas populações são altas ($p_1 + p_2 > 1$), a SRR só será superior à SRI para graus de dominância média a altas. Acredita-se que com o melhoramento intrapopulacional exercido nas espécies *per se* de eucalipto, a frequência alélica da maioria das populações sejam superiores a 0,5 para vários caracteres de interesse.

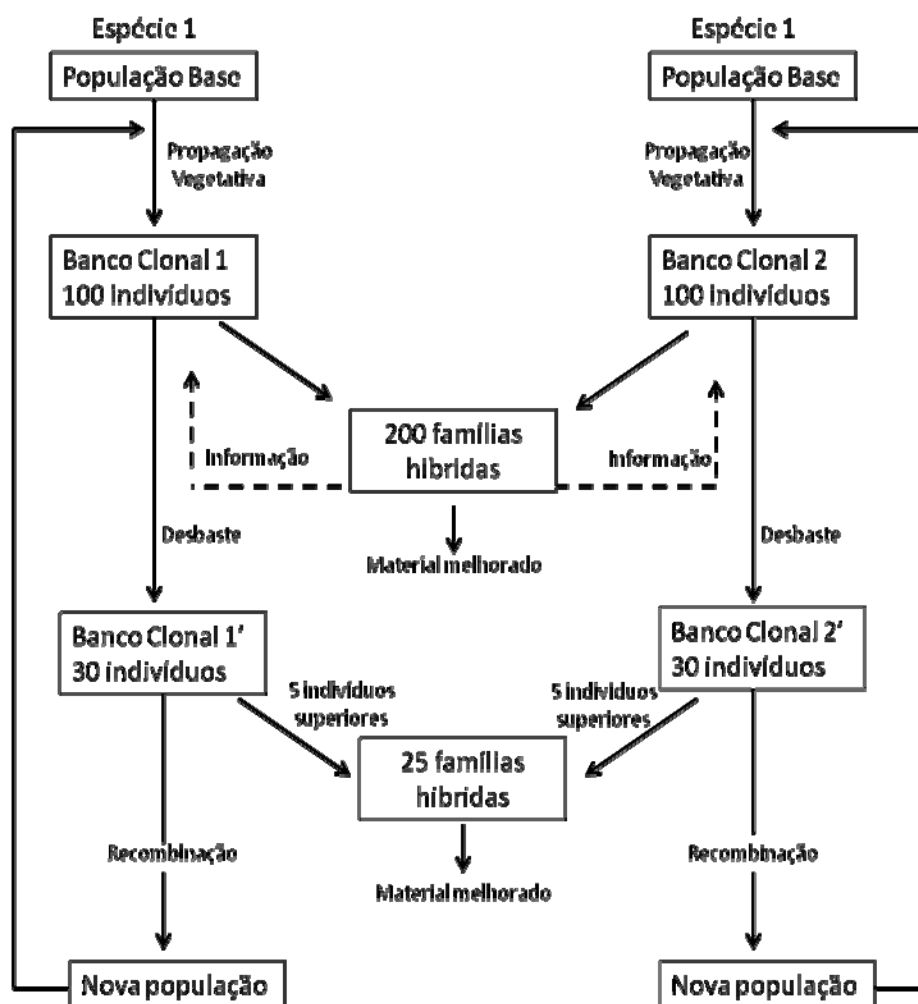


Figura 1 Esquema de melhoramento para a seleção de híbridos interpopulacionais proposto por Resende (2002)

Assim, para emprego de uma ou outra estratégia de melhoramento, é necessário ter os objetivos bem claros, conhecer a natureza dos caracteres de interesse e levar em consideração o tempo necessário para completar um ciclo de melhoramento. De acordo com essas informações, coloca-se em dúvida a eficiência da SRR para o eucalipto.

2.5.2 Seleção recorrente intrapopulacional (SRI)

Na SRI, o objetivo é melhorar o desempenho *per se* das populações. Isso pode ser realizado de duas maneiras: seleção fenotípica (massal) e seleção utilizando famílias. A seleção massal foi amplamente utilizada no melhoramento do eucalipto, embora com denominação diferente, como por exemplo, áreas de produção de sementes - APS's (ASSIS, 1996). Essas são áreas isoladas, em que, somente as plantas com fenótipos superiores são mantidas para a produção de sementes. Desse modo, são efetuadas seleção e recombinação, simultaneamente. O processo pode se repetir indefinidamente.

Esse método é o mais simples e há possibilidade de se utilizar alta intensidade de seleção sem reduzir a variabilidade da população. A sua principal restrição é a dificuldade de se proceder a uma seleção eficiente por causa da variação ambiental. Algumas estratégias têm sido propostas para contornar esse problema, tais como: seleção massal estratificada e uso de testemunhas intercalares (COTTERILL; DEAN, 1990).

A seleção recorrente utilizando famílias pode envolver progênies endógamas ou não endógamas. As endógamas são provenientes de autofecundação, isto é, S_1 , S_2 . As não endógamas incluem as progênies de meios-irmãos e irmãos-germanos. Em se tratando do melhoramento de espécies florestais, predomina o uso de progênies de meios-irmãos, principalmente, pela sua simplicidade e pelo fato de não envolver polinização controlada. Entretanto, o uso de outros tipos de progênies como irmãos germanos e de S_1 , deve ser incrementado (RAMALHO, 1994).

Existem várias maneiras de promover a recombinação dos indivíduos selecionados. Uma delas é utilizando as árvores do próprio experimento. Após a coleta e análises dos dados, as famílias com pior desempenho são eliminadas, e nas melhores famílias, são eliminados os indivíduos com pior desempenho.

Dessa forma recombinando-se somente os melhores indivíduos das melhores famílias. Contudo, esse procedimento possui uma limitação séria, sobretudo, quando é avaliado um grande número de famílias e aplica-se alta intensidade de seleção, que é a formação de enormes clareiras no experimento e, com isso, a recombinação fica prejudicada.

Outra forma de promover a recombinação é utilizando sementes remanescentes. Nesse caso, pode-se realizar uma avaliação precoce no experimento e, logo em seguida, implantar um lote de recombinação apenas com as sementes das famílias selecionadas. Quando esse lote começar a florescer, procede-se nova avaliação no experimento e, se necessário, eliminam-se algumas famílias no lote de recombinação com pior desempenho. Nesse caso, torna-se a recombinação mais homogênea.

Outra opção de recombinação é por meio da clonagem dos indivíduos superiores do experimento e plantio desses em lotes isolados para se proceder à recombinação. Adicionalmente, os clones selecionados podem ser avaliados mais extensivamente e, posteriormente, utilizados em plantios comerciais. Apesar da recombinação ser mais eficiente, só se tem o controle parental do lado feminino, reduzindo, assim, o ganho pela metade. Além do mais, parte das sementes poderá ser proveniente da autofecundação (ASSIS, 1996).

Com a utilização da técnica de enxertia e hibridação, pode-se melhorar ainda mais a eficiência de recombinação. Nesse caso, procede-se a uma avaliação precoce aos dois anos. Após análise dos dados, realiza-se a seleção entre e dentro das progênies. As árvores identificadas como superiores são enxertadas e mantidas no pomar de hibridação. Quando elas iniciam o florescimento, realiza-se uma segunda avaliação e seleção. As árvores comprovadamente superiores são mantidas no pomar de hibridação e inter cruzadas para gerar a população melhorada.

A seleção recorrente intrapopulacional utilizando progênies apresenta maior eficiência em relação à seleção fenotípica. Geralmente, as progênies são avaliadas em experimentos com repetição. Isso faz com que as médias das famílias sejam obtidas com maior precisão do que as observações individuais. Além disso, os experimentos podem ser instalados em vários ambientes, permitindo que o efeito da interação genótipos x ambientes seja considerado na seleção (SOUZA JÚNIOR, 2001).

No melhoramento genético do eucalipto já foram obtidos avanços significativos em termos de produtividade de madeira, entretanto, não foi alcançado o limite máximo de seleção para o caráter. Todavia, o grande salto a ser dado será com relação às características tecnológicas da madeira, as quais são controladas por alelos predominantemente de efeitos aditivos (ASSIS, 2001).

Dessa forma, parece que a maior eficiência na condução de um programa de melhoramento do eucalipto recai sobre a SRI. Entretanto, as características de importância (volume, densidade, lignina, extrativos) encontram-se em diferentes espécies, tornando necessária a condução de trabalhos para obtenção de híbridos interespecíficos.

Nesse contexto, a melhor alternativa para estabelecer um programa contínuo de melhoramento, é a obtenção de uma população sintética, ou seja, obter um composto de indivíduos ou clones previamente identificados como superiores e a partir daí estabelecer um programa de seleção recorrente intrapopulacional sintética (SRIPS). Nesse caso, os indivíduos ou clones não necessariamente são oriundos de uma única espécie (RESENDE et al., 2005).

2.6 Populações sintéticas

População sintética pode ser definida como sendo uma população originada do cruzamento de diferentes indivíduos melhorados, ou seja, nessa população só entrará indivíduos já testados e com alto desempenho, que no caso do eucalipto seriam clones. Este fato conduz a uma maior variabilidade genética e heterozigose na população. A maior variabilidade culmina com a possibilidade de obtenção e seleção de indivíduos segregantes transgressivos em termos de valor genético aditivo. A maior heterozigose possibilita aumentar a contribuição dos locos em heterozigose e, conseqüentemente, contribui também para aumentar o valor genotípico dos indivíduos (RESENDE; BARBOSA, 2005).

No setor florestal, o termo sintético tem sido empregado para definir populações obtidas do intercruzamento de clones superiores os quais podem ou não ter vindo de espécies puras, com o objetivo de associar fenótipos desejáveis que estão em genitores distintos e criar variabilidade suficiente para que sejam identificadas árvores superiores nos programa de clonagem. O método mostra-se eficiente na transferência de características de qualidade da madeira, herdadas de forma aditiva. Além disso, permite, em muitos casos, manter a heterose já presente nos indivíduos utilizados nos cruzamentos (ASSIS, 2001; KERR; DIETERS; TIER, 2004; RESENDE et al., 2005).

Resende e Assis (2008) apresentaram algumas opções do uso de populações sintéticas com diferentes espécies na seleção recorrente recíproca. Em uma das opções, os autores sugerem o cruzamento de duas populações sintéticas, em que a primeira população seria formada com o cruzamento entre *E. grandis* (crescimento), *E. camaldulensis* ou *E. tereticornis* (resistência à seca e doenças e alta densidade) e *E. globulos* (baixo teor de lignina, alto rendimento e alta densidade). Já a segunda população seria formada por meio do cruzamento

entre *E. urophylla* (crescimento), *E. pellita* (resistência à seca e doenças e alta densidade) e *E. dunnii* (baixo teor de lignina, alto rendimento).

Verifica-se que as duas populações sintéticas reúnem as seis principais características necessárias à produção econômica da celulose nos ambientes tropicais de cultivo do eucalipto. Nessas populações sintéticas poderão ser selecionados indivíduos recombinantes apresentando todas as características em níveis favoráveis.

Em função do tempo necessário para completar um ciclo de seleção recorrente, informações preliminares têm sido obtidas em trabalhos teóricos. Kerr, Dieters e Tier (2004), por meio de simulação, compararam os ganhos que poderiam ser obtidos em quatro diferentes estratégias de melhoramento florestal: SRR; seleção recorrente recíproca precoce - SRRP; SRI e seleção recorrente intrapopulacional a partir de populações sintéticas - SRIPS.

Foram simuladas várias estruturas genéticas, como: diferentes magnitudes da correlação entre as espécies puras e dos híbridos gerados; diferentes proporções da variância genética aditiva sobre a variância genética total; diferentes proporções da variância genética de dominância sobre a variância genética total e variância genética em virtude da epistasia sobre a variância total.

Verificaram que, quando a variância de dominância é de moderada a pequena e há correlação entre o desempenho das espécies puras e os híbridos gerados entre elas, a melhor estratégia na condução de um programa de melhoramento florestal parece ser a obtenção de populações sintéticas e posteriormente submetê-las a sucessivos ciclos de SRI (KERR; DIETERS; TIER, 2004).

O estudo mostra que a SRIPS, juntamente com a SRI, estão associadas a um menor intervalo de geração por ciclo, proporcionando, assim, maior ganho por ano. A melhor estratégia foi a SRIPS, a qual teve melhores resultados em

71% das estruturas genéticas simuladas. Com isso, SRIPS foi mais eficiente em aumentar a frequência de alelos favoráveis (KERR; DIETERS; TIER, 2004).

Segundo Resende et al. (2005) a SRIPS não deve ser conduzida da mesma forma que a SRI. O esquema deve envolver os seguintes passos: obtenção de progênies via cruzamentos controlados; avaliação de clones potenciais pertencentes a essas progênies; seleção de clones como novas cultivares e cruzamentos entre esses clones e/ou cultivares juntamente com outros clones e/ou cultivares gerados em outros programas de melhoramento. Assim, a população é resintetizada a cada ciclo seletivo. A seleção recorrente intrapopulacional tradicional é mais fechada na própria população e, também, não envolve avaliação clonal e cruzamentos entre clones elites de origens diversas, os quais podem ser incorporados a cada ciclo seletivo ou geração.

A utilização deste esquema apresenta vantagens e desvantagens. Como vantagens podem ser apresentadas: o conhecimento prévio dos genitores para vários caracteres associados à qualidade da madeira, permite um melhor direcionamento dos cruzamentos; maior probabilidade de obtenção de indivíduos superiores, visto que muitos caracteres desejáveis já se encontram fixados nos genitores; maior probabilidade de obtenção de recombinantes superiores explorando novos padrões heteróticos. Como desvantagens podem ser apresentadas: perda de heterose, com a realização de cruzamentos entre clones híbridos de apenas duas espécies; redução da variabilidade genética; ocorrência de endogamia e perda do padrão heterótico envolvendo várias espécies (RESENDE, 2002).

Como já citado anteriormente, para completar um ciclo de seleção se gasta muito tempo e dinheiro em espécies florestais, ficando assim difícil comparar diferentes métodos de seleção e condução das populações. Sendo assim, o uso de simulação computacional no melhoramento de plantas tem se

mostrado uma ferramenta útil na geração de estudos teóricos para futura aplicação em programas de melhoramento, conforme será abordado a seguir.

2.7 Uso de simulação computacional no melhoramento de plantas

A simulação computacional foi definida por Dachs (1988) como sendo um sistema que imita a realidade, com a finalidade de verificar o que aconteceria no sistema real se alterações de interesse fossem efetuadas no seu funcionamento. Como vantagem do uso de simulação pode-se citar o grande número de resultados gerados em um tempo relativamente pequeno, quando se compara com experimentos de campo. Esta vantagem é ainda maior quando o estudo em questão envolve plantas perenes, que necessitam de área, tempo e recursos financeiros muito maiores.

A experimentação convencional pode apresentar restrições por causa da insuficiente amostragem. Isto ocorre porque a presença de efeitos aleatórios, ocasionais nestes experimentos de campo, pode mascarar a situação real e gerar resultados não confiáveis. Com isto, Oeveren e Stam (1992) sugerem que o uso da simulação computacional pode contribuir para efetivamente aperfeiçoar os programas de melhoramento de plantas, por sobrepor estas limitações de ordem prática e possibilitar que um grande número de repetições de experimentos seja utilizado. Com isso podem-se obter informações mais seguras por meio da média obtida com estes experimentos simulados.

Para a utilização de simulação, o pesquisador necessita elaborar modelos matemáticos que expliquem satisfatoriamente o evento real em estudo. Estes modelos necessitam ser suficientemente simples à operacionalização na forma de algoritmos e que permitam interpretação de forma adequada (CRUZ, 2001). Poder-se-ia argumentar que estes modelos, por serem relativamente simples, não representam o que ocorre na realidade, porém, segundo Box e Draper (1987)

todos os modelos estão errados, mas alguns são úteis. Como em todas as técnicas, cuidados devem ser tomados para evitar erros em consequência de problemas amostrais, como escolhas adequadas das distribuições de probabilidade dos eventos de natureza aleatória, simplificação satisfatória da realidade e do componente aleatório na implementação do sistema. Para isso, o programador deve utilizar de processos de validação, fazendo com que o sistema simulado possa operar nas condições do sistema real e verificar, por meio de testes de hipóteses e outras estatísticas, se os resultados gerados pela simulação são condizentes com os do sistema real (FERREIRA, 2001).

No melhoramento de plantas a simulação pode ser utilizada para vários fins como: detecção e comprovação de técnicas estatísticas mais eficientes, comparação de diferentes métodos de melhoramento, avaliação da viabilidade de uso de técnicas alternativas, entre outros. Serão citados a seguir alguns exemplos do uso da simulação no melhoramento de plantas.

Com o intuito de avaliar a eficiência do método *pedigree* pela inclusão da informação de parentesco entre as progênies e, ainda, compará-lo com o método *bulk*, Nunes, Ramalho e Ferreira (2008), via simulação computacional, assumiram um modelo genético de 20 locos segregantes, não ligados, de efeitos iguais e aditivos com frequência alélica de 0,5. Para as configurações avaliadas foram considerados valores de herdabilidades no sentido amplo na média das progênies de 10%, 25%, 50% e 75% e grau médio de dominância de 0,0; 0,5 e 1,0. Foram simulados 1000 experimentos, para cada configuração e método de condução, referentes à avaliação de 256 progênies $F_{4:5}$, concluindo que, quando a informação de genealogia é considerada, o método *pedigree* apresenta ganhos ligeiramente superiores.

Com o objetivo de avaliar a eficiência de dialelos circulantes em relação aos completos, nas estimativas de capacidade geral de combinação (CGC) e capacidade específica de combinação (CEC), Veiga, Ferreira e Ramalho (2000)

fizeram uso da simulação computacional, simulando 50 linhagens considerando 100 genes com distribuição independente, efeitos iguais e sem epistasia. As herdabilidades assumiram valores de 10%, 20%, 50% e 75%, em modelos com interação alélica aditiva e de dominância completa. Utilizaram-se, também, dados de experimentos disponíveis na literatura, ambos comparados por meio de correlação entre estimativas de CGC e CEC e proporções de estimativas nos circulantes que ocorreram nos intervalos de confiança dos completos. Os resultados permitiram concluir que: os dialelos circulantes são tão eficientes quanto os completos, tanto na classificação dos pais quanto à CGC e à CEC, como na estimação desses parâmetros, e o número de cruzamentos afeta as estimativas de CGC e de CEC, embora com um pequeno número de cruzamentos seja possível obter boa concordância com as estimativas obtidas nos dialelos completos. Foi verificado ainda que, com baixa herdabilidade, é vantajoso aumentar o número de cruzamentos de cada genitor, embora com a metade do número de genitores envolvidos já se consiga alta eficiência dos dialelos circulantes.

Silva (2009) verificou o efeito da amostragem e da seleção natural no método *bulk* em plantas autógamas, simulando várias configurações considerando as gerações F_4 e F_{24} e as famílias $F_{4:5}$, $F_{4:6}$ e $F_{24:25}$. Os efeitos no número médio, mínimo e máximo de locos favoráveis, da variância genética e do número de alelos favoráveis foram mensurados ao longo das 1000 simulações de cada configuração. As simulações contemplaram diferentes herdabilidades, interações alélicas e números de locos. Já o efeito da amostragem foi avaliado com diferentes tamanhos de *bulk* (50, 200, 1000, 2000 e 5000 indivíduos). O autor concluiu que: na determinação do número de indivíduos no método *bulk* deve-se considerar a herdabilidade do caráter; o *bulk* de 2000 indivíduos nas condições simuladas mostrou-se igualmente eficiente ao de 5000 indivíduos; a seleção natural só resulta em ganho com *bulks* superiores a 1000 indivíduos.

Outro trabalho de simulação no melhoramento de plantas com o intuito de comparar métodos de seleção foi realizado por Abreu et al. (2010). A simulação foi feita, para comparar a seleção massal em campo total, seleção massal estratificada e o uso das médias móveis na seleção massal. Para isso foram consideradas populações com 50 locos de efeitos iguais e independentes e frequência alélica de $\frac{1}{2}$ e interações alélica aditiva e dominância completa. Também foram consideradas duas condições ambientais, uma com o ambiente em gradiente e outra sem gradiente no ambiente. As herdabilidades assumidas foram 10%, 25%, 75% e 90%. Os diferentes cenários foram repetidos 20 vezes e verificada a porcentagem de coincidência entre os melhores indivíduos ordenados genotipicamente com os melhores indivíduos identificados pelos diferentes métodos de seleção massal, considerando uma intensidade de seleção 2,5% em cada método. Os autores concluíram que a estratificação da área só melhora a eficiência da seleção massal quando se trabalha com caracteres de baixa herdabilidade e quando há gradiente, seja ele por fertilidade ou por outro fator qualquer no campo, e que a utilização do método das médias móveis não aumentou a eficiência da seleção massal.

