

MELHORAMENTO DE ESPÉCIES CULTIVADAS



MELHORAMENTO DE ESSÊNCIAS FLORESTAIS

Marcos Deon Vilela de Resende¹

(O) melhoramento genético de espécies florestais é uma ciência relativamente nova, tendo experimentado maiores desenvolvimentos a partir de 1950 (Wright, 1976; Zobel e Talbert, 1984). As primeiras espécies a serem melhoradas em larga escala foram provavelmente *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*, nos Estados Unidos, e *Acacia mearnsii* (acácia-negra), na África do Sul (Wright, 1976).

No Brasil, o melhoramento florestal apresentou maiores desenvolvimentos a partir de 1967, com a implantação da lei dos incentivos fiscais ao reflorestamento (Ferreira, 1983). O melhoramento tem contribuído muito para a silvicultura intensiva no

¹ Eng.-Agrônomo, Estatístico, M.S., D.S., Pesquisador da Embrapa. Cx. Postal 319. 83411-000 Colombo, PR. E-mail: deon@cnpf.embrapa.br

País, que possuía, em 1991, cerca de 6,2 milhões de hectares de florestas plantadas e tem gerado divisas equivalentes a 4% do PIB (Freitas, 1991).

Esta ciência apresenta peculiaridade e aspectos próprios, utilizando também conceitos desenvolvidos e aplicados ao melhoramento animal e ao de culturas agrícolas anuais. Isto decorre do aspecto perene e da diversidade de sistemas reprodutivos associados às espécies florestais. A seguir, serão descritos alguns tópicos essenciais ao melhoramento genético florestal e ao de espécies perenes em geral.

RECURSOS GENÉTICOS E SELEÇÃO DE GERMOPLASMA

A etapa inicial básica de qualquer programa de melhoramento refere-se à seleção das espécies e populações (em alguns casos híbridas) a serem trabalhadas. E esta seleção deve ser fundamentada em testes de espécies e procedências, que devem ser avaliadas quanto aos caracteres relacionados ao produto florestal de interesse.

A partir da avaliação experimental, a seleção deve basear-se tanto em componentes de médias quanto em componentes de variância. Idealmente, devem ser selecionados materiais genéticos com elevada média e ampla variabilidade genética, que deverá propiciar ganhos contínuos com seleção ao longo de várias gerações.

Procedimentos técnicos associados à avaliação e seleção de germoplasma em espécies e procedências são bem discutidos por Araújo (1980), Ferreira e Araújo (1981) e Eldridge et al. (1993).

ZONAS DE MELHORAMENTO

Na identificação do germoplasma a ser melhorado deve ser considerado também o ambiente em que se deseja desenvolver a produção florestal. Assim, é necessário o estabelecimento de uma rede experimental amostrando toda a diversidade ambiental associada aos locais de plantio. Esta rede experimental pode ser estabelecida por espécies, população, progênies e clones, sendo mais comuns e mais úteis aquelas estabelecidas por progênies.

As redes experimentais permitem a avaliação da interação genótipo x ambiente e, conseqüentemente, a definição de "zonas de melhoramento". Estas zonas são estabelecidas de forma que, dentro delas, a interação genótipo x ambiente seja desprezível e, entre elas, a interação seja problemática para o melhorista. Assim, cada zona de

melhoramento demandará um programa de melhoramento específico, e o número destas indicará o número mínimo de populações de melhoramento a serem empregadas pelo melhorista.

Estudos desta natureza têm sido realizados no Brasil (Resende et al., 1992; Souza et al., 1992), empregando-se parâmetros descritivos da interação genótipo x ambiente e métodos de agrupamento. Aspectos referentes às técnicas empregadas são descritos detalhadamente por Vencovsky e Barriga (1992) e Cruz e Regazzi (1994).

ESTABILIDADE E ADAPTABILIDADE DOS MATERIAIS GENÉTICOS

Outro enfoque associado à interação genótipo x ambiente refere-se à estabilidade e adaptabilidade dos materiais genéticos, conceitos estes associados à pequena variação no comportamento nos ambientes e à capacidade de resposta dos materiais genéticos à melhoria do ambiente, respectivamente.

Os conceitos de estabilidade e adaptabilidade podem ser utilizados alternativamente no estabelecimento de zonas de melhoramento. Em outras palavras, poder-se-ia empregar uma única população de melhoramento para atender à região de plantio, desde que se empreguem como critério de seleção não apenas a média do caráter de interesse, mas também os parâmetros estabilidade e adaptabilidade, simultaneamente. Estes conceitos podem ser utilizados também de maneira complementar ao estudo das zonas de melhoramento. Mesmo dentro dessas "zonas", poder-se-ia optar pela seleção de materiais com maiores estabilidade e adaptabilidade. Esta última abordagem, embora trabalhosa, é mais segura para o melhorista, visto que na prática não se consegue um zoneamento perfeito, ou seja, sempre permanece algum fator de interação dentro das zonas.

Uma limitação do estudo da estabilidade e adaptabilidade em espécies florestais é que só pode ser realizado com médias de materiais genéticos. No melhoramento intrapopulacional, a seleção é realizada com base no indivíduo e não na média de família. A estabilidade da média de família provavelmente contribui pouco para informar a respeito da estabilidade de um indivíduo, em particular da família. Isto porque a estabilidade da média de grupo, provavelmente, advém da interação compensatória dos diferentes indivíduos que compõem o grupo, em relação aos diversos ambientes. É provável que

a estabilidade do indivíduo seja conferida pela própria heterozigose. Assim, em espécies perenes, a estabilidade e adaptabilidade são mais úteis na seleção de clones, com base em testes clonais, e na seleção de genitores, com base em testes de progênies. Estudos referentes à estabilidade e adaptabilidade têm sido realizados com frequência no Brasil (Mori et al., 1986, 1988; Davide, 1992). Os vários métodos adequados a este tipo de estudo são descritos detalhadamente por Vencovsky e Barriga (1992), Ramalho et al. (1993) e Cruz e Regazzi (1994).

ESTRUTURA GERAL DE UM PROGRAMA DE MELHORAMENTO FLORESTAL

A Figura 1 apresenta o esquema geral de um programa de melhoramento genético florestal. Partindo-se de uma população-base ou de uma população experimental, a seleção deve ser implementada em diferentes intensidades, visando à constituição das populações de produção e de melhoramento.

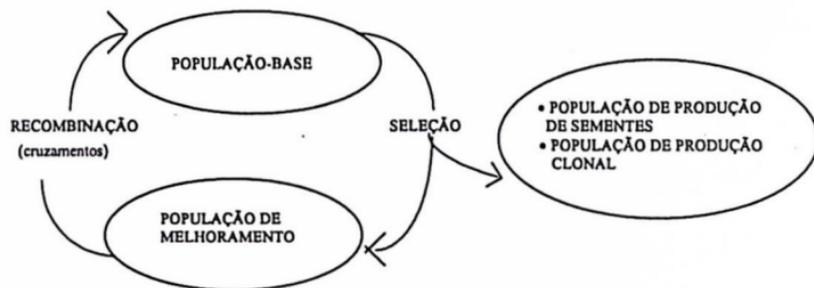


Figura 1 - Esquema geral de um programa de melhoramento genético florestal (adaptado de White, 1987).

A população de produção pode ser constituída por pomares de sementes, jardins clonais ou pomares biclonais, conforme o interesse do melhorista. Para a constituição desta população, intensidades de seleção mais altas podem ser adotadas, visando explorar ao máximo a variabilidade genética livre e, portanto, capitalizar o progresso genético imediato. A seleção pode ser intensa porque não existem grandes restrições quanto ao número de indivíduos a serem recombinados (no caso de população de produção de sementes), devendo-se considerar, contudo, a endogamia potencial advinda de possíveis cruzamentos entre indivíduos aparentados. Há

procedimentos que otimizam a seleção para a composição da população de produção, considerando, simultaneamente, os valores genéticos dos indivíduos candidatos à seleção, o progresso genético, o tamanho efetivo e a endogamia potencial. Esses procedimentos foram descritos por Resende e Bertolucci (1995).

A constituição da população de melhoramento visa ao melhoramento genético a longo prazo, ou seja, ao aumento contínuo e progressivo da frequência dos alelos favoráveis, através da implementação de vários ciclos seletivos. O ganho genético a longo prazo depende, fundamentalmente, da variabilidade genética potencial, ou seja, daquela variabilidade que é mantida por meio dos ciclos seletivos e é liberada através da recombinação, ao final de cada ciclo. Assim, o estabelecimento das populações de melhoramento deve ser analisado na teoria dos limites seletivos (Robertson, 1960). O caminhar seguro (sem risco de perdas de alelos favoráveis) para a obtenção do teto seletivo das populações implica a manutenção de um tamanho efetivo populacional (N_e) compatível. Dessa forma, os ganhos genéticos na população de melhoramento devem ser maximizados para uma condição de restrição no tamanho efetivo populacional.

É importante relatar que o N_e necessário para a obtenção do teto seletivo, de maneira geral, não é de grande magnitude, situando-se na faixa de 30 a 60, conforme alguns estudos realizados (Rawlings, 1970; Kang, 1979; Pereira e Vencovsky, 1988). O importante é, por ocasião da seleção, considerar o N_e desejado (Resende e Bertolucci, 1995), incluindo, nos programas de seleção genética computadorizada, algoritmos que permitam maximizar o ganho genético para uma condição de N_e restrito (Resende et al., 1994a).

Os procedimentos de recombinação (cruzamentos) estão relacionados à eficiência seletiva de duas maneiras: *i*) em espécies perenes, geralmente a etapa de recombinação coincide com a obtenção de progênies para avaliação no ciclo subsequente e, como determinados delineamentos de cruzamento propiciam seleção mais acurada, esta fase está relacionada à eficiência seletiva no ciclo subsequente; *ii*) em espécies perenes, a recombinação pode ser realizada de maneira desbalanceada, com maior ênfase nos indivíduos com maiores valores genéticos. Assim, além da maximização do ganho com base na utilização de métodos acurados de seleção, ganhos adicionais podem ser conseguidos com a utilização dos indivíduos melhores em maiores proporções na população de produção e com a seleção de cruzamentos na população de melhoramento.

Verifica-se, portanto, que a eficiência dos diferentes programas

de melhoramento é devida aos diversos procedimentos de seleção e recombinação. Um terceiro fator, não menos importante, refere-se ao tempo despendido para se completar um ciclo seletivo.