Na cultura do eucalipto, considerando o uso de populações sintéticas no melhoramento genético, uma dúvida que surge é qual seria o número ideal de genitores para a geração das melhores populações. Para responder a esse questionamento, Melo (2010) utilizou-se de recursos computacionais de simulação com o objetivo de verificar qual seria esse número, fornecendo subsídios para a geração dessas populações. Nas simulações foram considerados dois caracteres genéricos, seis classes de população base, quatro condições ambientais e dois tamanhos de populações sintéticas. O número de genes envolvidos foi fixado em 100, considerados independentes sem interações epistáticas. Foram realizadas 1000 simulações Monte Carlo de cada configuração envolvendo as combinações dos fatores estudados. Foi observado

que o aumento do número de genitores teve o efeito de reduzir a média do sintético em relação à proporção de alelos favoráveis e favorecer a segregação de um número maior de genes, acarretando no aumento de variabilidade (coeficiente de variação e amplitude). Foi buscado então um balanço entre a redução da média, menor adaptação da população sintética, e o aumento da variabilidade com a utilização do ganho esperado com a seleção por meio da análise do modelo linear com platô. O platô estimado, valor de s em que houve a estabilização do ganho esperado com a seleção, foi considerado como o número ideal de genitores para a geração do sintético. Os resultados mostraram que, para estabilização do ganho esperado com a seleção, para intensidades de seleção de 1% e 5%, utilizando populações base pouco melhoradas, são necessários de cinco a seis genitores, independentemente da herdabilidade e que, para populações base melhoradas, o número ótimo de genitores deve estar entre seis e 15.

Os resultados apresentados confirmam a importância e utilidade da simulação computacional como ferramenta na geração de informações que podem ser úteis na orientação das estratégias mais eficientes a serem empregadas nos programas de melhoramento.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados métodos de simulação computacional para comparar qual o melhor método de recombinação na seleção recorrente intrapopulacional a partir de uma população: recombinar os pais que geraram as melhores progênies; recombinar os melhores indivíduos das melhores progênies; ou recombinar os melhores indivíduos, independente da sua genealogia. Consideraram-se diferentes frequências alélicas, diferentes herdabilidades e diferentes tipos de interações alélicas conforme detalhado a seguir.

3.1 Obtenção dos indivíduos da população

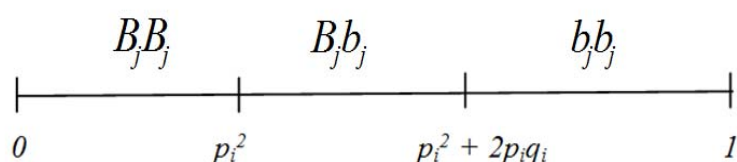
Para populações sintéticas de 1000 indivíduos, foi feita a simulação do valor genotípico de cada indivíduo desta população. Simularam-se caracteres com controle poligênico de 100 locos (g) de efeitos iguais e independentes. As frequências do alelo favorável (p), na população do ciclo 0, foram de 0,2 e 0,8 na média dos $g = 100$ genes considerados. Considerando os genes independentes entre si e em equilíbrio de Hardy-Weinberg, tem-se:

<i>Genótipo</i>	<i>Frequência na população</i>	<i>Valor genotípico</i>
<i>BB</i>	p^2	<i>a</i>
<i>Bb</i>	$2pq$	<i>d</i>
<i>bb</i>	q^2	<i>-a</i>

O alelo B foi considerado como favorável e o b o desfavorável. O valor aditivo a foi considerado como 1. Deste modo, quando se considerou a interação alélica do tipo dominância completa, o valor de d também foi 1 (um) e sem

dominância $d = 0$ (zero). O valor de $-a$ foi considerado como -1 . O modelo genético proposto não contemplou a epistasia.

Para constituir o genótipo do indivíduo i no loco j , obteve-se uma realização u da distribuição uniforme $U(0,1)$. A decisão da classe genotípica escolhida para o indivíduo i no j -ésimo loco foi tomada confrontando o valor de u gerado da uniforme com a escala:



Se o valor de u estiver entre 0 e p_i^2 , o valor do loco j será $B_j B_j$; se o valor de u estiver entre p_i^2 e $p_i^2 + 2p_i q_i$, o valor do loco j será $B_j b_j$; e se o valor de u estiver entre $p_i^2 + 2p_i q_i$ e 1, o valor do loco j será $b_j b_j$. Os valores das frequências dos alelos favoráveis foram atribuídos de acordo com valores simulados de uma distribuição beta com $\alpha = 10p$ e $\beta = 10(1-p)$.

Cada indivíduo teve seu genótipo armazenado e a letra “r” representou bb , a letra “h” representou Bb e a letra “d” representou BB , isto foi válido para todos os locos. Desse modo, o valor genotípico total do indivíduo i (G_i) foi obtido por:

$$G_i = \sum_{j=1}^{100} g_j ,$$

em que g_j é o efeito do loco.

O desvio ambiental, ou do erro (e), foi obtido a partir de uma distribuição normal com média zero e desvio padrão conforme as herdabilidades pré-fixadas ($h^2 = 0,10$; $0,50$; e $1,00$). Considerando a herdabilidade de 10% como exemplo, a partir de

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_e^2}.$$

$$\text{tem-se } 0,10 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_e^2}$$

$$0,10(\sigma_G^2 + \sigma_e^2) = \sigma_G^2$$

$$\sigma_e = \sqrt{9\sigma_G^2}.$$

Assim, para $h^2 = 0,5$ o $\sigma_e = \sqrt{\sigma_G^2}$. e. para $h^2 = 1$ o $\sigma_e = 0$.

Posto isto, o valor fenotípico do indivíduo i foi obtido por $V_{F_i} = G_i + e$.

A variância genotípica σ_G^2 foi obtida como sendo a variância dos valores genotípicos dos indivíduos da população base.

As diferentes configurações, ou seja, as variações no grau médio de dominância, herdabilidade e frequência alélica da população inicial são apresentadas na Tabela 1.

Tabela 1 Configurações utilizadas na simulação considerando diferentes herdabilidades (h^2), frequências alélicas e grau médio de dominância

Configurações	GMD ¹	h^2	Freq. Alélica
1	0	0,1	0,2
2	0	0,1	0,8
3	0	0,5	0,2
4	0	0,5	0,8
5	0	1,0	0,2
6	0	1,0	0,8
7	1	0,1	0,2
8	1	0,1	0,8
9	1	0,5	0,2
10	1	0,5	0,8
11	1	1,0	0,2
12	1	1,0	0,8

¹Grau médio de dominância: 0 (zero) = sem dominância, 1 (um) = dominância completa

3.2 Seleção e recombinação dos indivíduos do ciclo zero

A seleção dos indivíduos na população base foi realizada aleatoriamente e posteriormente recombinados dois a dois.

Na recombinação dos melhores indivíduos selecionados, um genitor foi considerado como masculino e outro como feminino e desses genitores foram sorteados gametas do conjunto total de gametas possíveis daqueles indivíduos. Os gametas aleatórios, considerando os g locos independentes, foram combinados para formar descendentes. Se o genótipo do indivíduo no j -ésimo loco foi igual a “ d ” (BB), seus gametas foram do tipo B , com 100% de probabilidade; se o genótipo do loco for “ r ” (bb), os gametas foram somente do tipo b ; e se o genótipo for (Bb), os gametas foram B com probabilidade de 50% ou b também com probabilidade de 50%. O loco resultante foi obtido a partir da

junção desses dois gametas e este processo foi repetido para todos os locos na formação dos descendentes.

Cada progênie foi constituída de dez indivíduos. Os valores foram armazenados, identificando-se sua genealogia, ou seja, quais indivíduos (na população base) foram seus genitores.

3.3 Seleção das progênies do ciclo zero e estratégias de recombinação

Após a formação das progênies de irmãos germanos, foram implementadas três estratégias de seleção dos indivíduos para o próximo ciclo da seleção recorrente. As estratégias foram realizadas como propostas a seguir:

- a) seleção massal: seleção dos dez melhores indivíduos independente de sua genealogia;
- b) seleção entre dentro: seleção dos melhores indivíduos selecionados dentro das melhores progênies. Neste caso foram selecionados os melhores indivíduos das melhores progênies, isto é, o melhor indivíduo dentro das dez melhores progênies;
- c) seleção dos melhores pais: seleção dos pais que geraram as melhores progênies. Nessa estratégia, foram selecionadas as melhores progênies para futura recombinação dos 10 pais que geraram as mesmas.

No momento da recombinação, os indivíduos selecionados na seleção massal e na seleção entre e dentro foram recombinados dois a dois, gerando no final 45 progênies de irmãos germanos com 10 indivíduos dentro de cada progênie, perfazendo um total de 450 indivíduos (Figuras 2 e 3).

Na recombinação dos melhores pais, primeiramente foram recombinados, dois a dois, 20 indivíduos que geraram as melhores progênies, formando 190 progênies de irmãos germanos, que foram avaliadas para futura

seleção dos 10 melhores pais que geraram as melhores progênies. Os melhores pais foram recombinados (dois a dois) gerando, ao final, 45 progênies de irmãos germanos com 10 indivíduos dentro de cada progênie (Figura 4). Vale ressaltar que, nesse caso, é necessária uma recombinação a mais dentro de cada ciclo seletivo, pois, se isso não for realizado, os pais selecionados serão sempre os mesmos, não obtendo ganho nos próximos ciclos seletivos.

3.4 Estimativas do ganho com a seleção nos diferentes métodos

Essas três estratégias de recombinação foram realizadas, independentemente por 14 ciclos de seleção a partir de população base comum. Ao final, foi verificado qual das estratégias gerou os melhores clones. Isso foi estimado, por meio de parâmetros obtidos por ciclo, a saber: média fenotípica; variância fenotípica; variância genética e; número de alelos fixados.

Ao final dos 14 ciclos foi estimado o ganho realizado com a seleção das diferentes estratégias de recombinação utilizando as médias de todas as progênies de cada ciclo. Para isso estimou-se a diferença entre o valor fenotípico do último ciclo e do ciclo inicial. Esse valor foi dividido pelo número de ciclos para se obter o ganho fenotípico realizado por ciclo.

Para a realização deste trabalho foram utilizados os métodos de Monte Carlo com a utilização do programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010). Cada configuração proposta acima foi repetida dez vezes (Anexo 1).

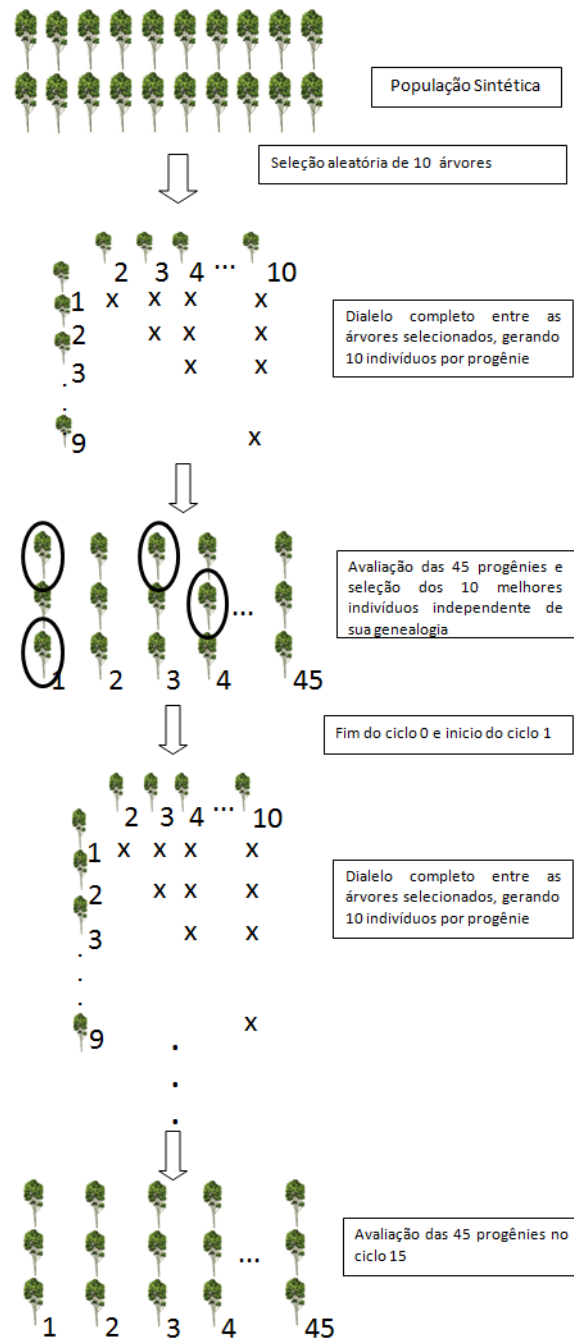


Figura 2 Recombinação dos melhores indivíduos independente da genealogia

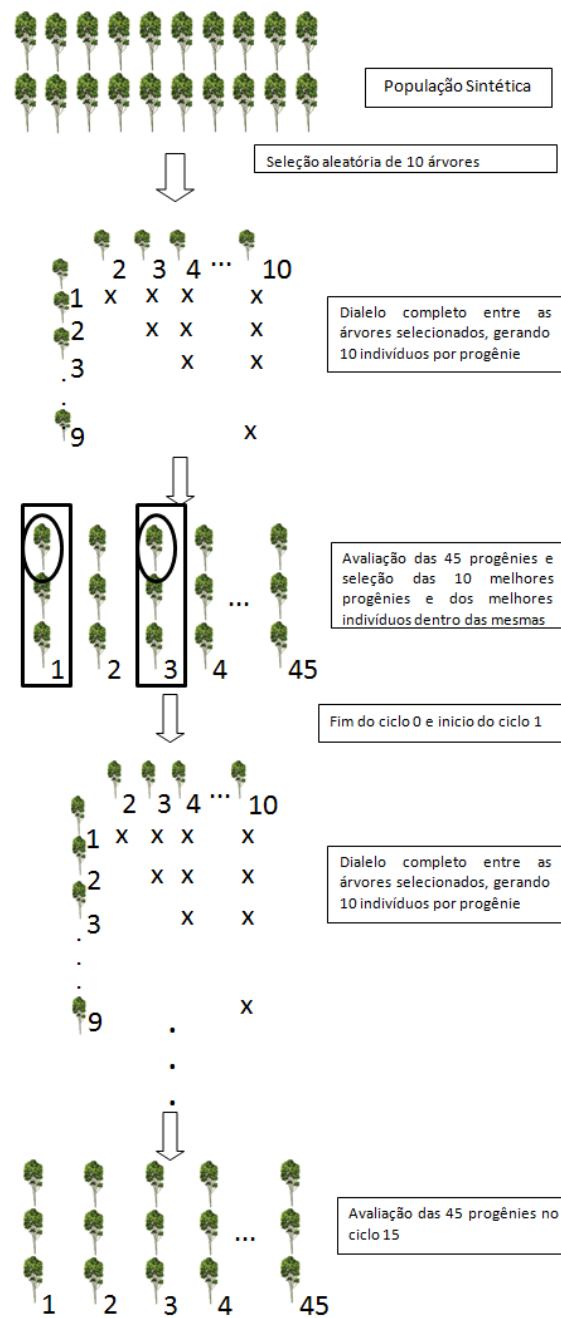


Figura 3 Recombinação dos melhores indivíduos dentro das melhores progênies

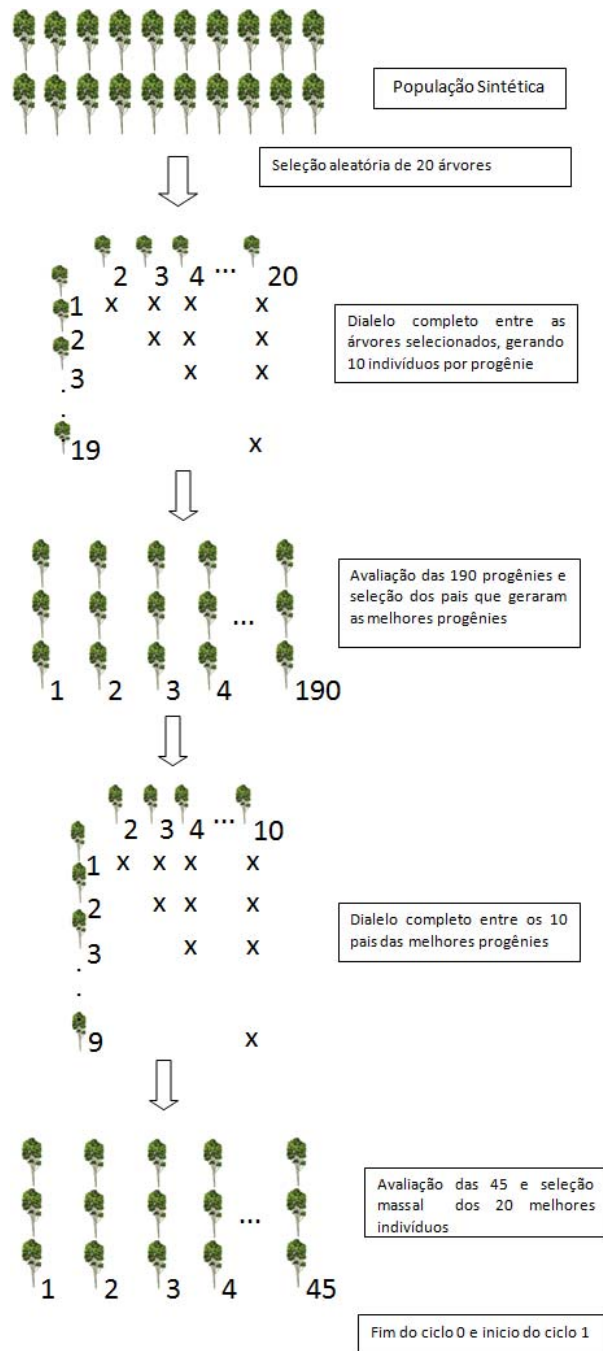


Figura 4 Recombinação dos pais que geraram as melhores progênies

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em uma simulação computacional, a primeira premissa é se há consistência na proposição. Segundo Ferreira (2001), o programador deve utilizar de processos de validação, fazendo com que o sistema simulado possa operar nas condições do sistema real e verificar se os resultados gerados pela simulação são condizentes com os do sistema real. No caso de melhoramento de plantas, essa consistência pode ser avaliada por meio da herdabilidade nos diferentes ciclos seletivos. Na Tabela 2 são mostrados os valores médios de dez simulações Monte Carlo das herdabilidades nas 12 configurações estudadas. Observa-se que esses valores foram próximos dos valores propostos nos 15 ciclos de seleção. Eles só não são exatos, porque a distribuição é finita e ocorre, evidentemente, efeito de amostragem. Também vale ressaltar que nas configurações onde a herdabilidade é igual a um e o grau de dominância é igual a zero, os ganhos são muito expressivos e todos os locos são fixados rapidamente, fazendo com que a variância genética seja exaurida. Por isso algumas estimativas da herdabilidade são inexistentes. Além da herdabilidade várias outras características determinadas sob o sistema simulado corroboram a sua consistência, as quais serão abordados posteriormente.

Na cultura do eucalipto, a produtividade de madeira é o caráter mais importante, seja para a produção de celulose ou carvão. Porém existem outras características, geralmente relacionadas com a qualidade da madeira, que irão influenciar no produto final de interesse. Tolfo et al. (2005) apresentaram estimativas de herdabilidade no sentido amplo para vários caracteres de crescimento, produção e tecnológicos da madeira de eucalipto. Essas estimativas variaram de 0,15 (viscosidade da polpa) a 0,86 (rendimento bruto) passando por estimativas intermediárias de 0,48 e 0,56 (altura comercial e densidade básica da madeira, respectivamente). Esses resultados mostram que o presente estudo pode

ser extrapolado para várias características de interesse da cultura, pois, foram consideradas herdabilidades de baixa, média e alta magnitude.