A eficiência dos programas de melhoramento deve ser medida pelo ganho genético por unidade de tempo. Assim, o intervalo entre gerações (tempo necessário para se completar um ciclo, como descrito na Figura 1) desempenha relevante papel no melhoramento de espécies perenes, em que a seleção precoce deve ser uma meta constante.

Com base no exposto, verifica-se que os conceitos de população-base, população de melhoramento, população de produção, estrutura de populações de melhoramento, métodos de seleção, delineamento de cruzamento e seleção de cruzamentos são fundamentais para o delineamento de estratégias de melhoramento. Estes conceitos e suas aplicações serão discutidos em tópicos específicos.

GERMOPLASMA-BASE PARA A SELEÇÃO E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS GENÉTICOS

Tendo-se selecionado o germoplasma a ser melhorado, advém a necessidade de se dimensionar o tamanho da população-base inicial a ser trabalhada. Esta população-base deve conter variabilidade genética suficiente para o melhoramento genético a curto e longo prazos, e pode ser constituída de duas alternativas: *i*) através da recombinação de diferentes populações; *ii*) mantendo populações isoladas.

Para o melhoramento, a alternativa *i* parece mais adequada, pois permite a inclusão dos melhores indivíduos em uma mesma população de melhoramento, independentemente da população original a que pertença. Entretanto, para efeito de conservação de recursos genéticos, a alternativa *ii* é mais adequada, uma vez que preserva todo o conjunto gênico particular de cada população. Porém, tanto para o melhoramento quanto para a conservação, a reunião futura de diferentes populações mantidas através do esquema *ii* contribuirá para aumento da variabilidade genética e do tamanho efetivo populacional (Resende e Vencovsky, 1990). Estratégias para estabelecimento de populações-base de espécies exóticas, no Brasil, são apresentadas por Brune (1983) e Brune e Zobel (1981), e estratégias para exploração de populações-base são apresentadas por Burdon (1995).

Quanto ao tamanho adequado da população-base inicial, várias abordagens podem ser consideradas. Resende e Vencovsky (1990) relatam que a amostragem de cerca de 20 famílias de polinização aberta não aparentadas por população é suficiente para capturar alelos com frequência $\geq 5\%$. Namkoong et al. (1980) referem-se a uma amostragem de 50 famílias de polinização aberta não aparentadas como adequada à captura da maioria dos alelos contidos em uma população. Assim, para melhoramento, um número acima de 20 famílias seria adequado para representar uma população. Entretanto, o início de um programa de melhoramento com um número de famílias desta magnitude (20 a 50) compromete, em muito, a sua eficiência. Isto ocorre devido à necessidade de restringir o tamanho efetivo populacional, ao final de cada ciclo de seleção, no mínimo para 50 (Mahalovich e Bridgwater, 1989; Resende e Bertolucci, 1995), fato este que compromete a intensidade de seleção quando o número de famílias é pequeno.

O ideal é iniciar com uma população-base com número elevado de famílias, a fim de permitir altas intensidades de seleção já nas primeiras gerações e, simultaneamente, manter o tamanho efetivo compatível com o melhoramento a longo prazo. Neste sentido, um número de genitores (tamanho efetivo) da ordem de 300 a 400 (ou no mínimo 75 a 100 famílias de meios-irmãos amostradas em grandes populações) nas populações de melhoramento tem sido recomendado para o início de um programa de melhoramento (Kang e Nienstadt, 1987; Namkoong, 1984; Namkoong et al., 1989). Nas demais gerações, o tamanho da população de melhoramento é determinado em virtude da maximização do ganho genético, em cada ciclo para N_e restrito, podendo ser avaliado maior número de famílias pela polinização controlada.

A população-base, que é formada pelo intercruzamento dos genitores na população de melhoramento, deve ser dimensionada com base na maximização do ganho genético e da acurácia seletiva, conforme apresentado em tópico específico.

A adequada estruturação da população de melhoramento permite a conservação dos recursos genéticos (associados à população inicial) dentro do próprio programa de melhoramento, visando dar maior flexibilidade ao melhoramento em gerações avançadas.

ESTRUTURA E TAMANHO DAS POPULAÇÕES DE MELHORAMENTO

Conforme relatado, o tamanho efetivo de população ideal para o início de um programa de melhoramento é da ordem de 300 a 400, o tamanho adequado à representação genética de uma população é da ordem de 80 a 200, e para a obtenção do limite seletivo das populações (e que deve ser usado a partir da 1ª geração de seleção) é de 30 a 60. Entretanto, a condução da população de melhoramento pode ser como população única ou subpopulações (populações estruturadas).

Programas de melhoramento modestos geralmente adotam a estratégia de população única, devido à facilidade de execução. Entretanto, a estruturação da população de melhoramento apresenta vantagens e tem recentemente sido enfatizada no melhoramento florestal e há muito utilizada no melhoramento animal. A subdivisão das populações de melhoramento apresenta como principal vantagem a possibilidade do melhor gerenciamento do parentesco e da endogamia nessas populações. Isto porque o uso de uma população única conduzirá, após algumas gerações de melhoramento, ao aumento dos coeficientes de parentesco e de endogamia na população de melhoramento.

Basicamente três tipos principais de estrutura têm sido utilizados no melhoramento florestal (White, 1992): *i*) populações múltiplas; *ii*) sublinhas ou grupos de cruzamento; *iii*) núcleos de cruzamento ou população-élite.

As estruturas de populações múltiplas e de sublinhas derivam do trabalho inicial de Baker e Curnow (1969). A estratégia de populações múltiplas tem sido bastante utilizada no melhoramento florestal (Namkoong, 1976; Burdon e Namkoong, 1983; Barnes et al., 1984; Barnes, 1986). Esta estratégia baseia-se em subpopulações selecionadas para diferentes caracteres ou em diferentes ambientes. Assim, a diversidade genética entre subpopulações é ampliada ou pelo menos mantida, de forma que cruzamentos entre indivíduos das diferentes subpopulações evitam a endogamia.

A estrutura de sublinhas ou grupos de cruzamento foi proposta inicialmente por Van Buijtenen (1976), com o objetivo de controlar o parentesco entre os indivíduos membros da população de produção e, assim, evitar a ocorrência de endogamia na geração de plantio. As diferentes sublinhas são amostras da população de melhoramento e melhoradas quanto aos mesmos caracteres. Como o melhoramento é

conduzido dentro de cada sublinha, ocorrerá endogamia dentro das sublinhas, mas não entre sublinhas. Assim, o estabelecimento de populações de produção (pomares) com indivíduos de diferentes sublinhas previne a ocorrência de depressão endogâmica na geração de plantio. Esta estratégia tem sido recomendada e aplicada em grande número de programas de melhoramento florestal (Van Buijtenen, 1976; Van Buijtenen e Lowe, 1979; Mckeand e Beineke, 1980; Lowe e Van Buijtenen, 1986; Mckeand e Bridgwater, 1992).

A estrutura de núcleos de cruzamento foi proposta inicialmente para o melhoramento de carneiros (Jackson e Turner, 1972; James, 1977, 1978, 1989) e tem sido utilizada com sucesso no melhoramento animal. Esta estratégia foi adaptada para o melhoramento florestal por Cotterill (1989) e Cotterill et al. (1989). A estratégia baseia-se na divisão da população de melhoramento em duas subpopulações: *i*) núcleo de cruzamentos ou população-elite; *ii*) população principal. O núcleo constitui-se dos indivíduos com os maiores valores genéticos (os 10% melhores), enquanto a população principal contém o restante dos indivíduos (90%). Os dois segmentos são selecionados para o mesmo caráter, e não existe restrição quanto à alocação de indivíduos parentes para qualquer um dos segmentos. Maiores esforços em cruzamento e teste são dispendidos para a subpopulação do núcleo; podendo, inclusive, ser adotados diferentes delineamentos de cruzamento para o núcleo e para a subpopulação principal. A cada geração, alguns indivíduos da subpopulação principal são transferidos para a subpopulação do núcleo, visando injetar variabilidade genética e amenizar a endogamia. Também indivíduos do núcleo são transferidos à subpopulação principal, visando aumentar a sua taxa de melhoramento. Mahalovich e Bridgwater (1989) propuseram uma modificação desta estrutura, que consiste na não-transferência de indivíduos do núcleo à subpopulação principal como forma de evitar o parentesco entre a subpopulação-base (principal) e a elite (núcleo).

As três estruturas relatadas são vantajosas e podem ser úteis em quase todas as situações, através de utilização em forma combinada. A estrutura de multipopulações parece mais restritiva, pois a seleção como um todo não capitaliza ganho em um único caráter objetivo da seleção. Entretanto, quando são necessárias várias zonas de melhoramento, a própria interação genótipo x ambiente impõe o uso de populações múltiplas. Neste caso, tanto a estrutura de sublinha quanto a de núcleos de cruzamento poderiam ser aplicadas em cada uma das zonas de melhoramento (em cada uma das populações múltiplas).

Uma questão básica da estrutura de sublinhas refere-se ao

número adequado de sublinhas e de indivíduos por sublinha. Além de depender da população total de melhoramento, estes números dependem também do tipo de população de produção que será empregada, ou seja, produção de sementes via polinização aberta ou controlada. Com polinização controlada, duas sublinhas seriam adequadas. Com polinização aberta e para pomares com delineamentos sistemáticos, nove sublinhas são adequadas, pois permitem que um membro de cada sublinha ocupe uma posição em uma repetição de um pomar em blocos com 3 x 3 indivíduos (Lowe e Van Buijtenen, 1986; Hodge e White, 1993).

Em termos teóricos, maior ganho genético é mais esperado com o melhoramento de uma única população do que com o melhoramento de muitas pequenas subpopulações (Madalena e Hill, 1972; Madalena e Robertson, 1975; Smith e Quinton, 1993). Assim, menor número de sublinhas com tamanhos maiores é desejável. Entretanto, mantendo-se o tamanho efetivo de cada sublinha em torno de 20, o impacto desta consideração teórica é desprezível, visto que um N_e nesta magnitude permite ganhos por várias gerações em cada sublinha (Baker e Curnow, 1969), minimizando a perda de alelos favoráveis.