Tabela 2 Estimativa das herdabilidades na estratégia de recombinação dos melhores indivíduos independente da genealogia, sem dominância

Ciclos	Herdabilidade					
	0,1		0,5		1,0	
	Frequência alélica					
	0,2	0,8	0,2	0,8	0,2	0,8
0	0,101	0,098	0,496	0,507	1	1
1	0,100	0,101	0,506	0,506	1	1
2	0,102	0,099	0,500	0,501	1	1
3	0,099	0,100	0,503	0,505	1	1
4	0,099	0,100	0,507	0,500	1	-
5	0,100	0,101	0,495	0,499	1	-
6	0,099	0,101	0,498	0,503	1	-
7	0,101	0,100	0,502	0,506	1	-
8	0,100	0,099	0,510	-	1	-
9	0,099	0,100	0,503	-	1	-
10	0,101	0,098	0,502	-	1	-
11	0,099	0,101	0,503	-	1	-
12	0,100	0,099	0,501	-	1	-
13	0,100	0,101	0,501	-	-	-
14	0,101	0,100	0,509	-	-	-

Quando um caráter é controlado por vários genes, ou seja, um caráter quantitativo, a probabilidade de se reunir em um genótipo todos os alelos favoráveis em apenas um ciclo de intercruzamento é muito pequena (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2001). Para contornar esse problema, a seleção recorrente se mostra como um método eficiente de melhoramento, pois, os alelos vão se acumulando aos poucos no avançar dos ciclos de seleção. Na literatura existem vários métodos de seleção recorrente para a cultura do eucalipto que se mostram promissores (BISON, 2004; RESENDE, 2002;

SOUZA JÚNIOR, 2001), porém, como esta é uma espécie perene, em que para se completar um ciclo de seleção recorrente são necessários alguns anos, existe a necessidade de se reduzir o tempo e os recursos gastos, para que se tenha um maior ganho com a seleção. Kerr, Dieters e Tier (2004), comparando diferentes métodos de seleção recorrente, por meio de simulação computacional, chegaram à conclusão de que o uso da seleção recorrente intrapopulacional a partir de uma população sintética foi o método mais eficiente em aumentar as frequências de alelos favoráveis.

Neste trabalho verificou-se que todos os métodos de recombinação foram eficientes em fixar alelos favoráveis ao longo dos ciclos seletivos (Gráficos 1, 2, 3, 4, 5 e 6). Porém, quando a herdabilidade é a frequência alélica inicial da população base é baixa (Gráficos 1a e 4a), a fixação não atinge seu potencial máximo mesmo após 14 ciclos seletivos, quando são considerados 100 genes.

Há alguns relatos na literatura dizendo que, quando se faz seleção recorrente em espécies perenes com propagação assexuada, como o caso do eucalipto, as plantas que deram origem às melhores progênies podem ser utilizadas para a recombinação (SOUZA JÚNIOR, 2001). Porém, o que se observa é que, quando se utiliza esse método para fazer a recombinação, na melhor das situações, ele é igual aos outros métodos propostos. No caso em que se considerou grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a um e frequência alélica igual a 0,2 (Gráfico 3a), o método de recombinação dos melhores pais foi o menos eficiente, pois, aproximadamente, 40% dos locos foram fixados com alelos desfavoráveis, ou seja, neste caso foi atingido um patamar estável menor que o patamar máximo de fixação (100 genes). Observa-se, também, que esse patamar foi atingido mais rapidamente quando comparado com os outros métodos de recombinação.

Quando se comparam os diferentes graus médios de dominância proposto neste trabalho, o que se observa é que a dominância completa retarda a fixação dos alelos favoráveis, isso possivelmente ocorre, porque são selecionados indivíduos com muitos locos em heterozigose que, neste caso, tem o mesmo valor genético do homozigoto dominante. Porém, quando esses indivíduos são selecionados, sua progênie pode receber locos recessivos, o que atrasa a fixação dos locos favoráveis.

Considerando dominância completa, o número de locos fixados nos três métodos de recombinação foi semelhante, porém, a recombinação dos melhores pais foi um pouco inferior em alguns casos (Gráficos 5a e 6a), mostrando novamente que a recombinação dos melhores indivíduos das progênies, considerando ou não a sua genealogia, apresenta vantagem quando comparado com o método de recombinação dos pais que geraram as melhores progênies. Vale ressaltar que, em muitos casos, os três métodos de recombinação foram muito semelhantes, principalmente, os métodos que consideraram a seleção dos melhores indivíduos independente de sua genealogia e a seleção dos melhores indivíduos dentro das melhores progênies. Por isso há sobreposição das retas nas figuras. Para não haver dúvida, todos os valores usados para gerar as figuras estão em tabelas no apêndice desse trabalho.

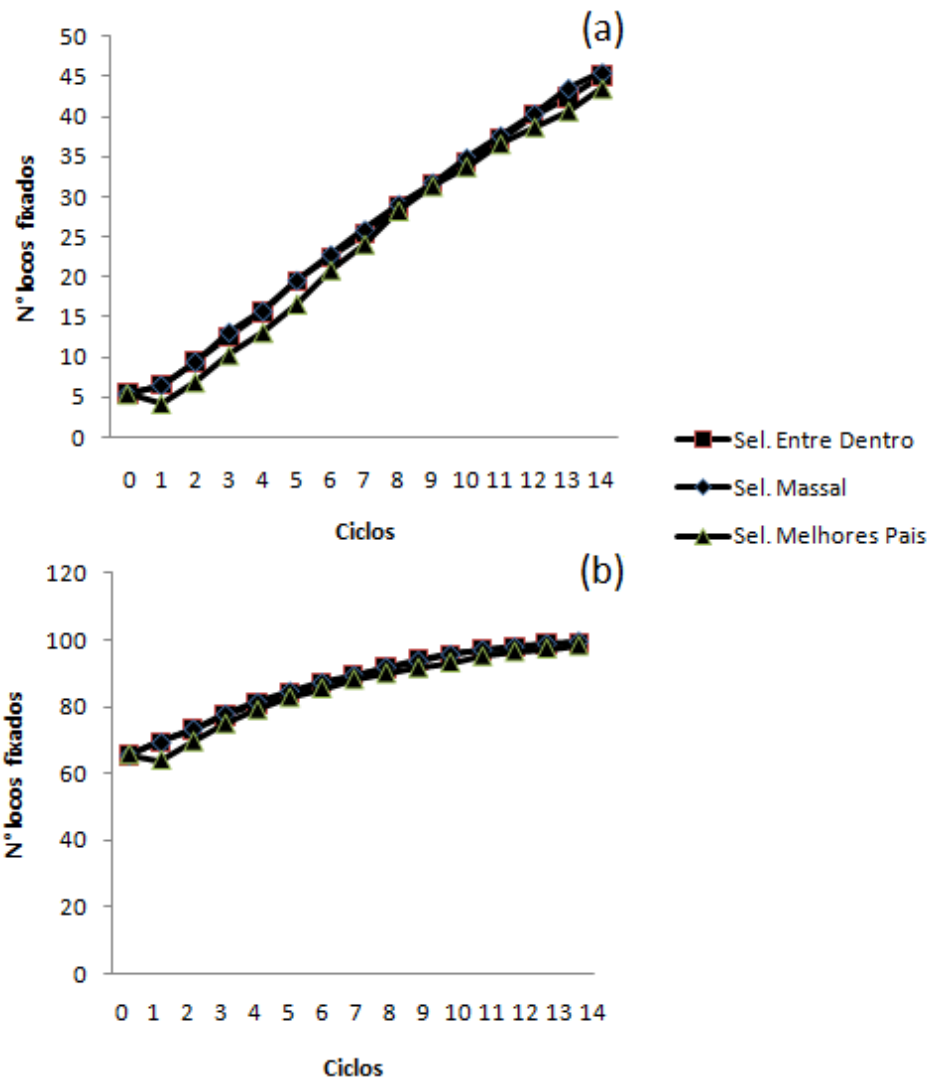


Gráfico 1 Número de locos fixados nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 0,1 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

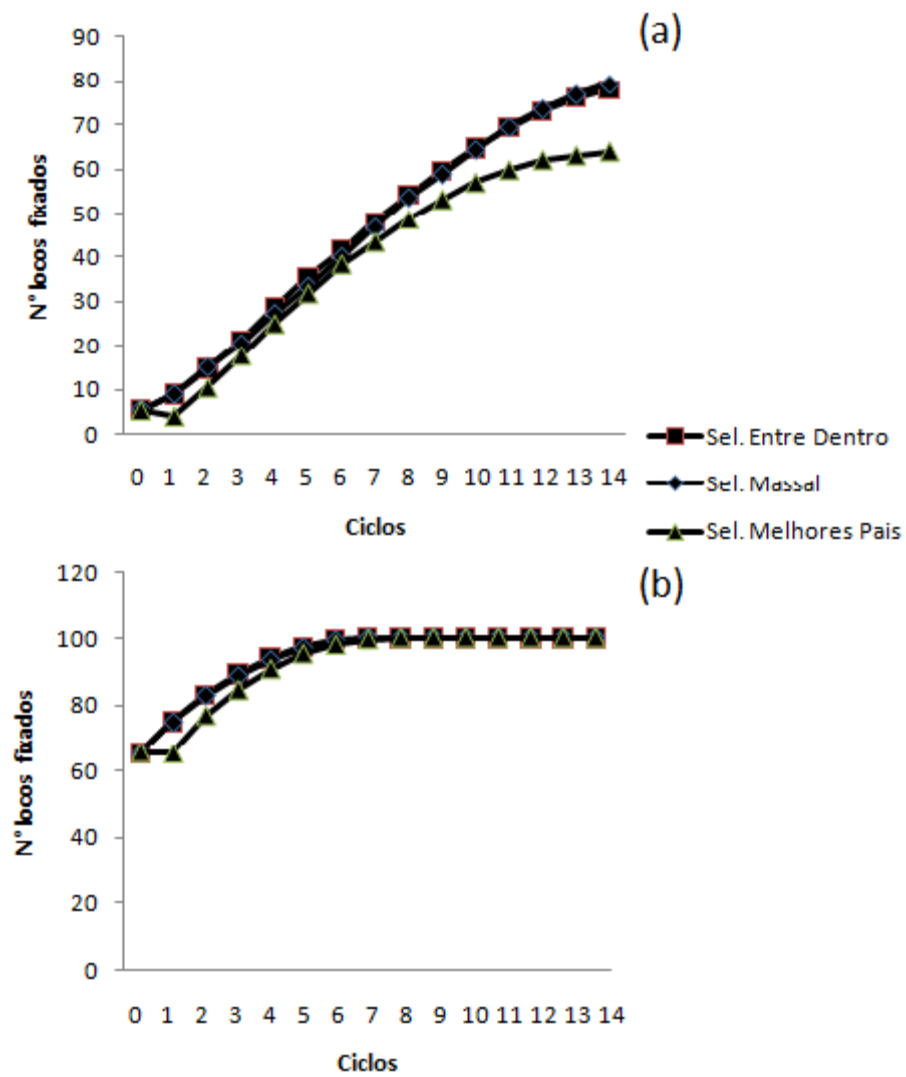


Gráfico 2 Número de locos fixados nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 0,5 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

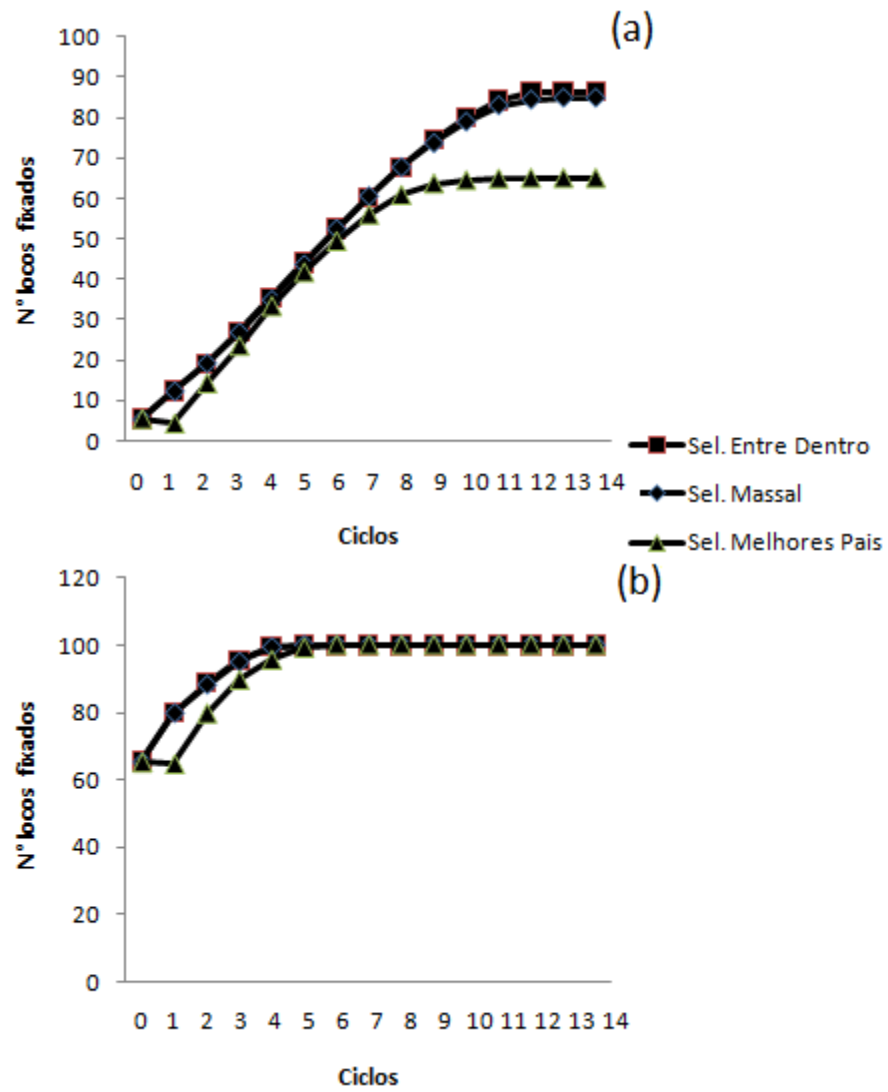


Gráfico 3 Número de locos fixados nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 1,0 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

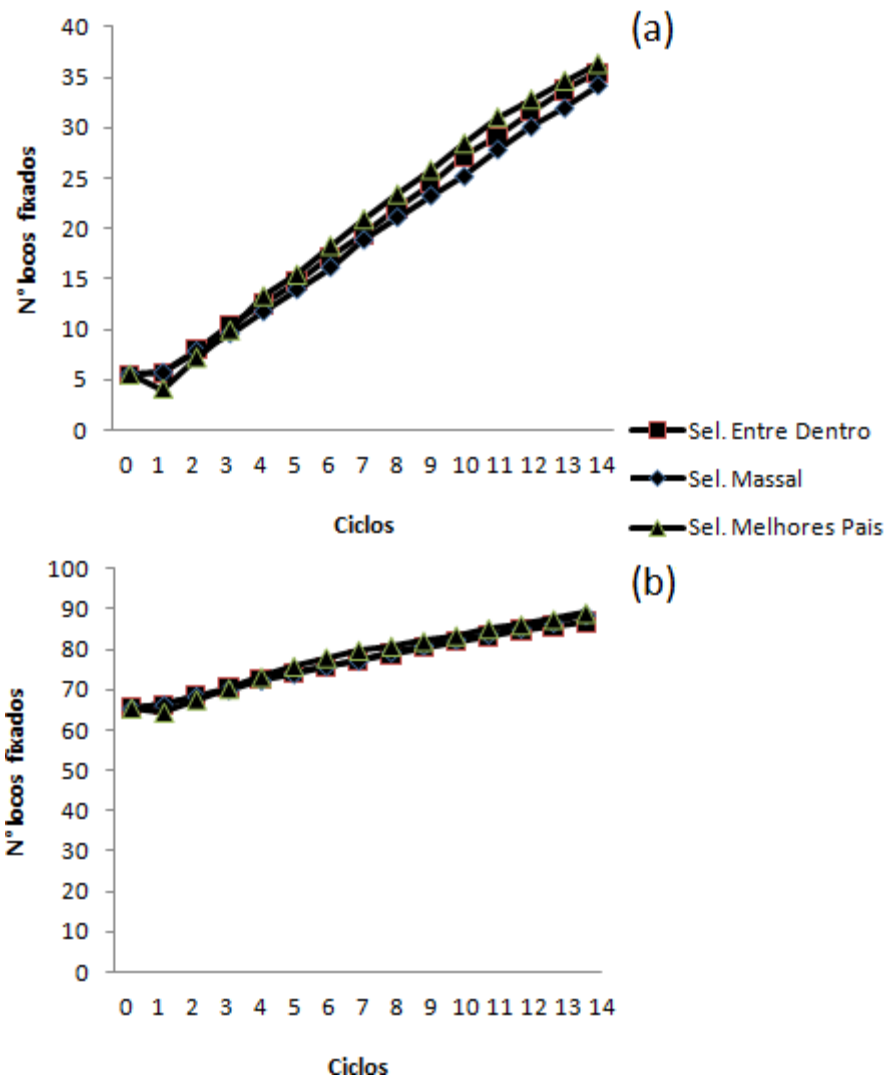


Gráfico 4 Número de locos fixados nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 0,1 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

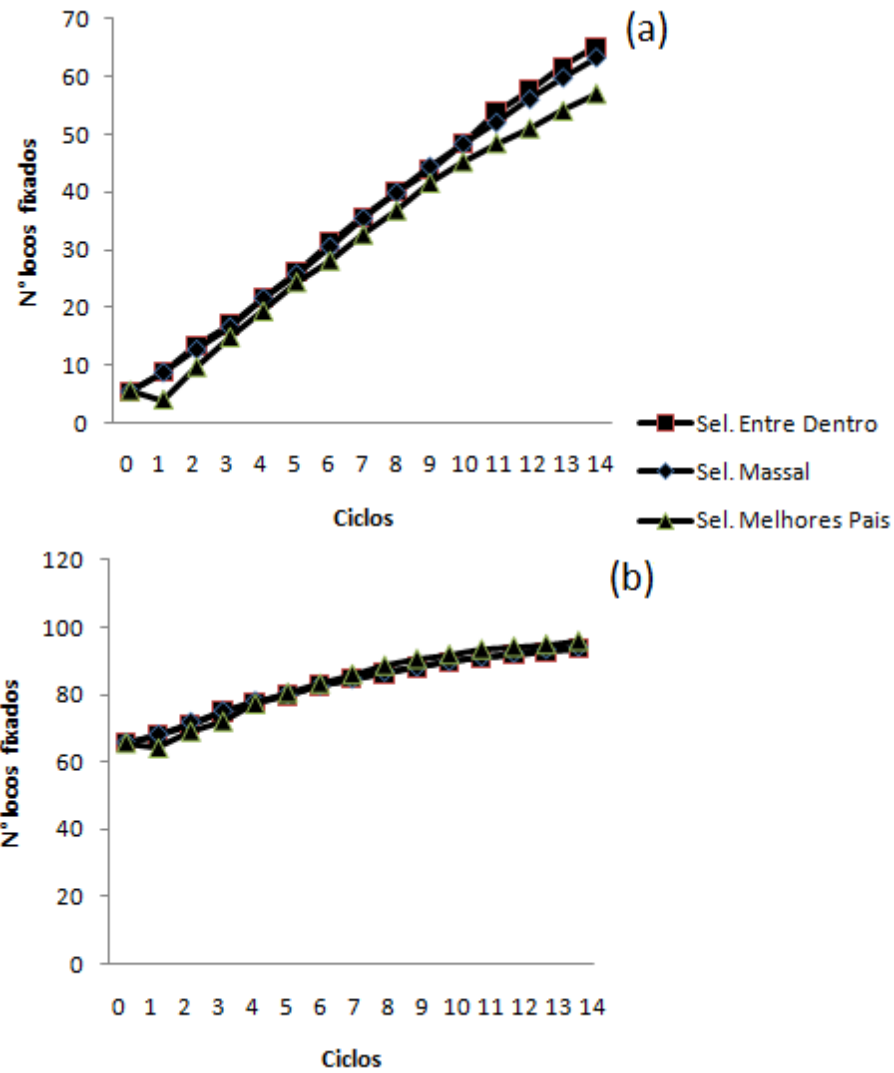


Gráfico 5 Número de locos fixados nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 0,5 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

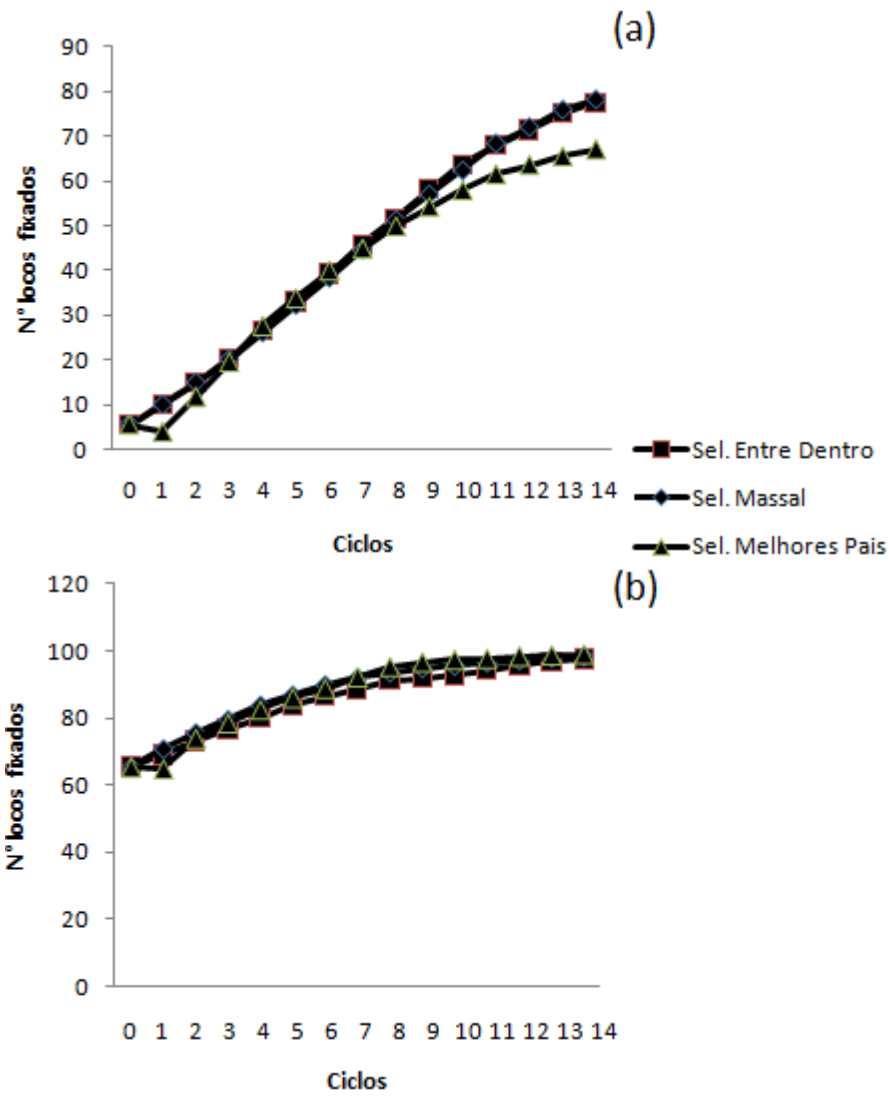


Gráfico 6 Número de locos fixados nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 1,0 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

Na seleção recorrente, outro fator importante que se deve considerar é a manutenção da variação genética. Ela deve estar presente em níveis adequados para permitir o melhoramento em ciclos subsequentes, fazendo com que o desempenho médio da população melhore, permitindo que cada ciclo possa ser utilizado como fonte de novos clones (SOUZA JÚNIOR, 2001). Porém, segundo Falconer e Mackay (1997), é esperado que ocorra redução da variância genética da população com a seleção.

Existem trabalhos na literatura mostrando que se deve manter um tamanho mínimo do tamanho efetivo populacional para que a variação genética seja mantida ao longo dos ciclos, esse tamanho vai depender do tipo de progênies que é avaliada. Omolo e Russell (1971) mostraram que se deve ter no mínimo 50 progênies de meios irmãos e 100 progênies de irmãos germanos para amostrar adequadamente a variabilidade genética.

Contudo, não é apenas o tamanho efetivo populacional que irá manter a variação genética ao longo dos ciclos seletivos. Bernardo (2002), utilizando o trabalho de seleção recorrente para teores de óleo e proteína em milho, mostra que a epistasia, genes ligados e mutação possuem um papel importante na manutenção da variância genética. Nessa simulação não foram considerados os fatores mencionados acima e, por problemas computacionais, foram avaliadas apenas 45 progênies de irmãos germanos. Observe nos Gráficos 7, 8, 9, 10, 11 e 12 que a variação genética não foi mantida nos diferentes ciclos seletivos, porém, foram obtidas informações importantes que poderão auxiliar os melhoristas na tomada de decisões.

Observou-se que a variação genética, também, é influenciada pela herdabilidade do caráter. Nos Gráficos 7a e 10a observa-se que, com herdabilidade igual a 0,1, a variação genética é exaurida mais lentamente. Isso se deve ao fato de que, quando se faz seleção de fenótipos com baixa herdabilidade, muitas vezes o verdadeiro valor genético fica mascarado pelo

ambiente e, conseqüentemente, um menor número de locos é fixado, mantendo parte da variação genética da população original. Quando a herdabilidade do caráter aumenta, mais locos são fixados (Gráficos 3 e 6), independente da frequência alélica inicial e do grau médio de dominância. Com isso a variância genética se esgota mais rapidamente (Gráficos 9 e 12).

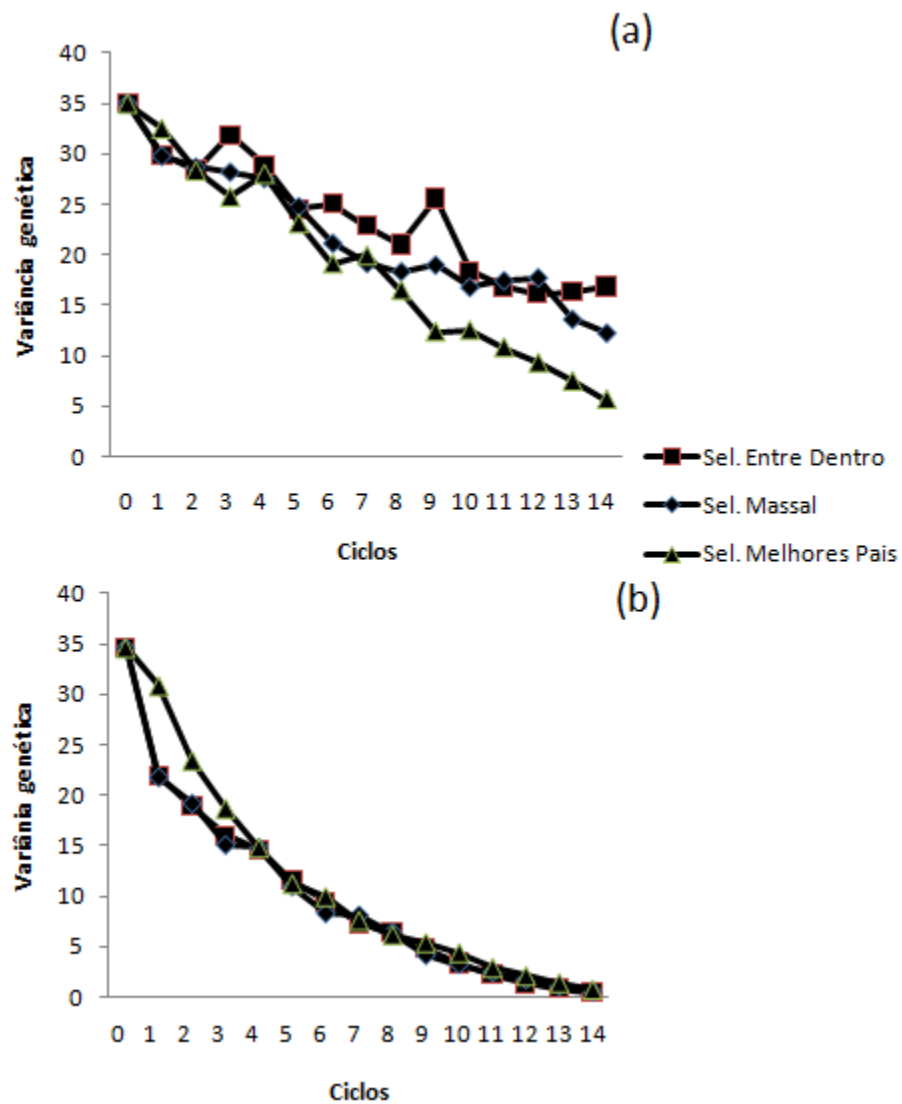


Gráfico 7 Variação genética nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 0,1 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

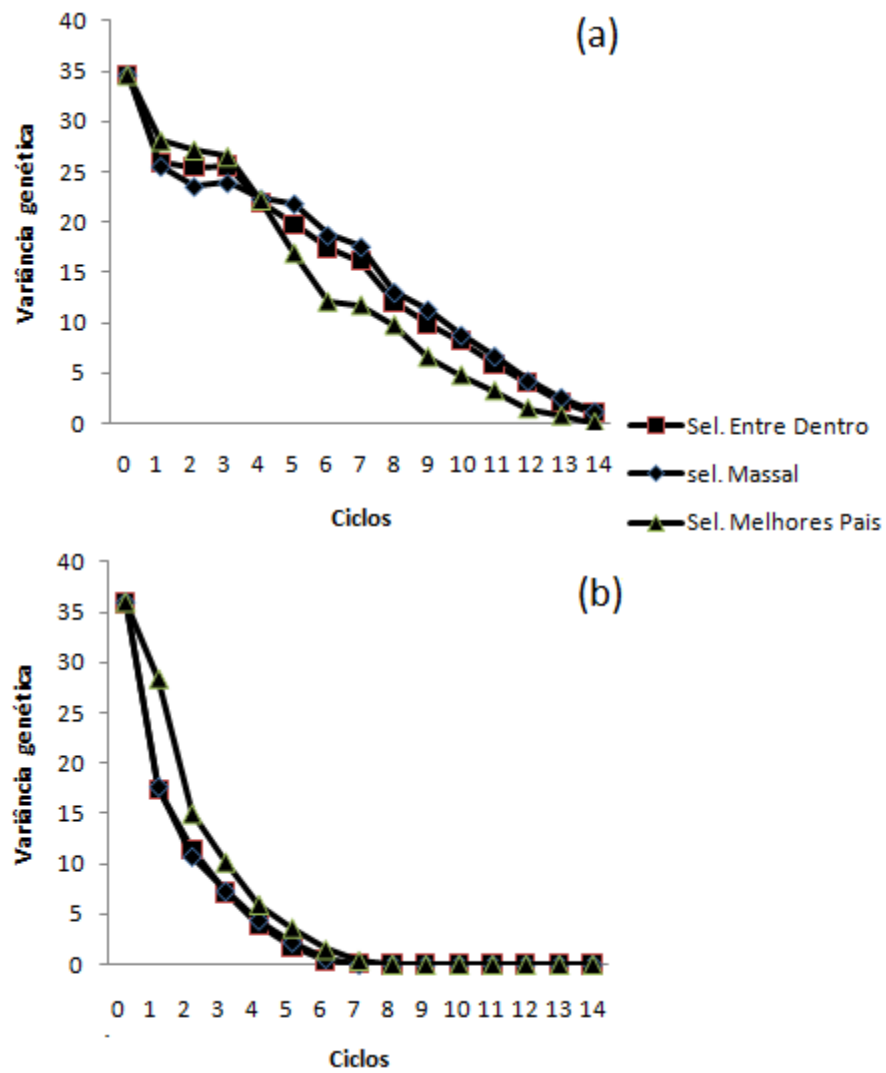


Gráfico 8 Variância genética nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 0,5 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

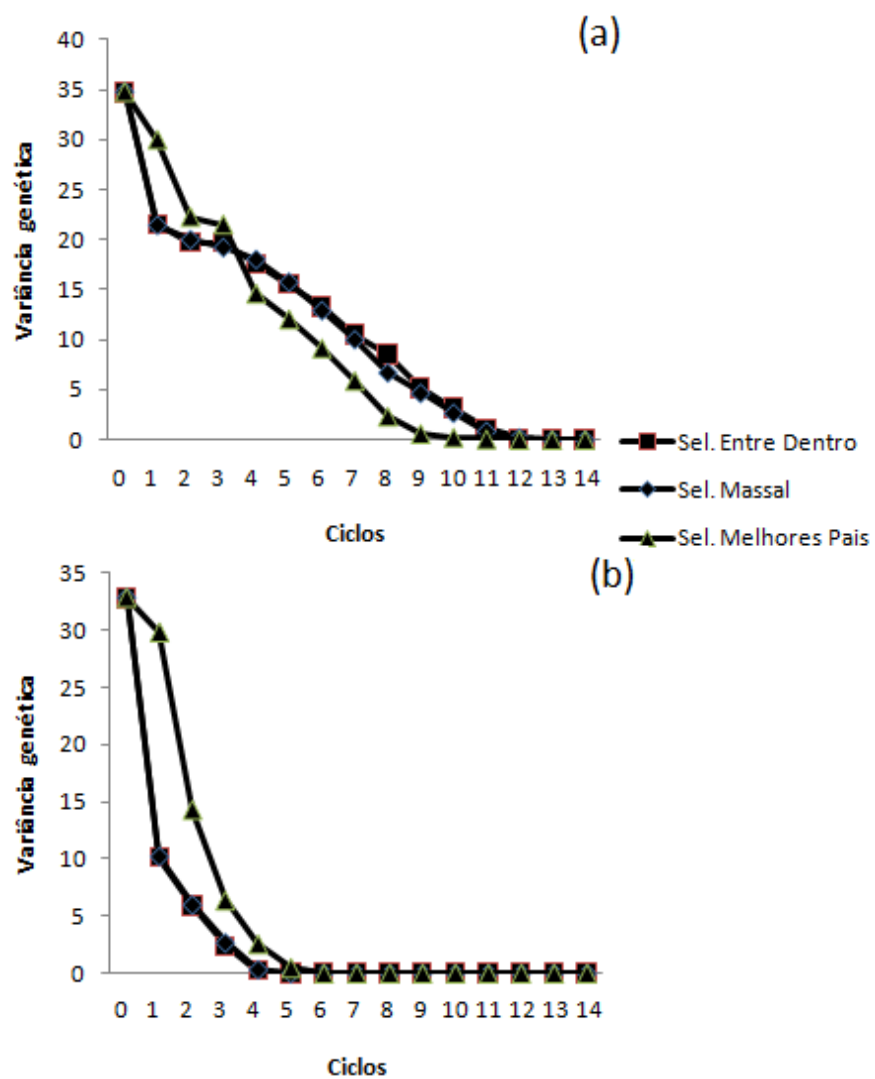


Gráfico 9 Variância genética nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 1,0 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

No caso do grau médio de dominância igual a um, ou seja, com dominância completa, pode-se observar que a variância genética é esgotada mais lentamente. Para explicar tal fato, basta usar como exemplo um gene com dois alelos. Com dominância completa, o homocigoto com os dois alelos dominantes

e o heterozigoto possui o mesmo valor genético (1), enquanto que o homozigoto com alelos recessivos vale -1. A variância genética, neste caso, é de 1,33. Já na ausência de dominância, o valor genético do homozigoto dominante é um (1), o heterozigoto é zero (0) e do homozigoto recessivo menos um (-1) e a variância genética passa a ser um (1). Com esse exemplo fica claro que, para manter a variância genética ao longo dos ciclos seletivos, o grau médio de dominância deve ser considerado.

Considerando a variância genética dos três métodos de recombinação propostos nesse trabalho, quando a frequência alélica inicial da população é baixa, novamente a recombinação dos pais que geraram as melhores famílias se mostra inferior aos métodos de recombinação dos melhores indivíduos das progênes, considerando ou não a sua genealogia (Gráficos 7a, 8a, 9a, 10a, 11a, 12a). Esse fato não ocorreu nas simulações que foram consideradas frequências alélicas iniciais altas, pois, a variância caiu rapidamente nas três estratégias de recombinação pelo fato da maioria dos locos já estarem fixados.

Entre as inúmeras vantagens de se utilizar a seleção recorrente intrapopulacional, destaca-se a possibilidade de introduzir novos genótipos em qualquer ciclo seletivo, sendo essa uma boa estratégia para se manter a variação genética. Isso não é possível de ser realizado quando se utiliza a seleção recorrente recíproca, mostrando novamente que a seleção recorrente intrapopulacional deve ser preferida no melhoramento genético do eucalipto.

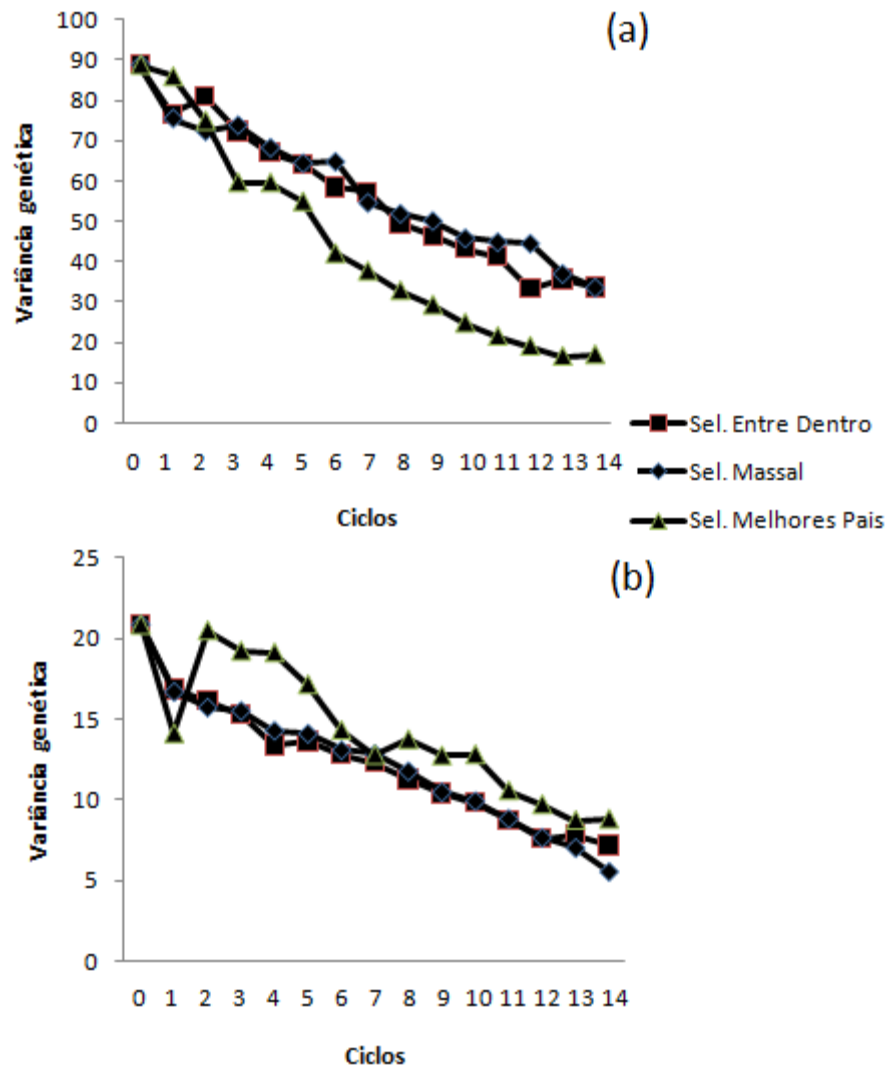


Gráfico 10 Variância genética nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 0,1 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

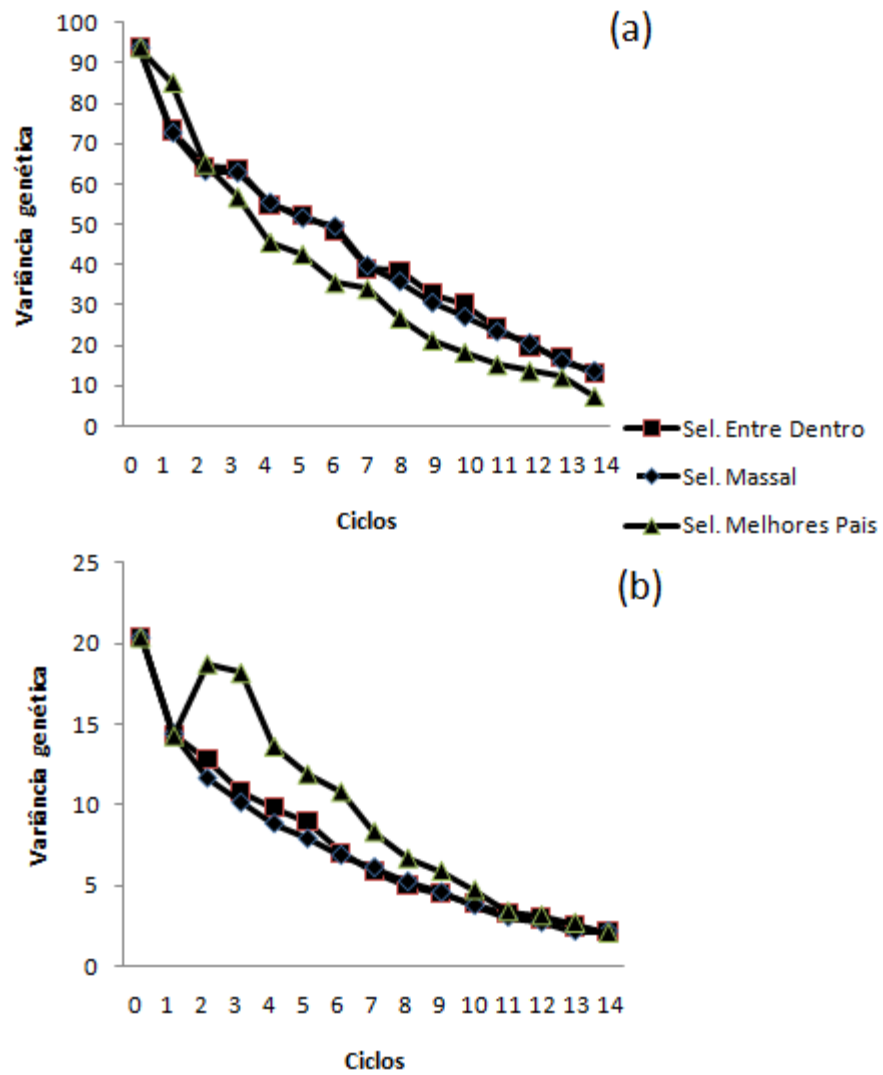


Gráfico 11 Variância genética nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 0,5 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