As características principais dos três tipos de estrutura são: *i*) facilitar a ênfase em indivíduos com os maiores valores genéticos; *ii*) permitir que diferentes segmentos da população sejam melhorados quanto a caracteres objetivos diferentes; *iii*) gerenciar a endogamia na população de produção para as estruturas de núcleos de cruzamento, populações múltiplas e sublinhas. Em nível mundial, as seguintes estruturas têm sido utilizadas: multipopulações (Barnes e Mullin, 1989); núcleos de cruzamento (Cotterill et al., 1989; White et al., 1993); sublinhas (Mc Keand e Bridgwater, 1992; White et al., 1993). Para os programas do Brasil, em empresas isoladas, a estrutura de núcleos de cruzamento associada a populações múltiplas (estabelecida com base em zonas de melhoramento) parece ser adequada. Porém, a estrutura de sublinhas parece mais adequada a programas cooperativos, já que envolve grande número de experimentos e cruzamentos. A estrutura adotada pela Cooperativa da Flórida, EUA, envolve simultaneamente núcleos de cruzamentos e sublinhas, visto que a subpopulação principal foi dividida em sublinhas (White et al., 1993).

SELEÇÃO PARA CAPACIDADE GERAL DE COMBINAÇÃO

A seleção para capacidade geral de combinação é realizada via seleção recorrente intrapopulacional e visa à identificação de

indivíduos com os maiores valores genéticos aditivos, com vistas à propagação sexuada.

Delineamento de Experimentos de Seleção (População-Base)

A população-base ou população experimental (Figura 1) deve ser estabelecida segundo um delineamento experimental adequado, obedecendo aos princípios fundamentais da experimentação: repetição, casualização e controle local. Como controle local, deve ser enfatizada a homogeneidade dentro da repetição, sendo recomendados os delineamentos em blocos casualizados ou látice.

Os delineamentos de blocos casualizados apresentam limitações quando o número de progênes é muito grande. Nesta situação, grupos menores de famílias avaliados em delineamentos (experimentos) repetidos (Schutz e Cockerham, 1966) têm sido recomendados. Na Nova Zelândia, esta abordagem tem sido utilizada, empregando-se grupos desconexos de 30 famílias por experimento (Burdon, 1992). A eficiência deste procedimento é grande quando a interação família-experimento é desprezível.

O número adequado de materiais genéticos a serem avaliados deve ser determinado em função da eficiência seletiva, que depende da acurácia e intensidade da seleção praticada. A acurácia depende da herdabilidade do caráter, do parentesco entre os indivíduos avaliados, do número de repetições e do número de plantas por parcela empregadas na experimentação. Porém, a intensidade de seleção é dependente do tamanho da população experimental, ou seja, dos números de plantas por parcela, repetições e famílias avaliadas. Assim, os números adequados de famílias (f), repetições (b) e plantas por parcela (n) podem ser determinados em virtude da maximização da acurácia e da intensidade de seleção para cada grau de controle genético (herdabilidade). Resende (1995) realizou estudos neste sentido, empregando o método índice multifeitos (Resende e Higa, 1994b), obtendo as seguintes conclusões, para a seleção de indivíduos em testes de progênes:

- fixando-se um número total (nb) de indivíduos por família, parcelas com um indivíduo e muitas repetições sempre conduzem à maior acurácia em relação às parcelas com vários indivíduos e poucas repetições. Este resultado concorda com o encontrado por Loo-Dinkins (1992);
- para coeficientes de herdabilidade individual no sentido restrito, superiores ou iguais a 50%, a estimação de valores genéticos pode ser realizada eficientemente sem a utilização de testes de

progênies e, conseqüentemente, a acurácia é independente da estrutura experimental e de progênies (Quadro 1);

- em termos de ganho genético (que depende simultaneamente da acurácia e intensidade de seleção), constatou-se que, independentemente da herdabilidade do caráter, não é vantajoso avaliar mais de 20.000 indivíduos nos experimentos. Com coeficientes de herdabilidade maiores que 20%, cerca de 10.000 indivíduos conduzem à eficiência satisfatória; pouco ganho (menos de 5%) é conseguido com a duplicação do número de indivíduos para 20.000;
- com um número total de indivíduos fixo, é compensador avaliar menos famílias (não menos que 50) e maior número de indivíduos por família. Cinquenta ou mais famílias é também um número adequado à estimação de parâmetros genéticos com precisão (Namkoong e Roberds, 1974). Em estudo similar, Russell e Loo-Dinkins (1993) verificaram também que maior número de famílias testadas resultou em menores ganhos genéticos, devido à menor intensidade de seleção dentro de famílias e à menor precisão na avaliação de médias de família;
- o número de indivíduos por progênie, adequado à estimação de parâmetros genéticos com precisão, varia de 13 a 27 para herdabilidades entre 30% e 15%.
- embora a acurácia seja maximizada com uma planta por parcela, em termos práticos recomenda-se a utilização de cinco ou seis plantas por parcela, como forma de garantir a sobrevivência em um nível adequado e evitar a perda de parcelas. Assim, o número de blocos é determinado, fazendo-se nb/n , com $n = 5$ ou 6 .

Quadro 1 - Número (nb)¹ adequado de indivíduos por progênie na população experimental em razão do número (P) de progênies avaliadas, para herdabilidade individual no sentido restrito entre 15% e 45%. Números adequados à maximização da eficiência seletiva

P	nb
50	200
100	100
150	70
200	50
250	40
300	35
350	30
400	25

¹ Número aproximado.

Considerando apenas a maximização da acurácia, os números adequados de plantas por progênie, em razão da herdabilidade do caráter objetivo da seleção, são apresentados no Quadro 2.

Quadro 2 - Número (nb) adequado de indivíduos por progênie, para a maximização da acurácia (r_{IA}) na seleção de indivíduos em testes de progênies

h^2	r_{IA} max	90% da r_{IA} max	95% da r_{IA} max
0,05	0,53	280	653
0,10	0,55	94	201
0,15	0,58	52	122
0,20	0,61	32	85
0,25	0,63	16	43
0,30	0,66	10	33
0,35	0,68	6	17
0,40	0,71	2	14
0,45	0,73	1	7
0,50	0,76	1	5
0,60	0,80	1	1
0,70	0,85	1	1
0,80	0,90	1	1
0,90	0,95	1	1

Fonte: Resende (1995).
 r_{IA} max - acurácia máxima possível.

Verifica-se que, para a seleção de indivíduos em testes de progênies, é impossível obter acurácia de 100%. Para valores de herdabilidade (h^2) variando de 5% a 90%, a acurácia máxima (com $nb \rightarrow \infty$) possível variou de 53% a 95% (Quadro 2). Em geral, com h^2 acima de 15%, não se justifica o emprego de mais de 100 indivíduos por progênie (Quadro 2), exceto se o número de progênies avaliadas for inferior a 100 (Quadro 1).

No Quadro 3, é apresentado o número adequado de indivíduos por progênie nos experimentos, visando à seleção de genitores com base em suas descendências.

Com herdabilidade acima de 15%, 100 plantas por progênie conduzem a acurácias superiores a 90%. Com herdabilidade de 20%, são necessárias cerca de 80 plantas por progênie, para se conseguir 90% de precisão na seleção. Porém, com herdabilidades menores que 35%, são necessárias mais de 100 plantas por família para se conseguir 95% de acurácia (Quadro 3). De maneira geral, acurácias na faixa de 90% são adequadas. O número de planta necessário concorda com os resultados encontrados por White e Hodge (1992).

Quadro 3 - Número (nb) adequado de indivíduos por progênie, para a seleção de genitores, em função da herdabilidade (h^2) no sentido restrito, em nível de plantas, para se obterem acurácias (r_{IA}) de 90% e 95%

h^2	$r_{IA} = 90\%$	$r_{IA} = 95\%$	r_{IA} para nb = 100
0,05	337	732	0,747
0,10	167	361	0,848
0,15	110	238	0,892
0,20	81	176	0,917
0,25	64	139	0,933
0,30	53	115	0,944
0,35	45	97	0,952
0,40	39	84	0,958
0,45	34	74	0,963
0,50	30	65	0,967
0,60	25	53	0,973
0,70	21	44	0,977
0,80	18	38	0,981
0,90	15	32	0,983

Fonte: Resende (1995).

Métodos de Seleção

Os métodos de seleção aplicáveis às espécies perenes podem ser classificados quanto às unidades de seleção e quanto ao procedimento de predição de valores genéticos. Quanto à unidade de seleção, os métodos podem ser adotados dentro do estrato bloco (quando a produção de sementes se dá através dos pomares de sementes por mudas) ou no experimento (seleção para a população de melhoramento ou para pomares de sementes clonais). Inúmeros métodos univariados e multivariados podem ser adotados (Resende et al., 1994a), devendo ser escolhido o melhor para cada caráter em particular e estrutura de experimentação. De maneira geral, os métodos mais eficientes são aqueles baseados em índices de seleção, incluindo informações de parentes (White e Hodge, 1989; Cotterill e Dean, 1990; Resende et al., 1994b).

Os procedimentos de predição de valores genéticos exigem a prévia estimação de componentes de variância e de parâmetros genéticos, que pode ser realizada pelo método de quadrados mínimos ordinários (OLS), se os dados são balanceados, e pelo método de máxima verossimilhança restrita (REML), se os dados são desbalanceados. A predição de valores genéticos propriamente dita pode ser realizada através dos procedimentos "melhor predição" (BP), "melhor predição linear" (BLP) e "melhor predição linear não viciada" (BLUP). Detalhes destes procedimentos são apresentados em tópico específico.

O processo de estimação de componentes de variância/predição de valores genéticos é denominado "avaliação genética", cujo procedimento ideal atualmente é o AM-BLUP (melhor predição linear não viciada - modelo animal) associado ao DFREML (estimação de componentes de variância pelo método da máxima verossimilhança restrita, por um algoritmo livre de derivadas) (Danell, 1995; Resende, 1996).

População de Produção (Pomares de Sementes)

A produção de sementes melhoradas de espécies perenes pode ser implementada através de diversos sistemas. Quando a população-base para seleção não é um experimento com estrutura de família, mas sim um povoamento ou plantação, podem ser adotadas as modalidades: área de coleta de sementes (ACS), quando a seleção é baseada apenas nas matrizes (não havendo controle ou seleção de genitores masculinos); área de produção de sementes (APS), quando a seleção é aplicada tanto sobre as matrizes quanto sobre os genitores masculinos. Na modalidade ACS não são realizados desbastes, ao passo que na modalidade APS os desbastes são feitos antes do florescimento, de forma que as sementes produzidas advêm de genitores femininos e masculinos selecionados.

Na seleção a partir de experimentos podem ser adotadas as modalidades: *i)* "pomares de sementes por mudas" (PSM), quando a recombinação e produção de sementes ocorrem no próprio experimento, após desbaste seletivo; *ii)* "pomares de sementes clonais" (PSC), quando os indivíduos selecionados são transferidos, via clonagem, para um pomar de recombinação; *iii)* "pomares de sementes clonais bigenitores ou biclonais" (PSB), quando apenas os dois melhores indivíduos (não aparentados) são alocados no pomar de forma desbalanceada, para minimizar a taxa de autofecundação; *iv)* "pomares de sementes clonais testados" (PSCT), quando são selecionados genitores através de teste de suas progênes, desbastando-se os genitores não-selecionados no pomar.

A produção de sementes pode ser realizada através de polinizações abertas ou de polinizações controladas. As modalidades ACS, APS e PSM estão associadas à polinização aberta, e as modalidades PSC, PSB e PSCT podem ser implementadas tanto com polinizações abertas quanto com polinizações controladas.

Embora polinizações abertas conduzam a resultados satisfatórios na maioria das situações, Carson et al. (1992) e Sweet (1992) têm enfatizado o uso de polinizações controladas nos pomares de sementes. A justificativa destes pesquisadores é de que os ganhos genéticos potenciais preditos não são realizados, devido a fatores associados ao florescimento e à produção de sementes nos pomares de polinização aberta. Carson et al. (1992) ressaltam as seguintes vantagens dos pomares de polinização controlada: controle de parentesco, flexibilidade na produção de diferentes lotes de sementes ou "raças", utilização apenas dos genitores do topo do ordenamento, eliminação da contaminação por pólen não-selecionado, produção precoce de sementes através de manejo intensivo visando ao rápido florescimento. Todos estes fatores podem conduzir a maiores ganhos genéticos realizados.

SELEÇÃO PARA CAPACIDADE ESPECÍFICA DE COMBINAÇÃO

A seleção para capacidade específica de combinação baseia-se nos valores genotípicos totais dos descendentes, os quais são resultantes do valor genético aditivo, do desvio da dominância e dos efeitos epistáticos. Assim, este tipo de seleção está associado à seleção recorrente recíproca ou interpopulacional, que enfatiza o melhoramento da população híbrida resultante do cruzamento entre duas populações puras. Este procedimento enfatiza tanto o melhoramento do valor genético aditivo quanto o da heterose, que é função dos efeitos de dominância.

Heterose e Divergência Genética

A heterose ou o vigor híbrido resulta do cruzamento entre dessemelhantes e depende, essencialmente, de divergência genética (alélica) entre os genitores e de algum nível de dominância alélica nos locos que controlam o caráter em questão. Assim, o fator primordial na opção pela seleção para capacidade específica de combinação (CEC) é o conhecimento da base genética do caráter de interesse, principalmente quanto ao parâmetro grau médio de dominância. Determinados caracteres não exibem dominância e, portanto, para o seu melhoramento, não se justifica a seleção para CEC.

Com relação aos caracteres que apresentam dominância, o sucesso da seleção para CEC depende da adequada seleção dos

genitores. Visando maximizar a heterose, esta seleção deve basear-se na maior divergência genética entre os genitores. A avaliação da divergência genética envolve, via de regra, a utilização de técnicas de análise multivariada. Resende e Higa (1991) aplicaram estas técnicas para inferir sobre a divergência genética entre populações de *Eucalyptus*. A aplicação destas técnicas na análise da divergência genética é apresentada em detalhes por Cruz e Regazzi (1994). A seleção recorrente recíproca melhora a heterose através da ampliação da divergência genética entre os genitores.

Seleção e Fixação dos Genótipos Superiores em Espécies Perenes

Sendo baseada tanto nos efeitos aditivos quanto nos efeitos não aditivos dos alelos, a seleção para CEC exige o estabelecimento de populações de produção que permitam capitalizar todos esses efeitos, ou seja, torna-se necessário um processo que fixe os genótipos superiores selecionados.

Basicamente duas unidades de seleção podem ser associadas à seleção para CEC: *i*) média de cruzamento (valor genotípico da família de irmãos germanos); *ii*) valor genotípico individual. O processo *ii* necessariamente deve estar associado à propagação clonal e, portanto, demanda uma população de produção clonal. O processo *i* pode ser implementado via PSB (incluindo os dois genitores que geraram a família) ou via população de produção clonal, envolvendo todos os indivíduos da família. Estas duas formas de propagação tendem a conduzir ao mesmo ganho genético, porém, a forma PSB é mais vantajosa economicamente. Dentre os processos *i* e *ii*, o segundo é superior em ganho genético, pois permite maior intensidade de seleção e utiliza, simultaneamente, informações do indivíduo e da média de família, na forma de índice de seleção.

Procedimentos de Seleção Recorrente Recíproca para Espécies Perenes

A seleção recorrente recíproca foi proposta inicialmente por Comstock et al. (1949) para espécies anuais, envolvendo a recombinação de progênies de meios-irmãos intrapopulacionais. Levando em consideração o aspecto perene, Resende e Higa (1990) propuseram um método adequado a estas espécies, que envolve cruzamento entre indivíduos selecionados de duas populações genitoras geneticamente divergentes; seleção dos melhores

cruzamentos e recombinação dos genitores envolvidos nestes cruzamentos em cada população; propagação vegetativa dos indivíduos superiores nas progênes híbridas; e cruzamento entre os genitores com maiores capacidades gerais de combinação (CGC) com a população recíproca (capacidade geral de hibridação - CGH). Esta última ação visa explorar a seleção de cruzamentos específicos com alta performance. Uma vez que a média de cruzamentos específicos depende também dos efeitos aditivos, a CGC pode funcionar como uma preditora parcial da média desses cruzamentos.

Outro procedimento de seleção recíproca para o melhoramento florestal foi proposto por Bouvet et al. (1992), baseado em cruzamentos fatoriais.

Atualmente, em espécies florestais, esforços têm sido dispendidos visando verificar se a capacidade geral de hibridação pode ser predita adequadamente pela capacidade geral de combinação dos genitores dentro das populações (Dieters et al., 1995; Volker, 1995). Sendo a CGC dentro das populações uma boa preditora da CGH, a seleção recorrente para CGC dentro das populações e o posterior cruzamento entre indivíduos das populações serão uma boa alternativa para a seleção recorrente recíproca, pois esta última demanda mais tempo. Entretanto, resultados diferentes são obtidos em função das diferentes populações e dos caracteres utilizados.

SELEÇÃO CLONAL

A seleção clonal baseia-se também nos valores genotípicos totais, e será vantajosa sobre a seleção para capacidade geral de combinação de caracteres com efeitos não-aditivos de magnitudes consideráveis em relação aos efeitos aditivos.

Delineamento de Experimentos de Seleção

As populações-base para a seleção de clones podem constituir-se de testes de progênes ou de testes clonais. Em testes de progênes, os indivíduos podem também ser avaliados com repetições clonais (Resende e Araújo, 1993). Clones superiores podem ser selecionados tanto em experimentos delineados, para explorar a capacidade geral de combinação, quanto para explorar a capacidade específica de combinação, embora, nestes últimos, a probabilidade de seleção de clones superiores seja maior (desde que exista heterose para o caráter sob seleção).

Os materiais a serem avaliados em testes clonais procedem das populações-base para a seleção (testes de progênies) ou de seleção individual em áreas de ocorrência natural ou plantios comerciais. A primeira alternativa é preferível, pois permite maior acurácia neste primeiro estágio de seleção. Porém, a segunda alternativa também é vantajosa, pois permite mais alta intensidade de seleção.

Plantas individuais apresentam maior interação genótipo x ambiente e, portanto, os testes clonais devem ser instalados no maior número possível de ambientes. Dependendo da quantidade de material disponível, os testes clonais poderão ser realizados em dois estágios: *i)* estágio inicial, visando à eliminação dos clones com menor potencial produtivo; *ii)* estágio final ou de recomendação de materiais para plantios comerciais.

O estágio inicial é recomendado quando se dispõe de grande número de materiais genéticos para testes. Os experimentos devem ser instalados em parcelas lineares e em menor número de locais. Porém, o estágio final exige maior rigor experimental, muitas vezes sendo necessária a utilização de parcelas quadradas, com bordadura e com maior número de plantas. Todos esses fatores visam minimizar os efeitos de competição nas avaliações dos clones.

Em ambos os estágios, os delineamentos a serem utilizados devem ser o de blocos casualizados (quando o número de materiais for pequeno) ou látice (quando o número de materiais for elevado).

No Quadro 4 são apresentados os números adequados de indivíduos por clone em testes clonais, em função da herdabilidade individual no sentido amplo.

Quadro 4 - Número (nb) adequado de indivíduos por clone em testes clonais, em função da herdabilidade (h^2) individual no sentido amplo, para se obterem acurácias (r_{IA}) de 90% e 95%

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

Fonte: Resende (1995).

Verifica-se, pelo Quadro 4, que 100 plantas por clone conduzem a acurácias superiores a 90%, independentemente da herdabilidade no sentido amplo. Assim, não se justifica empregar mais de 100 rametes por clone. Conhecendo-se a herdabilidade do caráter, pode-se optar por um número mais adequado. Por exemplo, com herdabilidade de 20%, consegue-se 95% de precisão na seleção, empregando em torno de 40 plantas por clone.

Métodos de Seleção

Os métodos de seleção de clones encaixam-se nas mesmas categorias relatadas para CGC quanto às unidades de seleção e aos procedimentos de predição. Porém, a seleção é baseada em valores genotípicos e não em valores genéticos aditivos. E isto leva à derivação de diferentes estimadores e preditores. Este fato implica ordenamento e seleção de vários indivíduos em um mesmo teste de progênie, quando os objetivos são diferentes: propagação por sementes (seleção para capacidade geral de combinação) ou propagação vegetativa (seleção de indivíduos para testes clonais ou plantios clonais). Estimadores de valores genotípicos para esta situação foram apresentados por Resende e Araújo (1993) e Resende e Higa (1994a).

População de Produção Clonal (Jardins Clonais)

Após a seleção, os clones devem ser estabelecidos em jardins clonais com várias repetições e as plantas, mantidas rebaixadas, as quais servirão como fontes de propágulos para os plantios clonais.