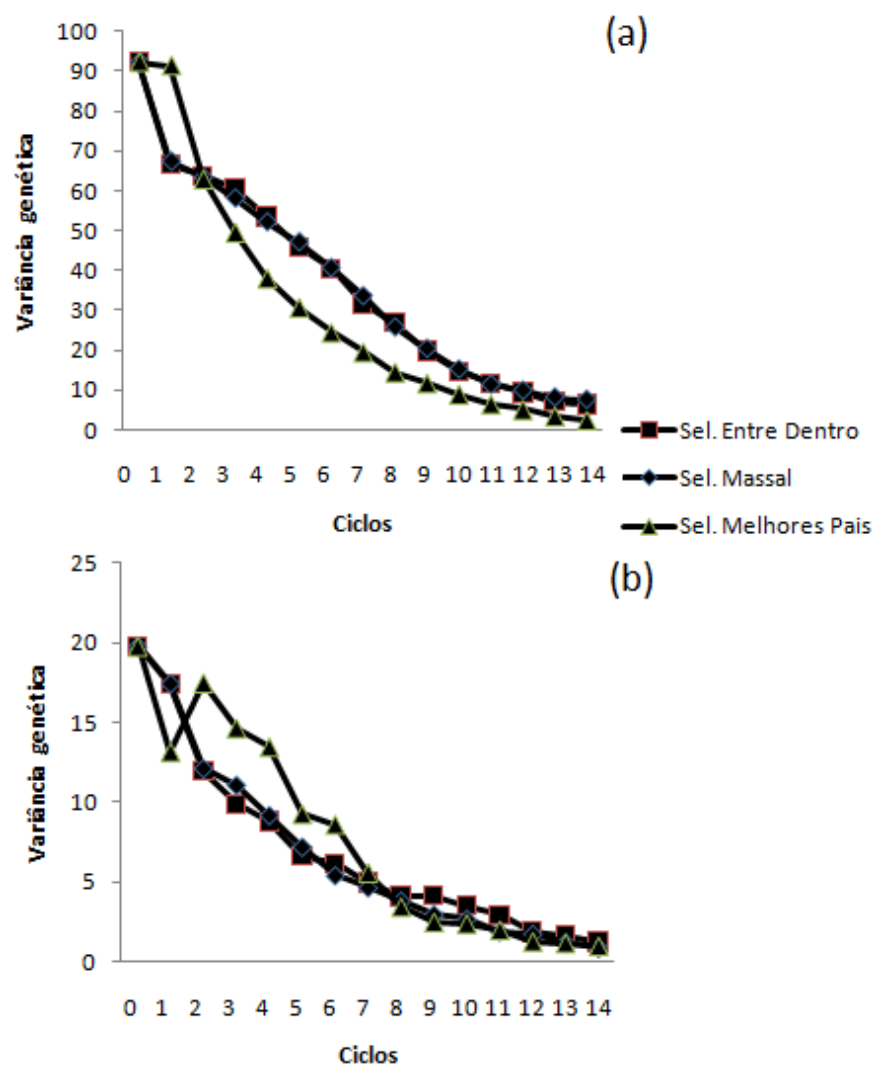


Gráfico 12 Variância genética nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 1,0 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

Segundo Ramalho, Santos e Zimmermann (1993), para obter sucesso em um programa de melhoramento, deve-se ter variância genética suficiente para selecionar os melhores indivíduos. Contudo, essa variância deve estar associada a médias altas para que se possam extrair bons clones. Quando se recombina

os melhores pais, considerando frequência alélica da população inicial alta (0,8), verifica-se que a variância genética, nos ciclos iniciais da seleção recorrente, são de maior magnitude, quando comparado com os outros dois métodos de recombinação propostos nesse trabalho, porém, a média fenotípica foi inferior, mostrando, novamente, que o método de recombinação dos melhores indivíduos das progênes é superior (Gráficos 13a, 14a, 15a, 16a, 17a e 18a).

Para as empresas produtoras de carvão e/ou celulose, assim como para os produtores de madeira, o que realmente importa é a média fenotípica ao longo dos ciclos, pois, é por meio dela que o resultado do melhoramento genético é visualizado. Existem relatos na literatura que a seleção fenotípica, na cultura do eucalipto, foi eficiente para conseguir ganhos expressivos. Como exemplo pode-se citar o caso da V & M Florestal, em que o ganho de 27 st/ha/ano, obtido entre 1990 e 1998, foi resultado do investimento em seleção massal e, também, em seleção de famílias de meios irmãos das espécies de maior potencial de crescimento e sobrevivência para a região (ANDRADE; RAMALHO; ALTHOFF, 2001).

Nos Gráficos 13, 14, 15, 16, 17, 18 são apresentadas as médias fenotípicas ao longo dos ciclos de seleção. Em todas as configurações propostas houve ganho expressivo nos três métodos de recombinação, porém, fica claro que a estratégia de recombinação dos pais que geraram as melhores progênes foi a que obteve menores médias ao longo dos ciclos seletivos. Considerando o grau médio de dominância igual a zero e a frequência alélica inicial baixa (0,2) (Gráficos 13a, 14a, 15a), as médias fenotípicas das estratégias de recombinação dos indivíduos, desconsiderando a genealogia (seleção massal) e recombinação dos melhores indivíduos dentro das melhores famílias (seleção entre e dentro de famílias), foram semelhantes, enquanto que a recombinação dos pais que geraram as melhores famílias foi inferior em todos os ciclos, independente da herdabilidade. Já com a frequência alélica inicial alta (0,8), em todos os casos a

seleção recorrente foi eficiente em alcançar a média fenotípica máxima (todos os locos fixados). Porém, quando se recombinaram os pais das melhores progênes, foi necessário um maior número de ciclos na seleção recorrente para alcançar esse patamar (Gráficos 13b, 14b, 15b).

Com o grau médio de dominância do caráter igual a um (dominância completa) e considerando a frequência alélica inicial baixa (Gráficos 16a, 17a, 18a), novamente a recombinação dos pais das melhores progênes foi inferior quando comparada com as outras duas estratégias propostas. Observa-se que, considerando a frequência alélica inicial de 0,8 (Gráficos 16b, 17b e 18b), ocorre uma redução da média fenotípica do ciclo 1 para o ciclo 2 na estratégia de recombinação dos pais. Isso ocorreu, provavelmente, porque na população inicial foram selecionados indivíduos aleatoriamente e, como é necessária uma recombinação a mais quando se utilizam os melhores pais para a recombinação, alguns locos com alelos recessivos, que estavam encobertos no heterozigoto na geração anterior, foram fixados, fazendo com que a média fenotípica reduza de um ciclo para o outro. Posteriormente a média fenotípica aumenta, pois, locos com alelos dominantes, também, vão sendo fixados aos poucos. Segundo Ramalho, Santos e Pinto (2008), a interação de dominância dificulta a seleção de indivíduos superiores, uma vez que a descendência deste indivíduo poderá ter comportamento inferior a ele próprio. Esse fato pode ser visualizado na Tabela 3, pois, comparando as configurações, alterando apenas o grau médio de dominância, o ganho realizado é sempre superior quando é considerada a ausência de dominância.

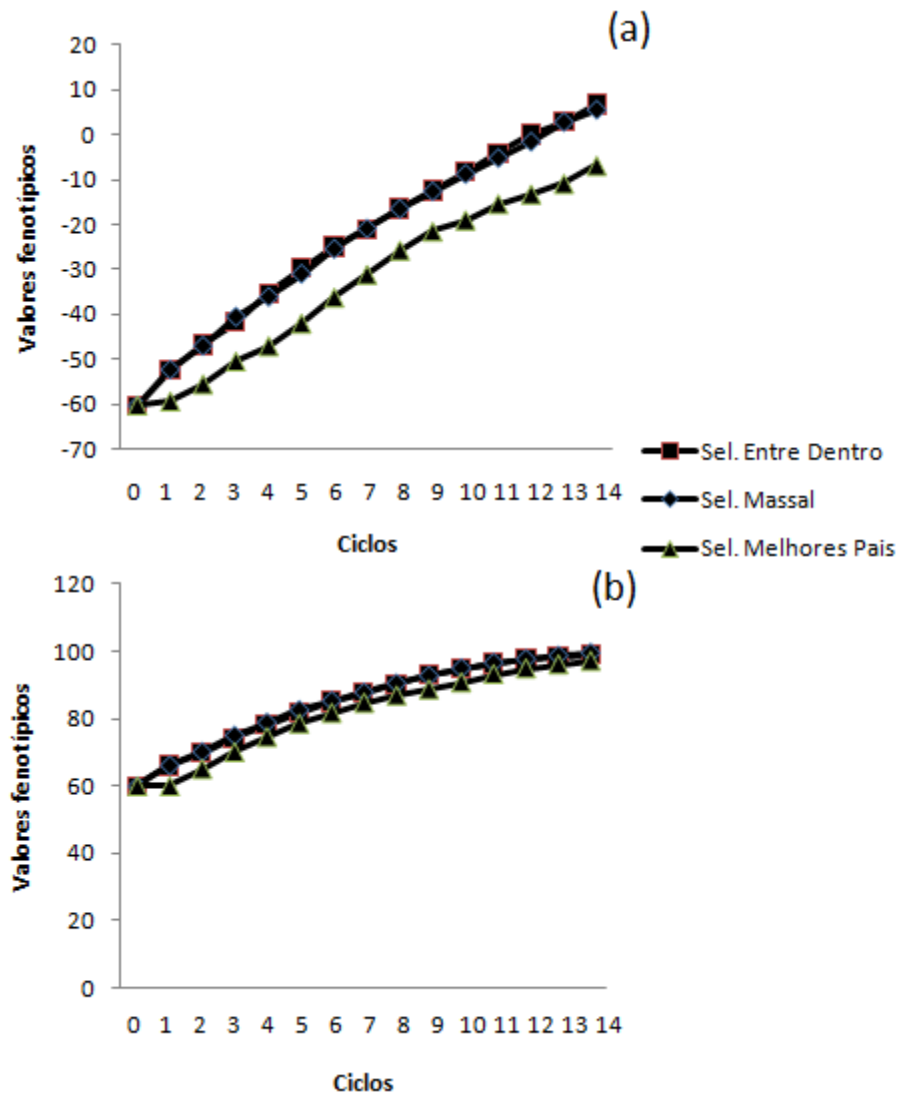


Gráfico 13 Valores fenotípicos nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 0,1 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

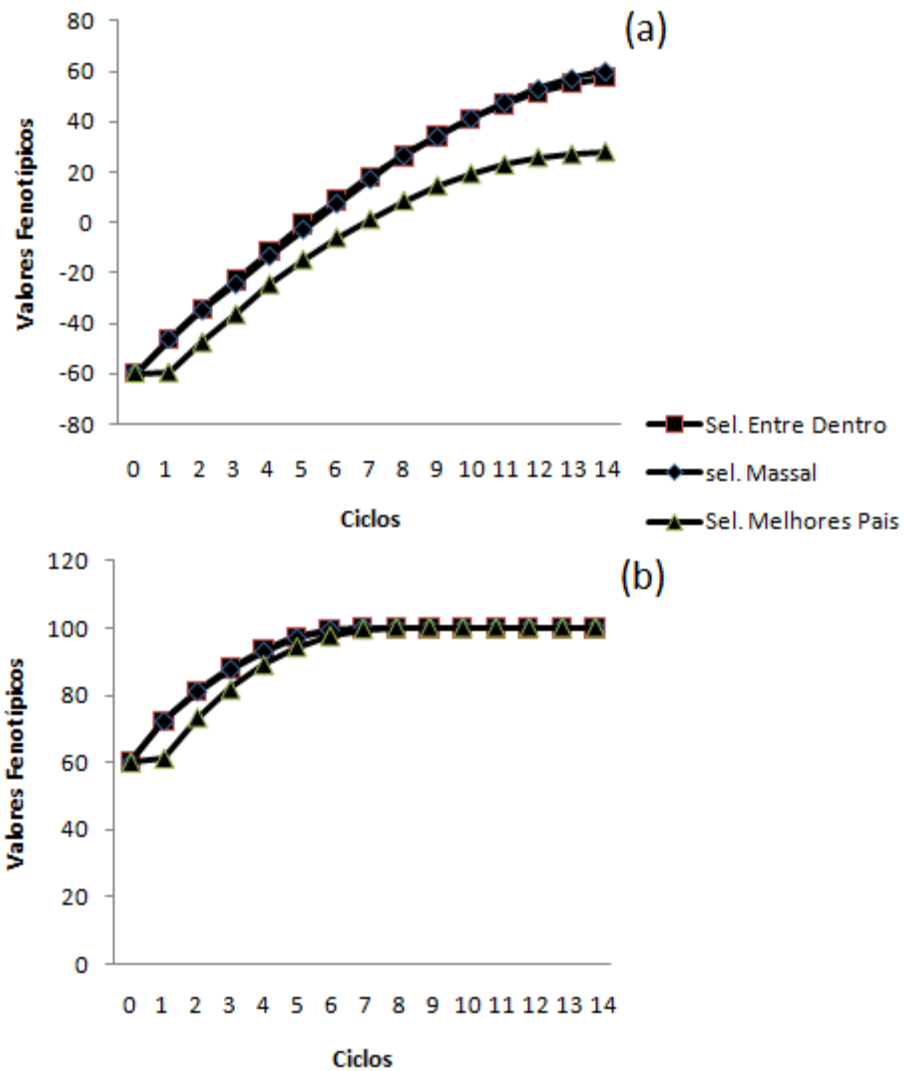


Gráfico 14 Valores fenotípicos nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 0,5 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

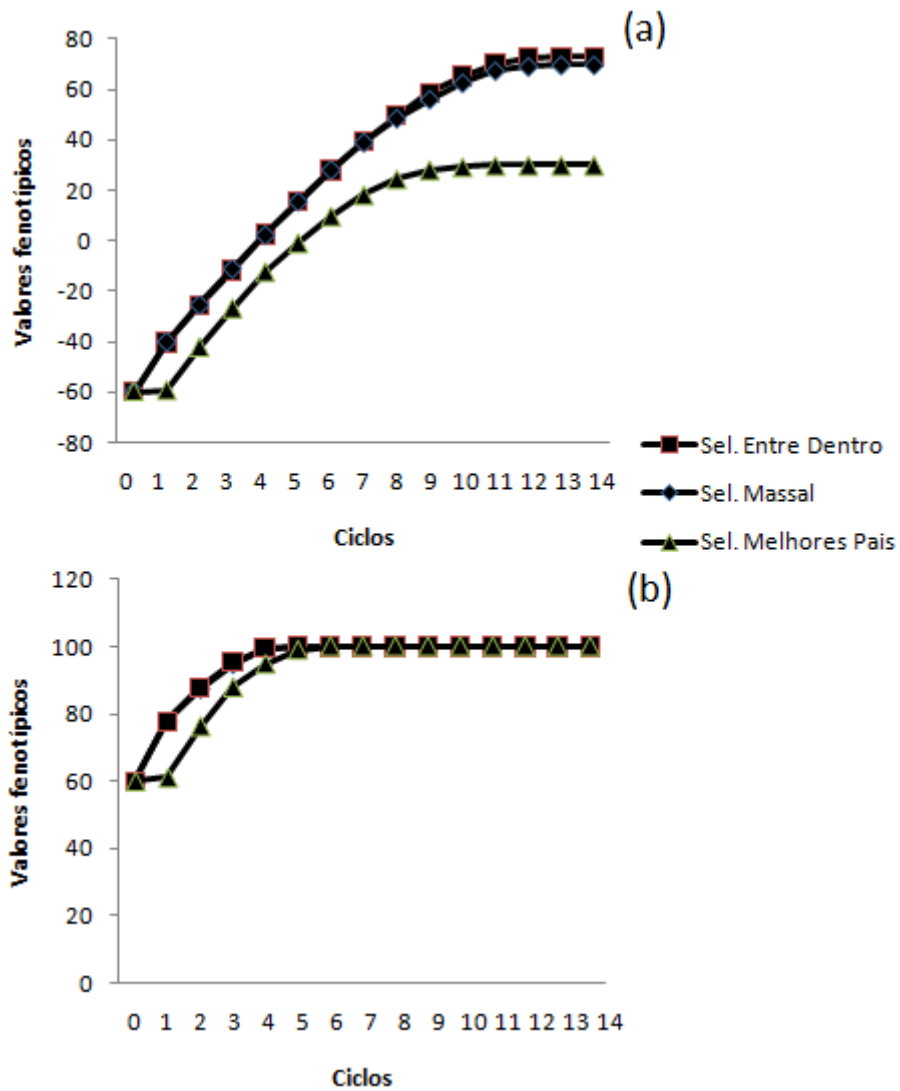


Gráfico 15 Valores fenotípicos nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero, herdabilidade igual a 1,0 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

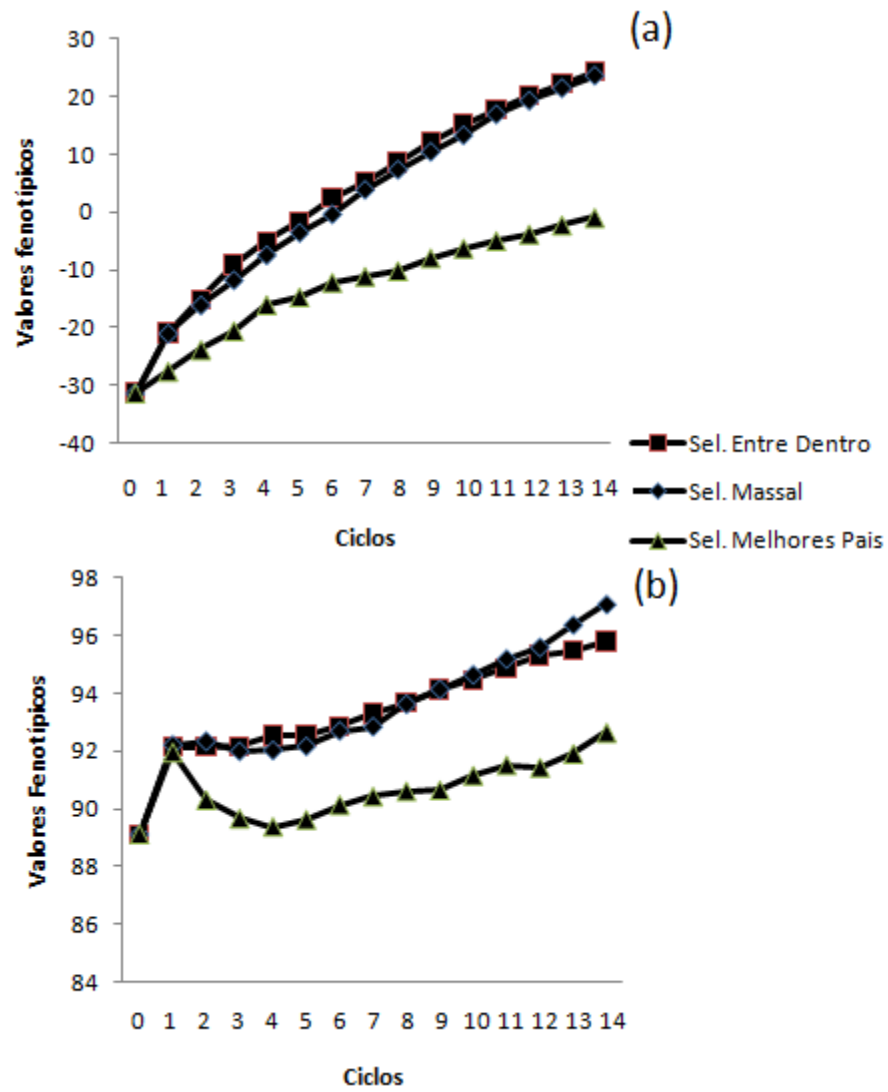


Gráfico 16 Valores fenotípicos nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 0,1 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