HIBRIDAÇÃO

A hibridação entre espécies florestais é uma ferramenta importante em melhoramento genético. Tem sido utilizada visando à obtenção de heterose de determinados caracteres, conforme relatado anteriormente, e também como forma de reunir em um mesmo indivíduo características presentes em diferentes espécies. Neste último caso, busca-se a complementação de características e não a heterose. Nesta situação, após os cruzamentos, os indivíduos que reúnem as características desejadas são selecionados. Um exemplo típico no Brasil é a hibridação entre *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, visando à seleção de indivíduos resistentes ao cancro e com alta produção volumétrica de madeira (Ferreira, 1983).

Outro processo associado à hibridação é o retrocruzamento, que pode ser utilizado visando à transferência parcial ou total de características de uma espécie à outra.

Seleção de Cruzamentos

Em espécies perenes, a recombinação pode ser realizada de maneira desbalanceada, com maior ênfase nos indivíduos com maiores valores genéticos. Dessa forma, ganhos adicionais podem ser conseguidos com a utilização dos melhores indivíduos em maior proporção, ou seja, através da seleção de cruzamentos na população de melhoramento.

De maneira geral, a obtenção de novas progênes para a composição da população-base deve ser fundamentada na predição *a priori* da descendência, utilizando-se as informações dos valores genéticos dos indivíduos selecionados. Dessa forma, poderão ser geradas progênes já sabidamente superiores.

Procedimentos de seleção de cruzamentos têm sido desenvolvidos (Allaire, 1980; Toro e Sillio, 1992). Estes procedimentos baseiam-se na predição da descendência de cada cruzamento, utilizando-se a média dos valores genéticos dos dois genitores envolvidos. Podem ser selecionados “cruzamentos preferenciais positivos” ou “cruzamentos corretivos”. Os cruzamentos preferenciais positivos visam maximizar a resposta para um caráter, ao passo que os cruzamentos corretivos visam corrigir defeitos de determinados indivíduos que apresentam altos valores genéticos para determinados caracteres, mas baixos valores genéticos para outros caracteres de interesse.

Os cruzamentos preferenciais, embora vantajosos em termos de ganho genético, comprometem mais o tamanho efetivo populacional (N_e), quando comparados aos cruzamentos aleatórios. Para um N_e fixo, os cruzamentos aleatórios conduzem a maiores ganhos genéticos (King e Johnson, 1993).

Quanto aos delineamentos de cruzamento, a seleção de cruzamentos implica um novo delineamento, denominado PAM (cruzamentos preferenciais positivos), o qual, via de regra, é desbalanceado.

Outra aplicação da contribuição desigual dos indivíduos selecionados refere-se ao aumento do tamanho efetivo populacional para uma condição de mesmo ganho genético, através da utilização, em proporções variadas, de maior número de indivíduos selecionados, porém mantendo a mesma intensidade de seleção (Resende e Resende, 1997).

Delineamentos de Cruzamento

Os delineamentos de cruzamento são extremamente importantes no contexto das estratégias de melhoramento genético, pois relacionam-se com a eficiência seletiva nos testes de progênies. Os principais objetivos dos testes de progênies são (Bridgwater, 1992): *i*) avaliação do valor genético dos genitores; *ii*) estimação de parâmetros genéticos; *iii*) predição de ganhos genéticos realizados; e *iv*) geração de população-base para nova seleção. Assim, os delineamentos de cruzamento devem ser estabelecidos baseando-se nesses objetivos.

Burdon (1992a) resume os propósitos dos delineamentos de cruzamento em duas categorias principais: avaliação genética de genitores e geração de população-base para nova seleção. Esta denotação é adequada, uma vez que, para atender adequadamente aos objetivos dos itens *i* e *iv* anteriores, necessariamente atendem-se aos itens *ii* e *iii*. Para a avaliação da capacidade geral de combinação dos genitores, quatro a cinco cruzamentos com outros genitores têm sido relatados como adequados (Burdon, 1992a). Entretanto, os seguintes requisitos devem ser observados na geração de uma população-base adequada: *i*) grande número de indivíduos e razoável número de cruzamentos para propiciar alta intensidade de seleção; *ii*) possibilidade de gerenciamento do parentesco entre indivíduos através de informações de genealogia, geradas por cruzamentos controlados; *iii*) grande tamanho efetivo; *iv*) garantia de que cada genitor não tenha sido cruzado apenas com genitores bons ou ruins. Este último requisito é importante, sobretudo, para evitar que os melhores genitores sejam cruzados apenas com genitores ruins, pois cruzamentos deste tipo conduziriam à não-seleção das progênies geradas por estes genitores. Neste sentido, alguma forma de seleção de cruzamentos é desejável.

No Quadro 5 são descritos alguns delineamentos de cruzamento quanto às suas principais características. Mais detalhes desses delineamentos podem ser obtidos nos trabalhos de Shimizu et al. (1982) e Bridgwater (1992).

Quadro 5 - Delineamentos de cruzamento e suas principais características

Delineamento	Nº de Cruzamentos	Nº de Cruzamentos para N=60 e M=4	Controle Genealógico	Avaliação dos Progenitores	Estimação de Efeitos Aditivos	Estimação de Efeitos não-Aditivos	Eliminação de Cruzamentos Entre Genitores Melhores e Piores	Ne
1. Polinização aberta	n	60	N	S	S	N	N	A
2. Policruzamento (meios-irmãos)	n	60	N	S	S	N	S	A
3. Pares simples (irmãos-germanos)	n/2	30	S	N	N	N	N	A
4. Hierárquico	$\frac{n(m+1) e}{n m}$ $\frac{m+1}{m+1}$	$\frac{12 e}{48}$	S	P	P	S	S	A
5. Fatorial	$\frac{n e}{(n/2)^2}$	$\frac{60 e}{900}$	S	S	S	S	S	A
6. Testador	$\frac{(n-m) e}{(n-m) m}$	$\frac{56 e}{224}$	S	S	S	P	S	B
7. Dialélico	$\frac{n e}{n^2}$	$\frac{60 e}{3.600^*}$	S	S	S	S	S	A
8. Meio dialélico	$\frac{n e}{[n(n-1)]/2}$	$\frac{60 e}{1.770}$	S	S	S	S	S	A
9. Dialélico parcial	$\frac{n e}{4n}$	$\frac{60 e}{240}$	S	S	S	S	S	A
10. Fatorial desconexo	$\frac{n e}{nm/2}$	$\frac{60 e}{120}$	S	S	S	S	S	A
11. Meio dialélico desconexo	$\frac{n e}{n(m-1)/2}$	$\frac{60 e}{150^*}$	S	S	S	S	S	A
12. Autofecundação	n*	60	S	S	P	N	S	B

Continua...

Quadro 5, cont.

13. Cruzamentos preferenciais positivos	V	V	S	S	S	S	S	B
--	---	---	---	---	---	---	---	---

14. Complementares (Testador ou policruzamento com meio dialélico desconexo ou fatorial desconexo; policruzamento e pares simples)	V	V	S	S	S	S	S	A
---	---	---	---	---	---	---	---	---

n - número de genitores na população de melhoramento; m - número de genitores no grupo menos numeroso; $n/(m+1)$ e $nm/(m+1)$ - número de progênes de meios-irmãos e irmãos germanos respectivamente; n^* - número de progênes autofecundadas; 3.600* - 3.540 progênes de meios-irmãos germanos e 60 progênes de autofecundação; 150* - considerando $m = 6$ genitores; S, N, P, A, B e V: sim, não, parcial, alto, baixo e variável, respectivamente.

Os diferentes delineamentos apresentam diferentes custos operacionais e eficiências. Os mais restritivos tecnicamente são os delineamentos de polinização aberta, policruzamento, pares simples e hierárquico, principalmente para gerações avançadas de melhoramento. Restritivos quanto ao número total de cruzamentos são os delineamentos dialélico, fatorial e meio dialélico. Os delineamentos de testadores, cruzamentos preferenciais positivos e autofecundação geram populações-base muito aparentadas, com baixo tamanho efetivo. Dessa forma, os delineamentos mais recomendados são o dialélico parcial, o fatorial desconexo e o meio dialélico desconexo. Mesmo os delineamentos mais simples, como os de polinização aberta, podem ser muito eficientes, principalmente se associados a métodos mais elaborados de seleção (Cotterill, 1986).

A otimização de diferentes delineamentos de cruzamento para seleção de genitores e seleção de indivíduos em testes de progênes pode ser realizada através do uso de dois ou mais delineamentos complementares, conforme abordagem proposta por Burdon e Shelbourne (1971) e Van Buijtenen (1972, 1976). Atualmente, estes delineamentos complementares têm sido bastante usados, através da ênfase em um tipo de delineamento para a seleção de genitores e em outro para criar a população-base para seleção (Burdon e Van Buijtenen, 1990; Van Buijtenen e Burdon, 1990).

A necessidade destes delineamentos complementares decorre da inevitável endogamia que surge nas populações (tipicamente sublinhas) em geração avançada de melhoramento, fato que mascara as inferências sobre os valores genéticos dos genitores (através de variação nos níveis de endogamia e, ou, resposta dos genitores à endogamia). Para a avaliação de genitores, Resende e Vencovsky (1992, 1993) demonstraram que a utilização de progênes de autofecundação é muito vantajosa. Entretanto, este delineamento conduz a um rápido aumento do parentesco nas populações-base e de melhoramento.

Para estimação de parâmetros genéticos, Huber et al. (1992) concluíram que o delineamento com progênes de meios-irmãos (policruzamento ou polinização aberta) conduz a estimativas mais precisas da herdabilidade no sentido restrito.

ESTRATÉGIAS DE MELHORAMENTO

No melhoramento genético de espécies perenes, as estratégias resultam da combinação de diferentes estruturas de populações, delineamentos de cruzamento e métodos de seleção.

Os primeiros trabalhos comparando eficiência seletiva em melhoramento florestal foram os de Namkoong et al. (1966) e Shelbourne (1969), baseados em ganhos genéticos associados a diferentes pomares de sementes. Naquela época, os conceitos de população de melhoramento e população de produção não estavam ainda desenvolvidos. Recentemente, importantes trabalhos comparando estratégias de melhoramento foram desenvolvidos (Cotterill, 1986; Cotterill e Jackson, 1989; Cotterill et al., 1989; Burdon e Van Buijtenen, 1990; Van Buijtenen e Burdon, 1990; Shelbourne, 1992).

O trabalho de Cotteril (1986) revelou que o método do índice de seleção que combina informações de média de família e do indivíduo é o mais eficiente, associado a quaisquer delineamentos de cruzamento. Quanto aos delineamentos, verificou-se que o dialélico parcial conduz a maiores ganhos genéticos por geração; o de pares simples conduz a maiores ganhos por unidade de tempo; e o policruzamento requer menos esforços e acarreta menores custos.

Shelbourne (1992) comparou progênes de polinização aberta, progênes de irmãos germanos e progênes de polinização aberta com clonagem de indivíduos, associadas à seleção entre e dentro de famílias, e constatou que o sistema mais eficiente foi o de progênes de polinização aberta com clonagem de indivíduos e o menos eficiente foi o de progênes de polinização aberta.

Quanto à estrutura de populações, Williams et al. (1995) e Williams e Hamrick (1996) concluíram que múltiplas (porém não muitas) sublinhas ou núcleos de cruzamento propiciam altos ganhos genéticos imediatos com negligíveis perdas de diversidade genética na população agregada como um todo. Resultados experimentais têm corroborado esta afirmativa (Williams e Lambeth, 1992). Porém, Williams et al. (1995) concluíram que a estrutura de populações múltiplas mantém maior nível de diversidade do que populações com estrutura hierárquica (sublinhas ou núcleos de cruzamento).

A seguir são relatadas sucintamente algumas estratégias de melhoramento empregadas em diferentes países e para diferentes espécies.

Eucalyptus

1. Seleção massal com progênes de polinização aberta em população única, sem manter estrutura de família (Shelbourne, 1992).
2. Seleção recorrente para capacidade geral de combinação em população única, preservando estrutura de família (Franklin, 1986).

3. Núcleos de cruzamento para propagação vegetativa em massa de famílias superiores (Cotterill et al., 1989).
4. Populações múltiplas associadas a núcleos de cruzamento (Higa et al., 1991; Higa e Resende, 1993).
5. Núcleos de cruzamento e população principal dividida em sublinhas, associados a delineamentos de cruzamento complementares e progênes de polinização aberta (White, 1995).

Pinus

1. Populações múltiplas com progênes de polinização aberta e cruzamento e produção de sementes em pomares de sementes por mudas (Barnes et al., 1984; Barnes e Mullin, 1989; Barnes et al., 1995).
2. Populações múltiplas associadas a sublinhas e núcleos de cruzamentos e cruzamentos complementares empregando dialélico parcial (Burdon et al., 1977; Shelbourne et al., 1986).
3. Sublinhas associadas a progênes de polinização aberta e de policruzamentos e seleção combinada (Cotterill, 1984, 1986).
4. Sublinhas associadas ao delineamento de cruzamento dialélico parcial desconexo (Lowe e Van Buijtenen, 1986).
5. Sublinhas associadas a delineamentos complementares de cruzamento (policruzamento e pares simples) e uso de progênes de autofecundação (McKeand e Bridgwater, 1992).
6. Núcleos de cruzamento e população principal dividida em sublinhas, associadas a delineamentos complementares de cruzamento (policruzamento e pares simples) (White et al., 1993).
7. Populações múltiplas associadas a núcleos de cruzamento e propagação vegetativa em massa a partir de policruzamentos e seleção entre e dentro de progênes (Danell, 1991; Danell et al., 1993).

Acácia

1. População única com seleção pelo método dos níveis independentes de eliminação a partir de testes de progênes de polinização aberta (Resende et al., 1991; Higa e Resende, 1992).

OBJETIVOS E CRITÉRIOS DE SELEÇÃO

A correta definição do objetivo da seleção e, consequentemente, da direção do melhoramento é um requisito essencial aos

programas de melhoramento genético florestal. Uma estratégia de melhoramento sofisticada e bem planejada é irrelevante se for embasada em um objetivo inadequado.

O objetivo da seleção ou do melhoramento pode ser definido como o caráter econômico final sobre o qual se deseja o ganho genético, podendo então ser um caráter único ou uma combinação de caracteres em um agregado. O critério de seleção representa o caráter ou o conjunto de caracteres em que a seleção se baseia, visando avaliar e ordenar os candidatos à seleção quanto ao caráter objetivo do melhoramento.

Dessa forma, pelo menos quatro situações podem ser delineadas (Resende et al., 1994): *i*) o objetivo da seleção é um único caráter e o critério de seleção é o mesmo caráter (seleção direta); *ii*) o objetivo da seleção é um único caráter e o critério de seleção é outro caráter (seleção indireta); *iii*) o objetivo da seleção é um único caráter e o critério de seleção é uma combinação de vários caracteres (seleção empregando caracteres auxiliares ao melhoramento); *iv*) o objetivo da seleção é um agregado de caracteres e o critério de seleção é baseado em uma combinação desses vários caracteres (índice de seleção).

A definição do objetivo da seleção depende da correta avaliação do produto (comercial ou não) de interesse e de informações econômicas dos componentes deste produto. Porém, a definição do critério de seleção depende de informações sobre os parâmetros genéticos e fenotípicos (herdabilidades, repetibilidades e correlações genéticas e fenotípicas), associados aos caracteres, e também das informações econômicas, notadamente das importâncias econômicas relativas aos caracteres. É importante relatar que, geralmente, os critérios de seleção são variáveis entre os melhoristas, mesmo quando os objetivos do melhoramento são os mesmos (Woolaston e Jarvis, 1995). Uma diferenciação formal entre objetivo e critério de seleção foi inicialmente relatada por Ponzoni (1979).

AVALIAÇÃO GENÉTICA E MÉTODOS DE SELEÇÃO

A seleção é provavelmente o tema de maior relevância no melhoramento de espécies perenes. Uma apresentação detalhada deste tema, em termos metodológicos, encontra-se em Resende (1997).

A seleção, em termos práticos, pode ser caracterizada pelos seguintes conceitos:

- Objetivo do melhoramento (já abordado em tópico específico)
- Critério de seleção (já abordado em tópico específico)
- Avaliação genética
- Procedimentos de predição de valores genéticos
- Unidades de seleção
- Unidades de recombinação
- Métodos de seleção
- População melhorada ou população comercial de referência
- Sistemas de seleção para mais de uma característica

Avaliação Genética

A avaliação genética envolve todos os conceitos e estimadores necessários para que os melhoristas decidam sobre a seleção. Nesse caso, são consideradas as medidas de covariância genética entre parentes, a estimação de componentes de covariância e parâmetros genéticos (herdabilidades, repetibilidades e correlações genéticas), a estimação de médias (efeitos fixos), a predição de valores genéticos (efeitos aleatórios), a estimação da acurácia seletiva, o tamanho efetivo populacional, o progresso genético, a tendência genética, a variância do erro de predição de valores genéticos e a construção de intervalos de confiança do valor genético e do ganho genético.

Procedimentos de Predição de Valores Genéticos

Os valores genéticos aditivos e os valores genotípicos são variáveis aleatórias não observáveis, que necessitam ser preditas a partir dos valores fenotípicos. De maneira genérica, a predição pode ser efetuada por três procedimentos e situações distintas: *i*) Melhor Predição (BP) — iguais quantidades e precisões das informações associadas a todos os candidatos à seleção; primeiros momentos (médias) e segundos momentos (variâncias) conhecidos; *ii*) Melhor Predição Linear (BLP) — diferentes quantidades e precisões das informações associadas aos candidatos à seleção; primeiros e segundos momentos conhecidos; *iii*) Melhor Predição Linear Não-Viciada (BLUP) — diferentes quantidades e precisões das informações associadas aos candidatos à seleção, segundos momentos conhecidos, primeiros momentos não-conhecidos. Estas denominações estão de acordo com Resende et al. (1994), com

base em Henderson (1977). Dessa forma, o método BP utiliza os mesmos pesos (ponderadores das informações fenotípicas ou herdabilidades para o caso univariado) para todos os indivíduos candidatos à seleção; ao passo que os métodos BLP e BLUP implicam a utilização de diferentes pesos para os candidatos à seleção. De maneira geral, o BLUP (que estima os efeitos fixos ou primeiros momentos simultaneamente à predição) é o mais completo e conduz à maximização do ganho genético por ciclo de seleção.

O BLUP no modelo de seleção requer o conhecimento dos componentes de variância antes da seleção, ou seja, na população-base não selecionada. As estimativas dos componentes de variância obtidos a partir de análise de variância (quadrados mínimos) são viciadas pela seleção. Assim, o método iterativo denominado Máxima Verossimilhança Restrita (REML) é o mais adequado, por propiciar estimativas não-viciadas de componentes de variância. Atualmente, o método-padrão para a predição de valores genéticos é o REML-BLUP ou BLUP iterativo.

Recentemente, outra classe de métodos de predição de valores genéticos, associada à teoria da Inferência Estatística Bayesiana, tem sido estudada e utilizada. A análise bayesiana fundamenta-se nas distribuições condicionais ou, *a posteriori*, na dos valores e parâmetros genéticos em razão das observações fenotípicas, sendo estas distribuições proporcionais ao produto da função de verossimilhança (ou modelo para os dados) pela distribuição, *a priori*, dos parâmetros. Devido às excelentes propriedades teóricas e práticas deste tipo de análise, acredita-se que esta se torne rotineira em melhoramento de espécies perenes, transformando-se no método-padrão de estimação de componentes de variância e de predição de valores genéticos. Mais detalhes desta metodologia no contexto do melhoramento florestal são apresentados por Resende (1997a e b).

Unidades de Seleção

As unidades de seleção referem-se às fontes de informações utilizadas nos critérios de seleção, podendo ser: valor individual; valor da média de família; efeito de indivíduo dentro de família; índice de seleção, incluindo informações de parentes; e medidas repetidas em um mesmo indivíduo.

Unidades de Recombinação

Em espécies perenes, a unidade de recombinação pode constituir-se dos próprios indivíduos avaliados (coincidência entre unidade de seleção e unidade de recombinação) ou de parentes dos indivíduos avaliados (geralmente irmãos ou sementes remanescentes do mesmo parental), conduzindo a diferentes estimadores dos valores genéticos em razão destas duas situações.

Métodos de Seleção

O método de seleção é decorrente da combinação entre método de predição de valores genéticos, unidade de seleção, unidade de recombinação e critério de seleção (este definido em virtude do objetivo do melhoramento).

Na classe BP, vários métodos de seleção podem ser estabelecidos de acordo com as unidades de seleção e de recombinação e com os critérios de seleção. Resende et al. (1994a) relatam cerca de 42 métodos, alguns univariados e outros multivariados.