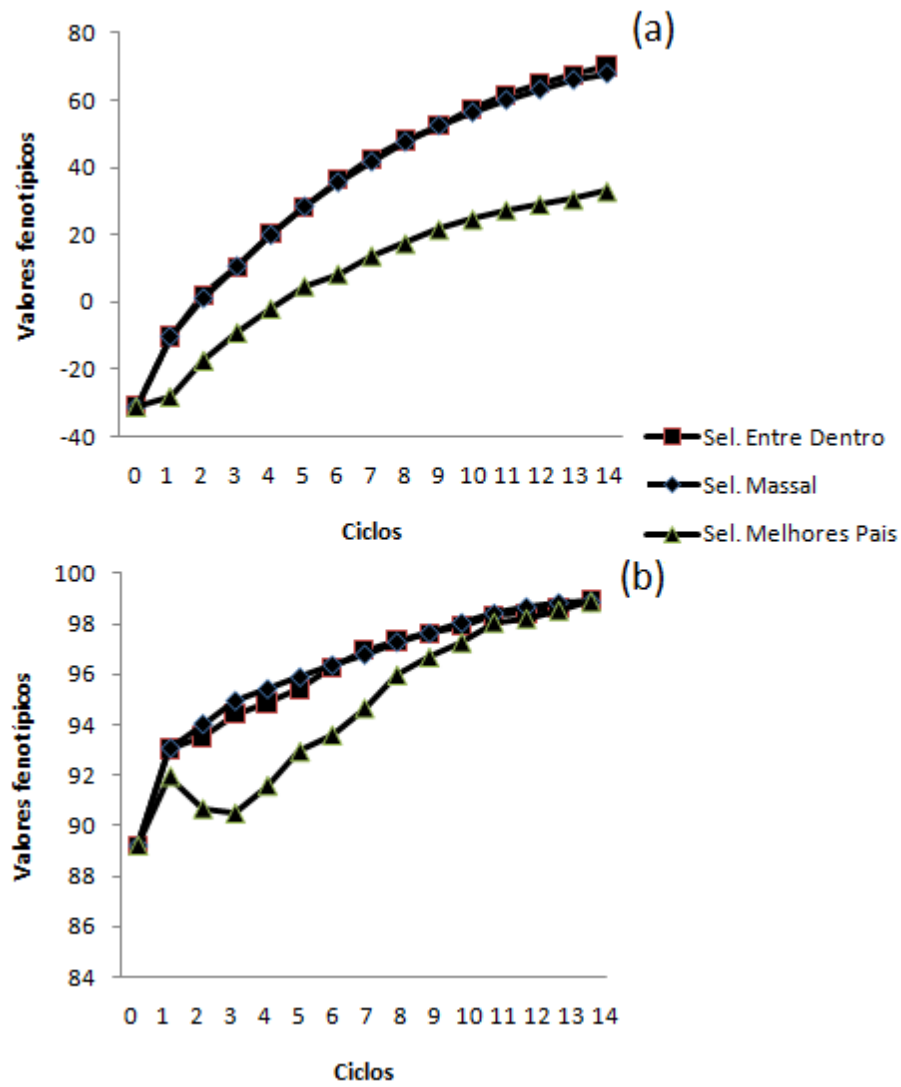


Gráfico 17 Valores fenotípicos nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 0,5 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

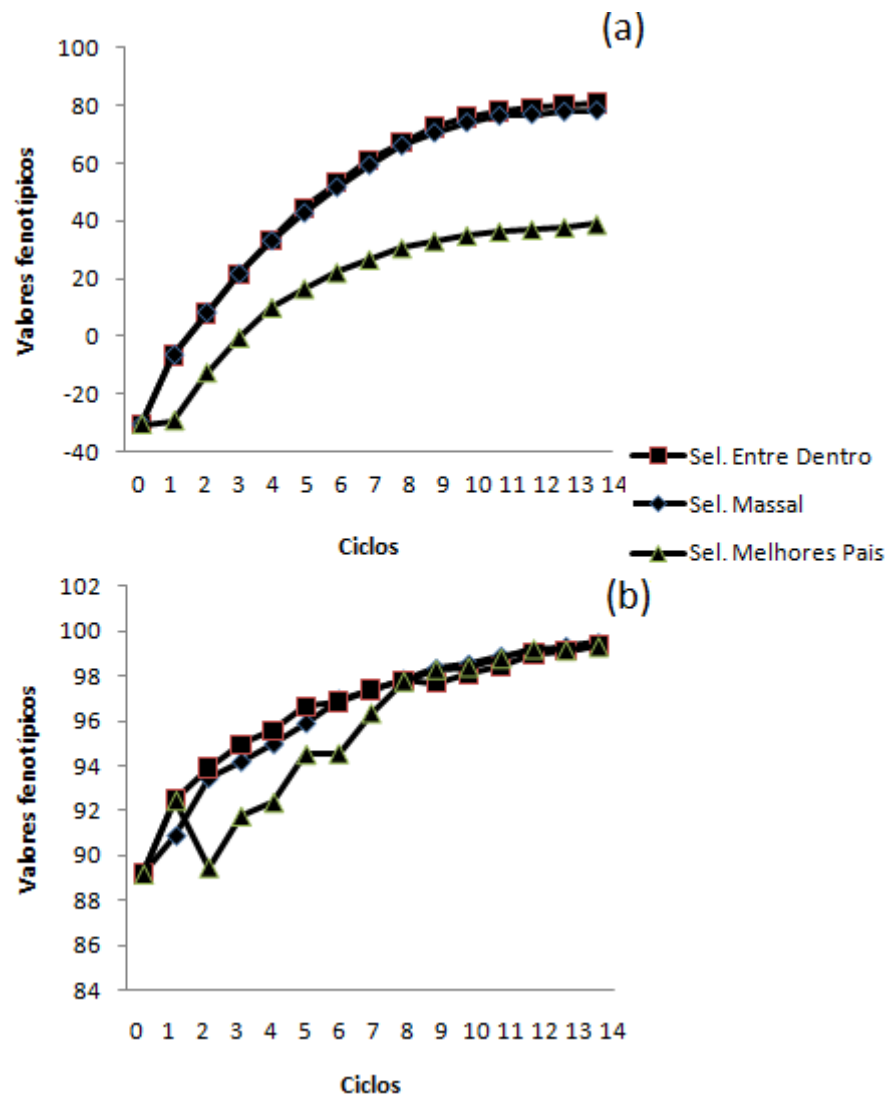


Gráfico 18 Valores fenotípicos nos diferentes ciclos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um, herdabilidade igual a 1,0 e: (a) frequência alélica: 0,2; (b) frequência alélica: 0,8

Para avaliar o progresso genético na seleção recorrente, podem-se utilizar de vários estimadores, um deles é o ganho realizado por ciclo. Observa-se na Tabela 3 que em todos os métodos de recombinação propostos houve ganho expressivo ao longo dos ciclos. Vale ressaltar que o ganho realizado com a seleção é mais expressivo, quando a frequência alélica inicial é baixa e quando há um aumento da herdabilidade do caráter. Isso ocorre independentemente do grau médio de dominância e é mais evidente da recombinação dos indivíduos dentro das progênies (seleção massal e seleção entre e dentro). Como em alguns casos os valores fenotípicos máximos foram atingidos antes de se completar os 14 ciclos seletivos, não foram consideradas todas as configurações propostas no ganho com a seleção, pois, esses valores ficariam subestimados.

Como já era esperado, novamente os métodos de recombinação dos melhores indivíduos, considerando ou não a sua genealogia, foi superior ao terceiro método proposto (Tabela 3). Isso se deve, principalmente, ao fato da necessidade de uma recombinação a mais na estratégia de recombinação dos pais que geraram as melhores progênies, dobrando o tempo para se completar um ciclo. Assim, fica claro que a recombinação dos pais que geraram as melhores progênies, apesar de apresentar ganhos com a seleção, foi o método mais ineficiente de recombinação na seleção recorrente. Porém, pode-se ou não utilizar a informação das progênies para selecionar os melhores indivíduos e posteriormente recombiná-los.

Vários trabalhos têm sido feitos comparando a seleção massal com a seleção entre e dentro de progênies em eucalipto (FREITAS et al., 2009; FURTINI, 2011; MARTINS et al., 2005; ROSADO et al., 2009). Freitas et al. (2009) concluíram que as estimativas dos ganhos genéticos com a seleção massal e a seleção entre e dentro de progênies apresentaram magnitudes semelhantes. Já Furtini (2011), considerando que o BLUP representa o verdadeiro valor genético, verificou que a coincidência entre os indivíduos

identificados pelo BLUP e os da seleção massal é de maior magnitude quando se compara o BLUP com a seleção entre e dentro de progênes, concluído que a seleção massal proporciona maiores ganhos.

No presente trabalho, conforme comentado, as diferenças entre a seleção massal, ou seja, recombinação dos melhores indivíduos independente da genealogia, e a seleção entre e dentro de famílias com respectiva recombinação das mesmas não foram expressivas. Isso ocorreu, provavelmente, porque existem progênes com muitos indivíduos de constituição genética superior dentro dela, que são selecionados quando se utiliza a seleção massal e, esses indivíduos dentro de poucas progênes são tão bons quanto os melhores indivíduos das melhores progênes, já que nesse segundo método é selecionado apenas um indivíduo por progênie. Como esses dois métodos não apresentaram diferenças, provavelmente a seleção combinada seria o método de seleção mais apropriado, pois, nesse caso é gerado um índice que resulta em um número diferenciado de famílias e indivíduos selecionados por progênie enquanto que na seleção entre e dentro esse número é constante.

Tabela 3 Ganho fenotípico realizado nos diferentes métodos de recombinação

GMD ⁽¹⁾	h ²⁽²⁾	Freq. Alélica ⁽³⁾	Método Recombinação		
			Sel. Massal	Sel. Entre Dentro	Sel. Melhores Pais
0	0,1	0,2	4,381	4,477	1,783
0	0,1	0,8	2,641	2,607	1,239
0	0,5	0,2	8,005	7,822	2,928
0	1,0	0,2	8,640	8,853	3,000
1	0,1	0,2	3,663	3,707	1,012
1	0,1	0,8	0,532	0,447	0,118
1	0,5	0,2	6,584	6,753	2,139
1	0,5	0,8	0,646	0,648	0,323
1	1,0	0,2	7,271	7,442	2,328
1	1,0	0,8	0,688	0,678	0,338

1/graú médio de dominância

2/herdabilidade média

3/freqüência alélica inicial

Os métodos que recombinaú os melhores indivíduos dentro das próprias progênies mostraram as estratégias mais promissoras, principalmente, por causa da redução de tempo gasto para se completar um ciclo, pois, como já comentado anteriormente, a seleção dos pais com base no desempenho de suas progênies gasta o dobro de tempo na recombinação.

5 CONCLUSÃO

A recombinação dos melhores indivíduos, independente de sua genealogia e dos melhores indivíduos dentro das melhores progênes, proporcionaram ganhos superiores à recombinação envolvendo os genitores que originaram as melhores progênes.

REFERÊNCIAS

- ABREU, G. B. et al. Strategies to improve mass selection in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 55, n. 3/4, p. 219-225, 2010.
- ANDRADE, H. B. Melhoramento do eucalipto para a indústria siderúrgica. In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 11., 2007, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 2007. p. 37-47.
- ANDRADE, H. B.; RAMALHO, M. A. P.; ALTHOFF, P. Melhoramento genético de eucaliptos para energia na V & M Florestal. In: WORKSHOP SOBRE MELHORAMENTO DE ESPÉCIES FLORESTAIS E PALMÁCEAS NO BRASIL, 1., 2001, Curitiba. **Anais...** Colombo: EMBRAPA Florestas, 2001. p. 41-49.
- ASSIS, T. F. de. Desenvolvimento e estágio atual de algumas ferramentas do melhoramento florestal. In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 11., 2007, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 2007. p. 78.
- _____. Melhoramento genético do eucalipto. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 18, n. 185, p. 32-51, 1996.
- _____. Melhoramento para produtividade e qualidade de celulose de fibra curta. In: WORKSHOP SOBRE MELHORAMENTO DE ESPÉCIES FLORESTAIS E PALMÁCEAS NO BRASIL, 1., 2001, Curitiba. **Anais...** Colombo: EMBRAPA Florestas, 2001. p. 193-214.
- ASSIS, T. F. de; MAFIA, R. G. Híbridação e clonagem. In: BORÉM, A. (Ed.). **Biotecnologia florestal**. Viçosa, MG: UFV, 2007. p. 317-334.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Stemma, 2002. 368 p.
- BISON, O. **Melhoramento de eucalipto visando à obtenção de clones para a indústria de celulose**. 2004. 169 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2004.
- BISON, O. et al. Comparison between open progenies and hybrids performance in *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla*. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 55, n. 4/5, p. 192-196, Sept. 2006.

BISON, O. et al. Dialelo parcial entre clones de *Eucalyptus camaldulensis* e clones de *E. urophylla*, *E. grandis* e *E. saligna*. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 33, n. 3, p. 395-402, maio/jun. 2009.

_____. Inbreeding depression in *Eucalyptus* clones. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, MG, v. 4, n. 4, p. 459-464, Dec. 2004.

BOUVET, J. M.; SAYA, A.; VIGNERON, P. Trends in additive, dominance and environmental effects with age for growth traits in *Eucalyptus* hybrid populations. **Euphytica**, Netherlands, v. 165, n. 1, p. 35-54, 2009.

BOX, G. E. P.; DRAPER, N. R. **Empirical model building and response surfaces**. New York: J. Wiley, 1987. 669 p.

CASTRO, N. H. C. **Número de repetições e eficiência da seleção em progênies de meios irmãos de *Eucalyptus camaldulensis***. 1992. 121 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, 1992.

CORDEIRO, A. C. C. **Número de inter cruzamentos na eficiência da seleção recorrente na cultura do arroz**. 2001. 149 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2001.

COTTERILL, P. P.; DEAN, C. A. **Successful tree breeding with index selection**. Melbourne: CSIRO, 1990. 77 p.

CRUZ, C. D. A informática no melhoramento genético. In: NASS, L. L. et al. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 1085-1118.

DACHS, J. N. W. **Estatística computacional: uma introdução ao Turbo Pascal**. Rio de Janeiro: LTC, 1988. 236 p.

ESTOPA, R. A. **Comparação do desempenho no viveiro e no campo dos descendentes de clones de *Eucalyptus* spp. autofecundados e cruzados**. 2006. 60 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2006.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. Essex: Longman, 1995. 480 p.

FEHR, W. R. **Principles of cultivar development**. New York: MacMillan, 1987. 525 p.

FERREIRA, D. F. Uso da simulação no melhoramento. In: NASS, L. L. et al. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação-MT, 2001. p. 1119-1141.

FERREIRA, M. Melhoramento e a silvicultura intensiva clonal. **Boletim do Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais**, Piracicaba, n. 45, p. 22-30, jan./dez. 1992.

FREITAS, R. G. et al. Predição de ganhos genéticos em progênes de polinização aberta de *Eucalyptus urograndis* cultivadas em diferentes ambientes e submetidas a diferentes procedimentos de seleção. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 33, n. 2, p. 255-263, mar./abr. 2009.

FURTINI, I. V. **Estratégias de seleção em testes de progênes visando à obtenção de clones de eucalipto para a indústria de celulose**. 2011. 111 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2011.

GERALDI, I. O. Por que realizar seleção recorrente? In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 9., 2005, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 2005. p. 97.

_____. Selección recurrente en el mejoreamiento de plantas. In: GUIMARÃES, E. P. (Ed.). **Selección recurrente en arroz**. Cali: CIAT, 1997. p. 3-11.

HALLAUER, A. R. Recurrent selection in maize. **Advance in Agronomy**, Madison, v. 9, n. 6, p. 115-179, Dec. 1992.

HARBARD, J. et al. One stop pollination a new technology developed by Shell forestry technology unit. In: DUNGEY, H. S. (Ed.). **Hybrid breeding and genetics of forest trees**. Noosa: CRC, 2000. p. 430-434.

KERR, R. J.; DIETERS, M. J.; TIER, B. Simulation of the comparative gains from four different hybrid tree breeding strategies. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 34, n. 1, p. 209-220, Jan. 2004.

MARQUES JÚNIOR, O. G. **Estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos e avaliação da eficiência da seleção precoce em *Eucalyptus cloeziana* F. Muell.** 1995. 69 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1995.

MARTINS, I. S. et al. Comparação entre os processos de seleção entre e dentro e o de seleção combinada, em progênies de *Eucalyptus grandis*. **Cerne**, Lavras, v. 11, n. 1, p. 16-24, jan./mar. 2005.

MELO, D. S. **Número ideal de genitores para a geração de populações sintéticas em eucalipto via simulação.** 2010. 81 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2010.

NUNES, J. A. R.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F. Inclusion of genetic relationship information in the pedigree selection method using mixed models. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 1, p. 73-78, Jan./Feb. 2008.

ODA, S. et al. Melhoramento florestal. In: BOREM, A. (Ed.). **Biotecnologia florestal.** Viçosa, MG: UFV, 2007. p. 51-71.

OEVEREN, A. J. van; STAM, P. Comparative simulation studies on the effects of selection for quantitative traits in autogamous crop: early selection versus single seed descent. **Heredity**, Cary, v. 69, n. 4, p. 342-351, Oct. 1992.

OMOLO, E.; RUSSELL, W. A. Genetic effects of population size in the reproduction of two heterogeneous maize populations. **Iowa State Journal of Science**, Holdings, v. 45, p. 499-512, 1971.

PEREIRA, R. C. et al. Alternativas para aumentar a eficiência dos cruzamentos em programas de melhoramento de *Eucalyptus*. **Cerne**, Lavras, v. 8, n. 2, p. 60-69, set./dez. 2002.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing.** Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2010. Software.

RAMALHO, M. A. P. Emprego da seleção recorrente no melhoramento de essências florestais. In: WORKSHOP MÉTODOS DE SELEÇÃO, 1., 1994, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte: CTGMF-SIF, 1994. p. 1-18.

RAMALHO, M. A. P. Melhoramento do feijoeiro. In: SIMPÓSIO SOBRE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 30., 1997, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 1997. p. 167-196.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; SANTOS, J. B. Melhoramento de espécies autógamas. In: NASS, L. L. et al. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 201-230.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; PINTO, C. A. B. P. **Genética na agropecuária**. 4. ed. Lavras: UFLA, 2008. 463 p.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; ZIMMERMANN, M. J. de O. **Genética quantitativa aplicada ao melhoramento de plantas autógamas: aplicação ao melhoramento de feijoeiro**. Goiânia: UFG, 1993. 271 p.

RANGEL, P. H. N.; NEVES, P. C. F. Selección recurrent aplicada al arroz de riego en Brasil. In: GUIMARÃES, E. P. (Ed.). **Selección recurrent en arroz**. Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical, 1997. p. 79-97. (Publicación CIAT, 267).

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

RESENDE, M. D. V. de; ASSIS, T. F. Seleção recorrente recíproca entre populações sintéticas multi-espécies (SRR-PSME) de eucalipto. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 57, n. 2, p. 57-60, jul./dez. 2008.

RESENDE, M. D. V. de; BARBOSA, M. H. P. **Estratégias ótimas para o melhoramento de plantas com reprodução assexuada**. Colombo: EMBRAPA Florestas, 2005. 85 p.

RESENDE, M. D. V. de et al. Seleção recorrente e o melhoramento genético do eucalipto no Brasil. In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 11., 2005, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 2005. p. 97.

ROSADO, A. M. et al. Ganhos genéticos preditos por diferentes métodos de seleção em progênies de *Eucalyptus urophylla*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 12, p. 1653-1659, dez. 2009.

SILVA, J. W. **Emprego da simulação na escolha do número de indivíduos no método “bulk” no melhoramento de plantas autógamas**. 2009. 59 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

SOUZA JÚNIOR, C. L. de. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L. et al. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 159-199.

TOLFO, A. L. T. et al. Parâmetros genéticos para caracteres de crescimento de produção e tecnológicos da madeira em clones de *Eucalyptus* spp. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 67, p. 101-110, set. 2005.

TRINDADE, H. et al. Successful fertilization and seed set from pollination on immature non-dehisced flowers of *Eucalyptus globulus*. **Annals of Botany**, London, v. 87, n. 4, p. 469-475, Apr. 2001.