Dentre os vários métodos citam-se, em ordem cronológica de utilização no Brasil: seleção individual e entre e dentro de progênies (Kageyama e Vencovsky, 1983); índice de seleção multivariado (Resende et al., 1990); seleção entre e dentro de progênies com equivalência entre unidade de seleção e de recombinação (Resende, 1991); índice de seleção univariado, utilizando informações de parentes (Bueno Filho, 1992; Resende e Higa, 1994a); índice de seleção univariado multiefeitos (Resende e Higa, 1994b); índice de seleção multivariado multiefeitos (Resende et al., 1994b). Para caracteres de baixa herdabilidade, o método mais eficiente é o índice multiefeitos univariado ou multivariado, quanto a ganho genético, tamanho efetivo, acurácia e diferencial de seleção realizado (Resende, 1994; Resende et al., 1995a). Também têm sido empregados no Brasil os métodos BLP (Resende et al., 1993c), BLUP e REML-BLUP (Resende et al., 1996 a e b).

População Melhorada ou População Comercial de Referência

A população melhorada ou comercial pode ser estabelecida por via sexuada (através de sementes) ou assexuada (através de propagação vegetativa ou clonal). Estes dois tipos de população comercial implicam diretamente a derivação e escolha dos métodos de seleção a serem utilizados.

Sistemas de Seleção para mais de Uma Característica

Quando o objetivo do melhoramento refere-se a várias características, três sistemas de seleção podem ser adotados, visando obter ganhos genéticos em todos os caracteres de importância econômica e de interesse do melhorista. Estes sistemas são denominados: *i)* seleção em *tandem*; *ii)* níveis independentes de eliminação; e *iii)* índice de seleção.

Estes sistemas seletivos foram comparados por Turner e Young (1969). No sistema *tandem* seleciona-se, por algumas gerações, para determinado caráter até atingir o nível desejado e, em próximas gerações, seleciona-se para outros caracteres de interesse, dentre os indivíduos selecionados anteriormente. Neste sistema, tem-se o inconveniente de um ciclo de seleção muito longo e a possibilidade de esgotamento da variabilidade para os caracteres a serem selecionados em etapas posteriores.

No sistema níveis independentes de eliminação, níveis mínimos são estabelecidos para cada característica e todos os indivíduos abaixo deste nível, em pelo menos uma delas, são eliminados. Este processo tem a inconveniência de se ter que selecionar brandamente para cada caráter, individualmente, para se chegar a uma razoável pressão de seleção final, já que esta é função do produto das intensidades de seleção para cada caráter.

O sistema índices de seleção considera simultaneamente todos os caracteres de interesse, gerando uma variável adicional que resulta da ponderação dos caracteres através de coeficientes calculados com base nas herdabilidades, em valores econômicos relativos e em correlações genéticas e fenotípicas entre os caracteres. A construção de índices de seleção baseia-se em equações de regressão múltipla, que permitem prever o valor genético ou genotípico global dos indivíduos, os quais são funções lineares dos valores genéticos ou genotípicos associados a cada caráter. Os índices de seleção são teoricamente mais eficientes que os sistemas *tandem* e níveis independentes. Além do mais, estes dois sistemas ignoram as correlações entre caracteres.

MELHORAMENTO DE ESSÊNCIAS FLORESTAIS NO BRASIL

Existem cerca de 100 milhões de hectares de plantações florestais no mundo e as principais espécies florestais cultivadas pertencem aos gêneros *Pinus* e *Eucalyptus* (Kanowski, 1993). E estes são os dois principais gêneros para os quais se realiza o melhoramento genético no Brasil (Kageyama, 1979 e 1980a; Ferreira, 1983).

De maneira genérica, podem-se enunciar as principais espécies

florestais utilizadas no melhoramento no centro-sul do Brasil, em razão dos principais produtos florestais demandados. Assim, como fonte de madeira para a fabricação de papel, celulose e madeira serrada, destacam-se espécies do gênero *Eucalyptus* e *Pinus*; como fonte de madeira para a siderurgia a carvão vegetal, destacam-se espécies do gênero *Eucalyptus*; como fonte de tanino destinado ao curtimento de couros, destaca-se a acácia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild); como fonte de látex (borracha), destaca-se a seringueira (*Hevea brasiliensis*); como fonte de bebidas do tipo chá, destaca-se a erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hill); e, como espécie de uso múltiplo (alimentação animal, fixação de nitrogênio, madeira para energia, etc.), destaca-se a leucena (*Leucaena leucocephala*). Na Região Nordeste do Brasil, uma das principais espécies de interesse econômico é a algaroba (*Prosopis* sp.), que é utilizada principalmente como fonte de madeira e forragem. Para todas essas espécies há programas e projetos formais que descrevem seus planos de melhoramento.

Eucalyptus

O gênero *Eucalyptus* ocorre naturalmente no continente australiano, na Indonésia e nas ilhas adjacentes. O gênero foi introduzido no Brasil no início do século, e existem plantados no País cerca de 3,2 milhões de hectares com *Eucalyptus* (Freitas, 1991).

Espécies desse gênero são melhoradas por várias empresas florestais privadas, que, via de regra, estão associadas a indústrias de papel e celulose, de móveis, siderúrgicas, dentre outras. Também várias universidades e instituições públicas e privadas do País colaboram de alguma forma com o melhoramento do *Eucalyptus*.

Algumas das principais espécies de *Eucalyptus* melhorados no Brasil são listadas a seguir com os respectivos usos:

- papel e celulose de fibra curta: *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus saligna*, *Eucalyptus urophylla*, *Eucalyptus dunnii*, *Eucalyptus globulus*.
- carvão: *Eucalyptus camaldulensis*, *Eucalyptus viminalis*, *Eucalyptus cloeziana*, *Eucalyptus pellita*.
- madeira serrada: *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus saligna*, *Eucalyptus pilularis*.
- produção de óleo essencial: *Eucalyptus citriodora*.

Altas taxas de ganho genético têm sido obtidas em características de crescimento de *Eucalyptus* (Kageyama e Vencovsky, 1983; Ferreira, 1983 e 1992; Assis, 1996). Porém, características relativas à qualidade da madeira e dos produtos florestais têm recebido ênfase recentemente (Sturion, 1993), particularmente a densidade da madeira e o teor de lignina e extrativos, tanto para indústria de celulose quanto para as siderúrgicas, embora com diferentes objetivos e sentido da seleção (Assis, 1996). Nas pesquisas com *Eucalyptus*, ênfase tem sido dada também ao estudo da adaptação de diferentes populações a regiões com condições ambientais menos favoráveis (PIRES et al., 1983).

Quanto às grandes linhas gerais de melhoramento empregadas para o melhoramento do eucalipto, destacam-se a seleção recorrente intrapopulacional e a seleção clonal. Apenas recentemente foram iniciados alguns programas de seleção recorrente recíproca associados à hibridação interespecífica, sendo ainda necessários estudos básicos relativos à heterose em *Eucalyptus*.

Mais detalhes a respeito da prática do melhoramento genético do *Eucalyptus* podem ser encontrados em Assis (1996), que descreve, dentre outros tópicos, métodos de produção de sementes melhoradas; clonagem; hibridação interespecífica; indução de florescimento; cruzamentos controlados; e enxertia. A respeito da introdução, domesticação e escolha de espécies e procedências de *Eucalyptus*, recomenda-se o livro de Eldridge et al. (1993).

Pinus

Espécies de *Pinus* importantes para o Brasil são nativas principalmente da América do Norte e América Central. Espécies desse gênero foram introduzidas no Brasil por volta de 1936 (Fier e Kikuti, 1993).

Há plantado no Brasil cerca de 1,9 milhão de hectares com *Pinus* (Freitas, 1991), sendo mais de um milhão de hectares com as espécies *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*. Também o melhoramento genético do *Pinus* é executado por empresas privadas com o apoio de instituições públicas de pesquisa.

As principais espécies do gênero *Pinus*, para as quais se faz o melhoramento genético no Brasil, são listadas a seguir, com os respectivos usos e regiões de aptidão:

- papel e celulose de fibra longa e madeira serrada, climas subtropicais: *Pinus elliottii*, *Pinus taeda*.

- papel e celulose de fibra longa e madeira serrada, climas tropicais: *Pinus caribaea*, *Pinus oocarpa*, *Pinus tecunumanii*, *Pinus patula* (para regiões não muito quentes e de elevada altitude), *Pinus maximinoi*.
- produção de resina: *Pinus elliottii*. No Brasil, sempre foram plantadas tradicionalmente as espécies *Pinus elliottii* e *Pinus taeda* no sul do País, e *Pinus caribaea* e *Pinus oocarpa* em regiões de climas mais quentes.

Recentemente, novas espécies denominadas “*Pinus* tropicais” foram introduzidas no País pela CAMCORE (Cooperativa para Conservação de Recursos Genéticos de Coníferas do México e América Central, associada à Universidade da Carolina do Norte, EUA), tais quais o *Pinus maximinoi*, o *Pinus tecunumanii* e o *Pinus patula*. Estas espécies têm apresentado crescimento inicial superior ao das espécies de *Pinus* tradicionalmente plantadas no País, sendo muito promissoras (Shimizu e Massaki, 1990; Fier e Kikutu, 1993; Sampaio, 1996).

Altas taxas de ganho genético têm sido obtidas para o caráter produção volumétrica em *Pinus*, e também tem-se conseguido produzir árvores com troncos mais retos, menor número de bifurcações e menor número de galhos grossos, fato que conduz a um melhor aproveitamento industrial da madeira, sobretudo para a fabricação de móveis.

Quanto às linhas gerais empregadas para o melhoramento do *Pinus* no Brasil, destaca-se a seleção recorrente intrapopulacional (Kageyama, 1979, 1980).

Acácia-negra

A acácia-negra (*Acacia mearnsii*) é uma espécie florestal de rápido crescimento, nativa da Austrália. Tem sido cultivada extensivamente na África do Sul, no Brasil e, mais recentemente, na China, dentre outros países.

No Brasil, a acacicultura reveste-se de grande importância para a economia do Estado do Rio Grande do Sul, que apresenta uma área de cerca de 200 mil hectares plantada com acácia-negra, principalmente associada a minifúndios. O principal produto da acácia-negra é o tanino usado em curtumes de couros e peles, na produção de anticorrosivos e no tratamento de águas, sendo um produto de exportação. A madeira, por sua vez, além do uso

tradicional como lenha e carvão, é usada como matéria-prima de superior qualidade para a fabricação de papel e celulose, polpa e madeira aglomerada (Resende et al., 1991).