VEIGA, R. D.; FERREIRA, D. F.; RAMALHO, M. A. P. Eficiência dos dialelos circulantes na escolha de genitores. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 7, p. 1395-1406, jul. 2000.

VENCOVSKY, R.; RAMALHO, M. A. P. Contribuição do melhoramento genético de plantas no Brasil. In: PATERNIANI, E. (Ed.). **Agricultura brasileira e pesquisa agropecuária**. Brasília: EMBRAPA, 2000. p. 57-89.

VIEIRA, C. et al. Melhoramento do feijão. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa, MG: UFV, 2005. p. 301-392.

VILLARI, A. C. **Guia do eucalipto**. Disponível em: <<http://www.cib.org.br>>. Acesso em: 10 abr. 2010.

WANG, X. W. et al. Effects of recurrent selection on populations of various generations in wheat by using the Tai Gu single dominant male-sterile gene. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 126, n. 4, p. 397-402, June 1996.

WERNER, B. K.; WILCOX, J. R. Recurrent selection for yield in *Glycine max* using genetic male-sterility. **Euphytica**, Wageningen, v. 50, n. 1, p. 19-26, Oct. 1990.

APÊNDICES

Tabela 1A Estimativa das herdabilidades na estratégia de recombinação dos melhores indivíduos considerando a genealogia, sem dominância

Ciclos	Herdabilidade					
	0,1		0,5		1,0	
	Frequência alélica					
	0,2	0,8	0,2	0,8	0,2	0,8
0	0,101	0,098	0,496	0,507	1	1
1	0,100	0,100	0,503	0,497	1	1
2	0,101	0,100	0,492	0,499	1	1
3	0,101	0,100	0,500	0,500	1	1
4	0,100	0,102	0,503	0,499	1	-
5	0,100	0,101	0,503	0,504	1	-
6	0,101	0,100	0,499	0,504	1	-
7	0,101	0,101	0,503	0,508	1	-
8	0,100	0,100	0,507	-	1	-
9	0,101	0,100	0,497	-	1	-
10	0,100	0,100	0,499	-	1	-
11	0,101	0,099	0,500	-	1	-
12	0,100	0,100	0,499	-	1	-
13	0,099	0,101	0,502	-	-	-
14	0,099	0,099	0,500	-	-	-

Tabela 2A Estimativa das herdabilidades na estratégia de recombinação dos pais que geraram as melhores progênies, sem dominância

Ciclos	Herdabilidade					
	0,1		0,5		1,0	
	Frequência alélica					
	0,2	0,8	0,2	0,8	0,2	0,8
0	0,101	0,098	0,496	0,507	1	1
1	0,101	0,100	0,494	0,506	1	1
2	0,100	0,099	0,500	0,497	1	1
3	0,101	0,101	0,494	0,507	1	1
4	0,101	0,099	0,500	0,507	1	1
5	0,101	0,100	0,502	0,498	1	-
6	0,101	0,100	0,503	0,505	1	-
7	0,100	0,100	0,488	0,504	1	-
8	0,099	0,100	0,496	0,489	1	-
9	0,101	0,100	0,498	-	-	-
10	0,101	0,101	0,502	-	-	-
11	0,099	0,100	0,504	-	-	-
12	0,101	0,099	0,490	-	-	-
13	0,100	0,100	0,515	-	-	-
14	0,101	0,100	0,495	-	-	-

Tabela 3A Estimativa das herdabilidades na estratégia de recombinação dos melhores indivíduos independente da genealogia, com dominância completa

Ciclos	Herdabilidade					
	0,1		0,5		1,0	
	Frequência alélica					
	0,2	0,8	0,2	0,8	0,2	0,8
0	0,101	0,104	0,496	0,497	1	1
1	0,100	0,100	0,504	0,498	1	1
2	0,099	0,101	0,499	0,499	1	1
3	0,099	0,099	0,508	0,499	1	1
4	0,099	0,099	0,497	0,497	1	1
5	0,100	0,101	0,498	0,503	1	1
6	0,100	0,101	0,501	0,504	1	1
7	0,100	0,100	0,493	0,500	1	1
8	0,101	0,100	0,508	0,501	1	1
9	0,100	0,101	0,499	0,501	1	1
10	0,099	0,101	0,492	0,499	1	1
11	0,101	0,101	0,500	0,501	1	1
12	0,101	0,100	0,503	0,498	1	1
13	0,100	0,100	0,501	0,500	1	1
14	0,100	0,099	0,505	0,506	1	1

Tabela 4A Estimativa das herdabilidades na estratégia de recombinação dos melhores indivíduos considerando a genealogia, com dominância completa

Ciclos	Herdabilidade					
	0,1		0,5		1,0	
	Frequência alélica					
	0,2	0,8	0,2	0,8	0,2	0,8
0	0,101	0,104	0,496	0,497	1	1
1	0,100	0,100	0,497	0,506	1	1
2	0,100	0,100	0,499	0,499	1	1
3	0,099	0,101	0,502	0,504	1	1
4	0,100	0,099	0,504	0,501	1	1
5	0,099	0,099	0,494	0,502	1	1
6	0,100	0,101	0,497	0,501	1	1
7	0,100	0,099	0,506	0,499	1	1
8	0,100	0,101	0,490	0,495	1	1
9	0,099	0,101	0,502	0,497	1	1
10	0,100	0,099	0,501	0,499	1	1
11	0,101	0,100	0,497	0,504	1	1
12	0,100	0,101	0,492	0,501	1	1
13	0,101	0,100	0,507	0,501	1	1
14	0,100	0,100	0,503	0,494	1	1

Tabela 5A Estimativa das herdabilidades na estratégia de recombinação dos pais que geraram as melhores progênies, com dominância completa

Ciclos	Herdabilidade					
	0,1		0,5		1,0	
	Frequência alélica					
	0,2	0,8	0,2	0,8	0,2	0,8
0	0,101	0,104	0,496	0,497	1	1
1	0,100	0,100	0,494	0,502	1	1
2	0,100	0,099	0,501	0,500	1	1
3	0,099	0,100	0,506	0,504	1	1
4	0,099	0,101	0,494	0,502	1	1
5	0,100	0,100	0,505	0,505	1	1
6	0,100	0,101	0,498	0,502	1	1
7	0,102	0,101	0,494	0,501	1	1
8	0,100	0,100	0,500	0,500	1	1
9	0,101	0,100	0,506	0,498	1	1
10	0,098	0,101	0,504	0,502	1	1
11	0,100	0,099	0,501	0,500	1	1
12	0,100	0,098	0,501	0,499	1	1
13	0,100	0,099	0,502	0,504	1	1
14	0,102	0,100	0,501	0,501	1	1

Tabela 6A Variância genética nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 0,1

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	35,00	35,00	35,00	34,65	34,65	34,65
1	29,77	29,87	32,50	21,81	21,95	30,87
2	28,69	28,41	28,33	19,21	18,93	23,47
3	28,20	31,85	25,75	15,07	15,99	18,70
4	27,57	28,88	28,02	14,78	14,63	14,81
5	24,77	24,51	23,10	10,95	11,58	11,21
6	21,13	25,05	19,11	8,28	9,42	9,93
7	19,13	22,88	19,92	8,10	7,27	7,57
8	18,31	21,00	16,50	6,38	6,40	6,13
9	18,96	25,58	12,35	4,11	4,84	5,36
10	16,75	18,36	12,51	3,22	3,34	4,35
11	17,43	16,76	10,80	2,45	2,23	2,87
12	17,71	16,12	9,27	1,72	1,30	2,08
13	13,58	16,32	7,46	1,06	0,87	1,37
14	12,20	16,82	5,63	0,48	0,43	0,70

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 7A Variância genética nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 0,5

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	34,66	34,66	34,66	35,92	35,92	35,92
1	25,56	25,91	28,09	17,63	17,38	28,34
2	23,57	25,42	27,19	10,70	11,41	14,97
3	23,93	25,61	26,53	7,30	7,09	10,17
4	22,34	21,91	22,21	4,41	3,98	5,96
5	21,86	19,78	16,91	2,23	1,69	3,64
6	18,75	17,44	12,11	0,61	0,38	1,51
7	17,59	16,13	11,73	0,02	0,04	0,40
8	13,07	11,99	9,78	0,00	0,00	0,03
9	11,33	9,91	6,59	0,00	0,00	0,00
10	8,82	8,20	4,76	0,00	0,00	0,00
11	6,72	5,85	3,21	0,00	0,00	0,00
12	4,27	4,01	1,43	0,00	0,00	0,00
13	2,61	2,12	0,72	0,00	0,00	0,00
14	1,20	1,01	0,07	0,00	0,00	0,00

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 8A Variância genética nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 1,0

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	34,69	34,69	34,69	32,78	32,78	32,78
1	21,40	21,54	29,93	10,21	10,14	29,78
2	19,99	19,72	22,24	5,99	5,87	14,28
3	19,18	19,72	21,48	2,70	2,36	6,37
4	18,01	17,60	14,60	0,35	0,24	2,58
5	15,75	15,49	12,05	0,00	0,00	0,51
6	12,90	13,28	9,14	0,00	0,00	0,00
7	10,01	10,52	5,89	0,00	0,00	0,00
8	6,71	8,55	2,33	0,00	0,00	0,00
9	4,66	5,11	0,64	0,00	0,00	0,00
10	2,67	3,14	0,26	0,00	0,00	0,00
11	0,87	1,09	0,09	0,00	0,00	0,00
12	0,23	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00
13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 9A Variância genética nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 0,1

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	88,92	88,92	88,92	20,86	20,86	20,86
1	75,57	76,63	86,04	16,70	16,85	14,10
2	72,38	81,03	74,97	15,73	16,13	20,51
3	73,96	72,37	59,67	15,53	15,29	19,25
4	68,37	67,03	59,62	14,31	13,40	19,13
5	64,52	64,21	54,91	14,12	13,63	17,14
6	64,86	58,54	42,06	13,09	12,82	14,31
7	54,69	57,35	37,66	12,85	12,31	12,78
8	52,01	49,56	32,77	11,79	11,27	13,74
9	50,24	46,48	29,23	10,50	10,42	12,72
10	45,93	43,32	24,77	9,94	9,81	12,80
11	44,96	41,23	21,45	8,85	8,76	10,55
12	44,61	33,41	19,00	7,68	7,60	9,68
13	37,12	35,69	16,46	7,04	7,86	8,71
14	33,66	33,72	16,88	5,57	7,16	8,78

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 10A Variância genética nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 0,5

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	93,83	93,83	93,83	20,40	20,40	20,40
1	72,70	73,32	85,12	14,42	14,32	14,26
2	63,18	64,21	65,03	11,66	12,79	18,73
3	62,80	63,76	56,76	10,14	10,83	18,19
4	55,52	54,84	45,60	8,84	9,82	13,61
5	51,53	52,42	42,64	7,90	8,96	11,88
6	49,61	48,44	35,51	6,86	7,02	10,79
7	39,86	38,97	34,04	6,11	5,87	8,30
8	35,84	38,46	26,82	5,24	5,00	6,65
9	30,56	32,88	21,28	4,56	4,49	5,87
10	27,05	30,15	18,34	3,75	3,87	4,69
11	23,38	24,23	15,30	3,01	3,24	3,34
12	20,62	19,76	13,72	2,67	2,95	3,11
13	16,01	17,05	12,13	2,14	2,49	2,65
14	13,67	12,99	7,42	2,14	2,14	2,00

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 11A Variância genética nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 1,0

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	92,41	92,41	92,41	19,78	19,78	19,78
1	67,44	66,61	91,47	17,46	17,40	13,16
2	63,34	63,73	62,99	12,14	11,93	17,49
3	58,12	60,67	49,62	11,08	9,86	14,64
4	52,14	53,47	38,07	9,19	8,81	13,46
5	47,17	45,95	30,79	7,22	6,60	9,25
6	40,67	40,42	24,52	5,42	6,14	8,60
7	33,59	31,74	19,57	4,66	4,95	5,58
8	25,67	26,91	14,57	3,83	4,10	3,41
9	20,33	19,81	11,79	2,99	4,14	2,47
10	15,15	14,68	9,03	2,69	3,51	2,39
11	11,23	11,74	6,58	1,90	2,94	1,98
12	9,82	9,35	5,21	1,74	1,83	1,24
13	8,09	7,08	3,56	1,20	1,60	1,16
14	7,53	6,40	2,49	0,87	1,24	0,96

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 12A Número de locos fixados nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 0,1

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	5,47	5,47	5,47	65,46	65,46	65,46
1	6,55	6,54	4,23	69,35	69,37	63,77
2	9,47	9,40	6,91	73,36	73,24	69,42
3	13,18	12,57	10,31	77,82	77,36	74,67
4	15,80	15,63	13,12	81,29	80,97	78,82
5	19,63	19,46	16,68	84,60	84,15	82,55
6	22,83	22,44	20,91	87,17	86,99	85,29
7	25,92	25,32	24,14	89,33	89,37	87,95
8	29,10	28,76	28,33	91,73	91,55	89,81
9	31,80	31,53	31,38	93,62	94,02	91,41
10	34,90	34,32	33,83	95,53	95,58	93,06
11	37,66	37,19	36,64	96,88	96,97	94,89
12	40,37	40,27	38,75	97,76	97,92	96,23
13	43,57	42,43	40,73	98,70	98,69	97,26
14	45,50	45,09	43,55	99,44	99,20	98,11

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 13A Número de locos fixados nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 0,5

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	5,44	5,44	5,44	65,47	65,47	65,47
1	8,84	8,85	4,03	74,96	74,97	65,14
2	14,96	14,76	10,48	82,92	83,16	76,77
3	20,30	21,19	17,81	88,67	89,24	84,44
4	27,17	28,62	25,06	93,44	94,08	90,68
5	33,27	35,51	31,84	97,02	97,46	95,24
6	39,98	41,61	38,44	99,25	99,48	97,87
7	46,62	48,09	43,42	99,98	99,96	99,55
8	53,52	54,09	48,52	100,00	100,00	99,96
9	58,80	59,68	53,17	100,00	100,00	100,00
10	64,33	64,70	56,92	100,00	100,00	100,00
11	69,42	69,30	59,76	100,00	100,00	100,00
12	73,57	73,10	62,03	100,00	100,00	100,00
13	76,85	75,98	63,00	100,00	100,00	100,00
14	79,21	77,98	63,91	100,00	100,00	100,00

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 14A Número de locos fixados nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 1,0

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	5,43	5,43	5,43	65,38	65,38	65,38
1	12,39	12,31	4,25	79,89	79,97	64,82
2	19,33	19,17	14,21	88,25	88,80	79,82
3	26,92	27,04	23,48	94,95	95,67	89,66
4	34,97	35,56	33,34	99,37	99,61	95,62
5	43,65	44,10	41,64	100,00	100,00	99,18
6	52,45	52,49	49,37	100,00	100,00	100,00
7	60,61	60,33	55,89	100,00	100,00	100,00
8	67,75	67,73	60,80	100,00	100,00	100,00
9	73,63	74,51	63,68	100,00	100,00	100,00
10	78,90	79,96	64,44	100,00	100,00	100,00
11	82,96	84,22	64,87	100,00	100,00	100,00
12	84,35	86,20	65,00	100,00	100,00	100,00
13	84,80	86,40	65,00	100,00	100,00	100,00
14	84,80	86,40	65,00	100,00	100,00	100,00

¹Frequência alélica inicial

²Seleção massal

³Seleção entre dentro

⁴Seleção melhores pais

Tabela 15A Número de locos fixados nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 0,1

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	5,44	5,44	5,44	65,36	65,36	65,36
1	5,68	5,69	4,02	66,22	66,22	64,30
2	7,80	8,01	7,13	68,35	68,33	67,50
3	9,56	10,46	9,82	70,03	70,57	70,18
4	11,75	12,48	13,22	72,37	72,63	73,14
5	13,93	14,71	15,36	74,02	74,18	75,82
6	16,14	17,15	18,21	75,94	75,73	77,98
7	18,86	19,40	20,86	77,30	77,28	79,85
8	21,09	21,92	23,32	79,43	78,82	80,89
9	23,23	24,43	25,73	81,02	80,53	82,11
10	25,16	27,11	28,35	82,49	81,92	83,51
11	27,81	29,06	30,94	83,88	83,28	85,27
12	30,06	31,61	32,73	85,35	84,74	86,21
13	31,93	33,68	34,58	86,79	85,76	87,55
14	34,19	35,41	36,26	88,61	86,74	89,16

¹Frequência alélica inicial

²Seleção massal

³Seleção entre dentro

⁴Seleção melhores pais

Tabela 16A Número de locos fixados nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 0,5

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	5,46	5,46	5,46	65,54	65,54	65,54
1	8,80	8,80	3,92	67,92	67,90	64,00
2	12,72	13,41	9,58	71,61	71,04	68,95
3	16,62	16,94	14,77	74,91	74,88	71,91
4	21,65	21,64	19,26	77,86	77,44	77,06
5	25,81	26,12	24,31	79,95	79,68	80,38
6	30,55	31,37	28,02	82,48	82,62	83,10
7	35,48	35,61	32,55	84,50	84,75	85,87
8	39,90	39,99	36,72	86,62	86,29	88,45
9	44,47	43,80	41,50	88,09	88,06	90,38
10	48,35	48,37	45,16	89,69	89,65	91,72
11	52,04	53,86	48,38	91,09	90,87	93,25
12	56,07	57,64	50,94	92,19	91,76	94,00
13	59,81	61,66	53,99	93,33	92,65	94,74
14	63,30	65,18	56,96	94,01	93,61	95,73

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 17A Número de locos fixados nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 1,0

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	5,48	5,48	5,48	65,48	65,48	65,48
1	9,88	10,09	3,79	70,95	69,08	64,92
2	14,84	14,86	11,69	75,69	73,26	74,02
3	20,07	20,38	19,46	79,58	76,78	78,55
4	25,99	26,42	27,51	83,83	79,94	82,48
5	32,15	32,94	33,68	86,89	83,87	85,96
6	38,24	39,17	39,86	89,95	86,44	88,81
7	44,64	45,74	44,76	92,12	88,45	92,15
8	51,22	51,56	49,81	93,58	91,19	95,18
9	56,92	58,09	54,08	94,87	91,86	96,51
10	62,29	63,58	57,82	95,55	92,76	97,31
11	68,41	67,97	61,38	96,56	94,21	97,66
12	72,04	71,40	63,52	97,19	95,64	98,36
13	75,94	75,05	65,37	97,96	96,72	98,68
14	78,23	77,48	66,98	98,38	97,62	98,90

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 18A Valores fenotípicos nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 0,1

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	-60,34	-60,34	-60,34	59,79	59,79	59,79
1	-52,33	-52,47	-59,42	66,00	65,99	59,82
2	-47,09	-46,80	-55,57	70,03	69,89	64,96
3	-40,58	-41,76	-50,49	74,90	74,22	69,98
4	-36,18	-35,30	-47,05	78,71	78,13	74,39
5	-31,06	-29,64	-42,05	82,44	81,65	78,42
6	-25,52	-25,01	-36,26	85,21	84,99	81,55
7	-20,98	-21,04	-31,16	87,68	87,79	84,55
8	-16,62	-16,44	-25,75	90,38	90,23	86,69
9	-12,72	-12,50	-21,55	92,58	93,05	88,55
10	-8,90	-8,22	-19,01	94,86	94,86	90,63
11	-5,36	-4,11	-15,41	96,50	96,42	93,06
12	-1,70	0,05	-13,23	97,56	97,48	94,75
13	2,65	2,92	-10,85	98,61	98,32	95,98
14	5,38	6,81	-6,85	99,41	98,89	96,96

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 19A Valores fenotípicos nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 0,5

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	-59,95	-59,95	-59,95	60,14	60,14	60,14
1	-46,36	-46,31	-59,69	72,36	72,36	61,34
2	-35,08	-34,36	-47,74	81,15	81,39	73,43
3	-24,63	-23,04	-36,67	87,65	88,04	81,81
4	-13,49	-11,59	-24,63	92,89	93,56	89,00
5	-2,88	-0,69	-14,96	96,84	97,29	94,26
6	7,42	8,83	-6,24	99,23	99,45	97,59
7	17,12	18,19	1,00	99,98	99,96	99,51
8	26,77	26,20	8,38	100,00	100,00	99,96
9	33,91	34,23	14,36	100,00	100,00	100,00
10	41,31	40,98	19,17	100,00	100,00	100,00
11	47,85	47,01	22,74	100,00	100,00	100,00
12	53,15	51,53	25,61	100,00	100,00	100,00
13	57,26	55,01	26,89	100,00	100,00	100,00
14	60,12	57,38	27,90	100,00	100,00	100,00

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 20A Valores fenotípicos nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a zero e herdabilidade igual a 1,0

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	-60,00	-60,00	-60,00	59,90	59,90	59,90
1	-40,32	-40,25	-59,54	77,72	77,77	60,99
2	-25,65	-25,78	-42,42	87,27	87,87	76,27
3	-11,26	-11,83	-26,89	94,66	95,38	87,81
4	2,09	2,52	-12,46	99,36	99,58	94,77
5	15,39	15,68	-0,93	100,00	100,00	98,96
6	28,03	27,97	9,71	100,00	100,00	100,00
7	38,87	39,23	18,12	100,00	100,00	100,00
8	48,35	49,61	24,48	100,00	100,00	100,00
9	55,98	58,53	28,18	100,00	100,00	100,00
10	62,49	65,21	29,26	100,00	100,00	100,00
11	67,28	70,25	29,86	100,00	100,00	100,00
12	69,01	72,58	30,00	100,00	100,00	100,00
13	69,60	72,80	30,00	100,00	100,00	100,00
14	69,60	72,80	30,00	100,00	100,00	100,00

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 21A Valores fenotípicos nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 0,1

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	-31,33	-31,33	-31,33	89,10	89,10	89,10
1	-20,99	-20,92	-27,54	92,22	92,15	91,96
2	-16,09	-15,12	-23,81	92,34	92,15	90,30
3	-11,76	-9,09	-20,54	91,99	92,17	89,66
4	-7,42	-5,06	-16,03	92,02	92,54	89,37
5	-3,55	-1,62	-14,67	92,16	92,53	89,62
6	-0,35	2,43	-12,14	92,70	92,86	90,13
7	3,88	5,17	-11,12	92,85	93,29	90,42
8	7,35	8,55	-10,15	93,62	93,67	90,61
9	10,47	12,19	-7,93	94,14	94,12	90,64
10	13,32	15,33	-6,25	94,65	94,46	91,15
11	16,92	17,74	-4,94	95,20	94,87	91,52
12	19,30	20,20	-3,82	95,61	95,32	91,43
13	21,45	22,26	-2,25	96,38	95,47	91,91
14	23,61	24,28	-0,96	97,09	95,80	92,65

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 22A Valores fenotípicos nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 0,5

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	-31,17	-31,17	-31,17	89,19	89,19	89,19
1	-10,24	-10,30	-28,12	93,07	93,03	91,94
2	1,06	1,94	-17,35	94,03	93,51	90,66
3	10,61	10,33	-9,02	94,95	94,42	90,48
4	19,84	20,25	-1,94	95,43	94,88	91,57
5	28,29	28,25	4,80	95,90	95,39	92,93
6	35,40	36,29	8,37	96,38	96,27	93,59
7	41,54	42,54	13,81	96,78	96,95	94,65
8	47,40	48,03	17,41	97,28	97,34	95,97
9	52,29	52,44	21,61	97,64	97,62	96,68
10	56,13	57,44	24,66	98,06	97,90	97,28
11	59,80	61,59	27,37	98,43	98,33	98,06
12	62,85	64,89	29,04	98,68	98,41	98,22
13	65,72	67,57	30,60	98,85	98,66	98,55
14	67,59	70,12	32,99	98,88	98,90	98,89

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

Tabela 23A Valores fenotípicos nos diferentes ciclos seletivos da seleção recorrente com grau médio de dominância igual a um e herdabilidade igual a 1,0

Ciclos	p ¹ =0,2			p=0,8		
	SM ²	SED ³	SP ⁴	SM	SED	SP
0	-30,87	-30,87	-30,87	89,16	89,16	89,16
1	-6,64	-6,79	-29,52	90,89	92,47	92,45
2	8,05	7,88	-12,84	93,47	93,89	89,47
3	21,54	21,63	-0,69	94,19	94,94	91,76
4	33,00	33,35	9,88	94,98	95,56	92,37
5	42,59	44,40	16,51	95,91	96,63	94,52
6	51,55	53,14	22,15	96,97	96,86	94,56
7	59,20	61,18	26,66	97,37	97,38	96,36
8	65,98	67,18	30,61	97,86	97,79	97,77
9	70,53	72,41	33,15	98,34	97,68	98,30
10	74,07	75,88	35,03	98,54	98,07	98,41
11	76,38	78,04	36,36	98,89	98,42	98,80
12	76,90	79,25	37,15	99,05	99,00	99,22
13	77,81	80,39	37,91	99,33	99,11	99,16
14	78,20	80,75	38,98	99,49	99,33	99,32

^{1/}Frequência alélica inicial

^{2/}Seleção massal

^{3/}Seleção entre dentro

^{4/}Seleção melhores pais

ANEXOS

Funções da simulação

```

# _____ #
# Funções para simulação da melhor estratégia de recombinação na seleção _____ #
#   recorrente intrapopulacional _____ #
# _____ #
# Progamador: Fernando Henrique R. B. Toledo _____ #
# Revisores: Daniel Furtado Ferreira _____ #
#   Júlio Silva de Sousa Bueno Filho _____ #
# 25 de março de 2011 _____ #
# _____ #
rm(list=ls(all=T))
library(gtools) # pacote para gerar combinações (dialelo)

# _____ #
# _____ #
# Função para cálculo do valor genotípico
# Parâmetros: indiv = indivíduo sob análise
#   gmd = grau médio de dominância
# _____ #

soma.vg <- function(indv, gmd){ # parâmetros da função
  ir = length(which(indv == 'r')) # número de locos recessivos
  ih = length(which(indv == 'h')) # número de locos heterozigotos
  id = length(which(indv == 'd')) # número de locos dominantes
  # valor genotípico total: dominantes - recessivos + heterosigotos*gmd
  return(id - ir + ih * gmd)
}

# _____ #
# _____ #
# Função para regra da segregação
# Parâmetros: pai e mãe = indivíduos sob análise (cruzando)
# _____ #

segreg <- function(pai, mae){ # parâmetros da função
  filho <- vector('character', length(pai)) # cria o vetor do filho
  pm <- (pai == mae) # recebe as posições onde pai == mãe
  # pai 'd' x mãe 'd', filho 'd'
  filho[(pm & pai == 'd')] <- 'd'
  # pai 'r' x mãe 'r' filho 'r'
  filho[(pm & pai == 'r')] <- 'r'
  # 'h' x 'h' (filho .25:.5:.25)
  hh <- (pm & pai == 'h') # recebe as posições onde ambos são 'h'
  if (sum(hh) > 0) filho[hh] <- c('d', 'h', 'r')[apply(rmultinom(sum(hh), 1, c(.25, .5, .25)), 2, which.max)]
  # 'd' x 'r' | 'r' x 'd' (filho 'h')
  filho[((pai == 'd' & mae == 'r') | (pai == 'r' & mae == 'd'))] <- 'h'
  # 'd' x 'h' | 'h' x 'd' (filho .5 'd' .5 'h')
  hd <- (pai == 'h' & mae == 'd') | (pai == 'd' & mae == 'h')
  if (sum(hd) > 0) filho[hd] <- c('d', 'h')[rbinom(sum(hd), 1, .5) + 1]
  # 'h' x 'r' | 'r' x 'h' (filho .5 'r' .5 'h')
  hr <- (pai == 'h' & mae == 'r') | (pai == 'r' & mae == 'h')
  if (sum(hr) > 0) filho[hr] <- c('r', 'h')[rbinom(sum(hr), 1, .5)+1]
}

```

```

return(filho) # retorna a constituição do filho
}

#
#
#_ Função para fazer cruzamentos
#_ Parâmetros:      pai e mae = indivíduos, 'pai' e 'mãe'
#                  prole = número de indivíduos na progênie
#
#
cruz <- function(pai, mae, prole){ # argumentos da função
  estrt <- matrix(NA, ncol = length(pai), nrow = prole)
# cria matriz [prole,g] - armazena a prole
  progenie <- apply(estrt,2,function(x) segreg(pai, mae)) # aplica a func segreg
  return(t(progenie)) # retorna a prole do cruzamento
}

#
#
#_ Função para gerar uma população
#_ Parâmetros: p = frequência alélica média
#              g = número de locos
#              n = tamanho da população
#              h2 = herdabilidade do caráter
#              gmd = grau médio de dominância
#
#
pop.inicial<-function(p, g, n, h2, gmd){ # argumentos da função
  id <- matrix(0, ncol = 3, nrow = n)
# cria matriz de identificação dos indivíduos da população
  gen <- matrix(0, ncol = g, nrow = n)
# cria a matriz que armazena dos genótipos
  for(i in 1:n){ # 'laço' - atribui valores p/ cada loco p/ todos indivíduos
    f <- rbeta(g, p * 10, 10 * (1 - p))
# dist. beta - das frequências alélicas p/ loco
    n01 <- runif(g, 0, 1)
# dist unif - gerará os valores genotípicos por loco
    const <- numeric()
# vetor qualquer - genótipos 'loco a loco' por indivíduos
    for(j in 1:g){ # 'laço' - aplica a regra para AA Aa ou aa
      # se unif < p^2, loco recebe 'r' (recessivo)
      # se unif entre p^2 e 2p(1-p) loco recebe 'h' (heterozigoto)
      # se unif > que (1-p)^2 loco recebe 'd' (dominante)
      if(n01[j] < f[j]^2) const[j] <- 'd' else
      if(n01[j] < (f[j]^2 + 2 * f[j] * (1 - f[j]))) const[j] <- 'h' else
      const[j] <- 'r'
    }
    gen[i,] <- const
# armazena os valores genotípicos do indivíduo 'i' da população
  }
  vg <- apply(gen, 1, soma.vg, gmd = gmd)
# calcula os valores genotípicos totais dos indivíduos
  n.fix <- apply(gen, 1, alelos.fix)
  varg <- var(vg) # calcula a variância genética
  fen <- vg + rnorm(n, 0, sqrt(varg * (1 - h2) / h2))
# atribui o desvio fenotípico
  resp <- data.frame(id, gen, vg, n.fix, fen)
# planilha com os indivíduos da população

```

```

names(resp) <- c('fami','pai','mae',1:g,'vg','fix', 'fen')
# dão os nomes as colunas da planilha
return(resp) # retorna a população
}

#
#
#_ Função para selecionar melhores indivíduos
#_ Parâmetros: pop = população sob seleção
#               int = número de indivíduos selecionados
#

melhores.indv <- function(populacao, int) { # argumentos da função
  ordem <- populacao[order(-populacao$fen),]
# ordena os indivíduos por fenótipo
  resp <- sort(as.numeric(rownames(ordem[1:int,])))
# coleta os melhores indivíduos
  return(resp) # retorna os melhores indivíduos da população
}

#
#
#_ Função para selecionar melhores indivíduos
#_ Parâmetros:   pop = população sob seleção
#               int = número de indivíduos selecionados
#               prole = número de indivíduos por progênie
#

entre.dentro <- function(populacao, int, prole) { # argumentos da função
  ordem.entre <- populacao[order(populacao$fam, -populacao$fen),]
# classifica os indivíduos por fenótipo por família
  ordem.dentro <- ordem.entre[seq(1, nrow(populacao), by = prole),]
# cria sequencia dos melhores indivíduos por família
  entre.dentro <- ordem.dentro[order(-ordem.dentro$fen),]
# seleciona os melhores indivíduos das melhores famílias
  resp <- sort(as.numeric(rownames(entre.dentro[1:int,])))
# coleta os melhores indivíduos por família
  return(resp) # retorna os melhores indivíduos das melhores famílias
}

#
#
#_ Função para selecionar os melhores pais
#_ Parâmetros: pop = população sob seleção
#               int = número de indivíduos selecionados
#

melhores.pais <- function(populacao, int) { # argumentos da função
  pais <- with(populacao, tapply(fen, pai, mean))
# calcula as médias dos cruzamentos por pai
  maes <- with(populacao, tapply(fen, mae, mean))
# calcula as médias dos cruzamentos por mãe
  fen <- c(pais,maes) # combina as médias de pais e mães
  nomes <- as.numeric(names(fen)) # armazena os nomes dos pais e mães
  tab <- data.frame(nomes, fen)
# cria planilha com médias de cruzamentos por pais e mães
  medias <- aggregate(tab$fen, list(genitores = tab$nomes), mean)
# calcula as médias dos indivíduos

```

```

ordem <- medias[order(-medias$x),] # ordena os melhores genitores
resp <- ordem[1:int,1] # coleta os melhores pais de progênies
return(resp) # retorna os melhores pais de progênies
}

#
#
#_ Função para fazer um dialelo
#_ Parâmetros: pais = indivíduos selecionados na população anterior
#             populacao = população dos pais
#             g = número de genes
#             prole = tamanho das progênies
#             h2 = herdabilidade do caráter
#             gmd = grau médio de dominância
#

dialelo.f <- function(pais, populacao, g, prole, h2, gmd, tabela.dialelo) {
# argumentos da função
combinacoes <- cbind(pais[tabela.dialelo[,1]],pais[tabela.dialelo[,2]])
# cria todas as combinações híbridas
progenies <- vector('list', length = nrow(combinacoes))
# cria a estrutura das progênies
id <- cbind(rep(c(1:nrow(combinacoes)), each = prole),
            rep(combinacoes[,1], each = prole),
            rep(combinacoes[,2], each = prole))
# cria a estrutura de identificação das progênies
for(i in 1:nrow(combinacoes)) { # 'laço' - para executar todos cruzamentos
cruz.i <- cruz(populacao[combinacoes[i,1], 4:(3 + g)],
              populacao[combinacoes[i,2], 4:(3 + g)], prole)
# aplica a função 'cruz'
progenies[[i]] <- cruz.i # armazena a prole de cada cruzamento
}
dialelo <- as.data.frame(do.call(rbind, progenies))
# monta a planilha com o dialelo
vg <- apply(dialelo, 1, soma.vg, gmd = gmd)
# calcula os valores genotípicos totais por indivíduo
varg <- var(vg) # calcula a variância genética
n.fix <- apply(dialelo, 1, alelos.fix)
fen <- vg + rnorm(nrow(dialelo), mean = 0, sqrt(varg * (1 - h2) / h2))
# atribui o desvio fenotípico
resp <- cbind(id, dialelo, vg, n.fix, fen)
# monta a planilha com os resultados do dialelo
names(resp) <- c('fami', 'pai', 'mae', 1:g, 'vg', 'fix', 'fen')
# atribui os nomes as colunas da planilha
return(resp) # retorna o dialelo
}

#
#
#_ Função para cálculo do número de alelos fixados
#_ Parâmetros: indiv = indivíduo sob análise
#

alelos.fix <- function(indv) { # parâmetros da função
fix <- length(which(indv == 'd')) # número de locos que tem 'd'
return(fix) # retorna o número de locos fixados
}

```

```

#
#
#_ Função coleta as estatísticas descritivas de cada população
#_ Parâmetros: populacao = população dos pais
#
#_ média fenotípica, variância fenotípica, variância genética e herdabilidade
#
-----

descricao <- function(populacao) {
  mean.fen <- mean(populacao$fen) # média fenotípica
  var.fen <- var(populacao$fen) # variância fenotípica
  var.gen <- var(populacao$vg) # variância genética
  herd <- var.gen/var.fen # herdabilidade observada
  ale.fix <- mean(populacao$fix) # número de alelos fixados
  resp <- c(mean.fen, var.fen, var.gen, herd, ale.fix) # vetor das respostas
  return(resp) # retorna o vetor com as estatísticas descritivas
}

#
#
#_ Argumentos da Função MAIN
#
#_ Parâmetros: ciclos = número de ciclos seletivos
#             nsmc = número de simulações de Monte Carlo
#             p = frequência alélica média da população inicial
#             g = número de genes no controle do caráter
#             prole = número de filhos por cruzamento
#             n = tamanho da população inicial
#             h2 = herdabilidade do caráter
#             gmd = grau médio de dominância (interação alélica)
#             int = 'intensidade de seleção', número de indivíduos # selecionados
#
#
#
#_ Função MAIN
#
#
#
#
#_ Parâmetros:
#
ciclos <- 15 # número de ciclos
nsmc <- 10 # número de simulações
p <- 0.2 # frequência alélica
g <- 5 # número de genes
prole <- 5 # número de filhos por cruzamento
n <- 100 # tamanho da população
h2 <- 0.2 # herdabilidade do caráter
gmd <- 0 # grau médio de dominância
int <- 10 # número de indivíduos selecionados

tabela.dialeloInt <- combinations(int, 2)
tabela.dialelo2Int <- combinations(2 * int, 2)

medResult <- matrix(0, ciclos, 15) # cria a matriz de resultados

for( i in 1:nsmc)
{

#simulacao <- function(ciclos, p, g, prole, n, h2, gmd, int) {
# argumentos da função

```

```

resultados <- matrix(NA, ciclos, 15) # cria a matriz de resultados
# dimensão 2 do array deve concordar com o comprimento do vetor de
#estatísticas descritivas
# obtenção da população base
p0 <- pop.inicial(p, g, n, h2, gmd) # população inicial
resultados[1,] <- rep(descricao(p0), times = 3)
# estatísticas da população
pais.teste <- sort(sample(c(1:n), 2 * int, replace = FALSE))
# pais p/ teste de progênie
# AMOSTRA DE PAIS... sorteio sem seleção '2x' o da intensidade de seleção
teste.prog <- dialelo.f(pais.teste, p0, g, prole, h2, gmd, tabela.dialelo2Int)
# teste de progênie
## ESTRATÉGIA 1:
# seleção e recombinação dos melhores indivíduos independente da genealogia
sel.massal <- melhores.indv(teste.prog, int)
# seleção - melhores indivíduos
pop.massal <- dialelo.f(sel.massal, teste.prog, g, prole, h2, gmd, tabela.dialeloInt) # população melhorada
CICLO 1
## ESTRATÉGIA 2:
# seleção e recombinação dos melhores indivíduos dentro de cada progênie
indv.dentro <- entre.dentro(teste.prog, int) # seleção - indv dentro de progênies
pop.entre.dentro <- dialelo.f(indv.dentro, teste.prog, g, prole, h2, gmd, tabela.dialeloInt) # população
melhorada CICLO 1
## ESTRATÉGIA 3:
# seleção e recombinação dos melhores pais das progênies
sel.pais <- melhores.pais(teste.prog, int) # seleção - melhores pais
pop.melhores.pais <- dialelo.f(sel.pais, p0, g, prole, h2, gmd, tabela.dialeloInt)
# população melhorada CICLO 1
# coleta as estatísticas de cada estratégia e armazena
resultados[2,] <- (descricao(pop.massal), descricao(pop.entre.dentro), descricao(pop.melhores.pais))
for(k in 3:ciclos) { # 'laço' - corre de 3 a ciclos, sendo:
# 1º ciclo a população inicial e 2º ciclo o primeiro de cada estratégia de recombinação
## ESTRATÉGIA 1: recobinação de indivíduos independente da genealogia
sel.1 <- melhores.indv(pop.massal, int) # seleção
pop.massal <- dialelo.f(sel.1, pop.massal, g, prole, h2, gmd, tabela.dialeloInt)
# população melhorada CICLO 'k'
# ESTRATÉGIA 2: recombinação dos melhores indivíduos dentro das melhores progênies
sel.2 <- entre.dentro(pop.entre.dentro, int) # seleção
pop.entre.dentro <- dialelo.f(sel.2, pop.entre.dentro, g, prole, h2, gmd, tabela.dialeloInt) # população
melhorada CICLO 'k'
# ESTRATÉGIA 3: recombinação dos melhores pais das melhores progênies
pais.3 <- melhores.pais2(pop.melhores.pais, 2 * int)
# melhores indivíduos p/ teste de progÂnie
teste.prog.3 <- dialelo.f(pais.3, pop.melhores.pais, g, prole, h2, gmd, tabela.dialelo2Int) # teste de progÂnie
sel.pais <- melhores.pais(teste.prog.3, int) # seleção
pop.melhores.pais <- dialelo.f(sel.pais, teste.prog.3, g, prole, h2, gmd, tabela.dialeloInt) # população
melhorada CICLO 'k'
sel.pais <- melhores.pais(pop.melhores.pais, int) # seleção
pop.melhores.pais <- dialelo.f(sel.pais, teste.prog.3, g, prole, h2, gmd, tabela.dialeloInt) # população
melhorada CICLO 'k'
# estatísticas do ciclo 'k'
resultados[k,] <- c(descricao(pop.massal), descricao(pop.entre.dentro), descricao(pop.melhores.pais))
}
medResult = medResult + resultados / nsmc
#write(t(resultados),file="saida.txt", ncol=dim(resultados)[2], append=TRUE)
# retorna a planilha de resultados
}
medResult

```