A espécie foi introduzida no Brasil por volta de 1930 e o seu melhoramento iniciou-se em 1983, sendo atualmente conduzido por duas indústrias (TANAC e SETA) de tanino localizadas no Rio Grande do Sul, com o apoio da EMBRAPA/CNPQ. Os objetivos do melhoramento são aumentar a produtividade de madeira e tanino e a resistência à doença gomose e ao inseto serrador (*Oncideres impluviata*).

O programa de melhoramento genético desta espécie baseia-se na adequada exploração do material genético que constitui as plantações locais e também as novas populações introduzidas recentemente da Austrália. Com base no material genético local, instalou-se uma área de produção de sementes e os plantios estabelecidos com este material genético melhorado têm apresentado 10-15% de ganho em produção volumétrica. Também com base no material genético local, estabeleceu-se um teste de progênies, que foi transformado posteriormente em pomar de sementes por mudas. Paralelamente foram avaliadas novas procedências e progênies provenientes da Austrália. Dentre as cinco procedências avaliadas, a de Bateman's Bay apresentou a maior produtividade volumétrica, não diferindo, porém, da testemunha local, apresentando, entretanto, maior variabilidade genética do que esta (Resende et al., 1991; Higa e Resende, 1992).

O Quadro a seguir sumariza alguns resultados relativos ao controle genético (herdabilidades individuais no sentido restrito) de alguns caracteres da acácia-negra.

Quadro 6 - Herdabilidade para alguns caracteres da acácia-negra

Caráter	Herdabilidade	Fonte
Diâmetro	0,20; 0,11; 0,34	Wright (1976); Resende et al. (1991); Higa e Resende (1992)
Altura	0,08; 0,30	Resende et al. (1991); Higa e Resende (1992)
Teor de tanino	0,60; 0,28	Wright (1976); Resende et al. (1991)
Relação tanantes/não-tanantes	0,21	Resende et al. (1991)
Resistência à gomose	0,05	Resende et al. (1993a)
Resistência ao serrador	0,04	Resende et al. (1993b)
Espessura da casca	0,20	Wright (1976)

Quanto ao caráter sobrevivência, embora, em geral, tenha sido detectado variação genética significativa, as correlações genéticas entre essa variável e as variáveis de crescimento tenderam a zero,

indicando que o caráter não afeta a seleção para produção volumétrica (Resende et al., 1991).

Programas de melhoramento genético bem sucedidos têm sido conduzidos na África do Sul, desde 1950 (Wright, 1976), e na China recentemente (Huadong et al., 1992). Nestes países, ganhos consideráveis foram obtidos para o caráter teor de tanino na casca, cujo teor médio está em torno de 40%.

Erva-mate

A erva-mate é uma espécie de grande importância econômica para a Região Sul do Brasil. O parque industrial do setor ervateiro é composto por cerca de 650 empresas processadoras. A utilização principal da espécie é como fonte de matéria-prima (folhas) para a obtenção do chá-mate. Estima-se que anualmente são plantados cerca de 8 mil hectares com a erva-mate no País. Os quatro estados produtores de erva-mate no Brasil são Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná e Mato Grosso do Sul; a Argentina e o Paraguai são também grandes produtores.

A área de ocorrência natural da erva-mate é bastante ampla, compreendendo o Brasil, a Argentina e o Paraguai, ocupando uma área equivalente a 3% da América do Sul. Os trabalhos de melhoramento genético da espécie iniciaram-se por volta de 1974 na Argentina e, por volta de 1990, no Brasil. Atualmente podem ser citados os programas desenvolvidos pela EMBRAPA/CNPF e pela EPAGRI no Brasil e pelo INTA na Argentina. Os programas desenvolvidos no Brasil adotam o sistema de parceria com as empresas privadas envolvidas no setor ervateiro (Resende et al., 1995b).

No Brasil, tem-se enfatizado o melhoramento dos caracteres produção de massa foliar (e seus componentes) e capacidade de enraizamento (Correa, 1995). O caráter produção de massa verde tem apresentado herdabilidade individual no sentido restrito da ordem de 20% e repetibilidade individual da ordem de 50%. A partir destes parâmetros genéticos, pode-se inferir que é vantajosa a realização de duas medições (safras) por indivíduos e também que o melhor método de seleção é a seleção combinada, utilizando informações do indivíduo e de sua família, avaliados em duas safras sucessivas. É importante relatar também que a seleção individual com base em duas safras é superior à seleção combinada com base em apenas uma safra, ou seja, consideráveis ganhos genéticos podem ser conseguidos sem a utilização de testes de progênies.

O caráter enraizamento de estacas tem apresentado herdabilidade individual, no sentido amplo, da ordem de 25%. Este caráter é de grande importância nos programas de melhoramento da espécie, pois dele depende o sucesso da silvicultura clonal. A correlação genética entre capacidade de enraizamento e produção de massa foliar tem se apresentado como não significativa, sugerindo que a seleção para um caráter não deverá afetar o outro. Dessa forma, recomenda-se inicialmente a seleção para produção de massa verde e, posteriormente, a seleção para enraizamento, dentre os indivíduos selecionados para o primeiro caráter (Resende et al., 1995b).

Seringueira

A seringueira [*Hevea brasiliensis*. (Willd. ex A.D. de Juss.) Muell. Arg.] é uma das principais espécies florestais nativas do Brasil. Sua ocorrência natural está restrita à região amazônica, no Brasil, à Bolívia, à Colômbia, ao Peru, à Venezuela, ao Equador, ao Suriname e à Guiana (Pereira, 1992).

No início do século, o Brasil ocupava a primeira posição mundial na produção (em seringais nativos) e exportação de borracha natural. Porém, com a introdução e o cultivo da seringueira em países do sudeste asiático, o Brasil perdeu a hegemonia no mercado mundial da borracha a partir de 1913 (Virgens Filho, 1990). No sudeste asiático, a heveicultura é fundamentada no uso de material genético com alto potencial de produção, fato que, aliado à inexistência do patógeno *Microcyclus ulei* P. Henn, causador da doença mal-das-folhas, possibilita a obtenção de altas produtividades (Virgens Filho, 1990).

Atualmente 90% da produção mundial de borracha provém do sudeste asiático. A contribuição do Brasil está abaixo de 1%. Os principais países produtores são, pela ordem: Tailândia, Indonésia, Malásia, Índia, China, Filipinas e Vietnã (Resende et al., 1996).

Segundo Paiva e Kalil Filho (1985), o principal entrave ao pleno desenvolvimento da heveicultura no Brasil foi a ocorrência da doença mal-das-folhas. As primeiras tentativas de cultivo da seringueira no Brasil foram realizadas na Região Norte e fracassaram em decorrência da referida doença. Atualmente as principais áreas de cultivo no País são denominadas áreas de escape ao mal-das-folhas e localizam-se nos Estados de São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, sul da Bahia e, mais recentemente, no noroeste do Paraná (Paiva e Kalil Filho, 1985; Pereira, 1992).

A partir de 1980, a heveicultura experimentou grande expansão e incentivo no Estado de São Paulo, principalmente na região do Planalto, nos municípios de São José do Rio Preto, Barretos, Araçatuba, Bauru, Marília e Presidente Prudente (Virgens Filho, 1990). A seringueira apresenta grande importância econômica para este estado, que é, atualmente, o maior produtor de borracha seca do País (Boock et al., 1995).

Os primeiros materiais genéticos utilizados para plantio no Brasil foram obtidos de sementes da região do Rio Tapajós, de populações estabelecidas em 1928, em Fordlândia-PA, e de melhores clones importados do sudeste asiático e plantados em Belterra-PA, a partir de 1934. Os primeiros clones brasileiros foram resultantes de trabalhos de cruzamento e seleção iniciados em Fordlândia e Belterra pela companhia FORD e concluídos pelo IAN (Instituto Agrônomo do Norte) a partir de 1942 (Paiva e Kalil Filho, 1985). Na atualidade, programas de melhoramento genético vêm sendo conduzidos enfatizando principalmente a produtividade e a estabilidade de plantios no Estado de São Paulo (Cardoso et al., 1991). O Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) tem conduzido um programa de melhoramento genético da seringueira desde 1941, quando foram trazidos do Oriente dezenas de clones de alta produção (Boock et al., 1995). O programa de melhoramento genético do IAC envolve duas linhas específicas de trabalho, visando atender às regiões do Planalto e do Litoral (Cardoso et al., 1991). Na década de 1980-1989, importante programa de melhoramento da seringueira foi conduzido pela EMBRAPA (Paiva e Gonçalves, 1989).

Os programas de melhoramento genético da espécie enfatizam os caracteres produção de borracha, resistência ao mal-das-folhas e vigor (geralmente avaliado através da circunferência do caule). Para o caráter produção de borracha, Resende et al. (1996) relatam os parâmetros genéticos médios: 0,20; 0,30; e 0,80 para a herdabilidade no sentido restrito, herdabilidade individual no sentido amplo e repetibilidade individual. Com base nestes resultados, inferiu-se sobre um grau médio de dominância em torno de 1,0 para o caráter, fato que denota provável heterose para o caráter, concordando com os relatos de Paiva e Gonçalves (1989).

Com base nestes parâmetros, concluiu-se também que os melhores métodos de seleção são, pela ordem: seleção de indivíduos em testes de progênies de irmãos germanos, visando à propagação assexuada; seleção de clones a partir de testes clonais; e seleção de indivíduos em testes de progênies de meios-irmãos, visando à propagação assexuada (Resende et al., 1996).

Descrições detalhadas a respeito do melhoramento genético da seringueira podem ser encontradas em Simmonds (1989) e Gonçalves et al. (1995).

Leucena

A leucena (*Leucaena leucocephala*) tem sido reconhecida como uma das mais importantes espécies do grupo das leguminosas arbóreas. Podem ser relatadas as seguintes características favoráveis da espécie: rápido crescimento; usos múltiplos e facilidade para consórcio com culturas agrícolas; fixadora de nitrogênio e melhoradora do solo; sistema radicular robusto, tolerância à seca e à salinidade; poucos problemas relacionados a pragas e doenças. Ressaltam-se também, como pontos favoráveis da espécie, o baixo custo operacional de implantação de povoamentos e a obtenção de retornos financeiros altos e rápidos (Resende e Medrado, 1994).

Estas características fazem da leucena uma das espécies mais utilizadas e com maior potencial para sistemas agrossilviculturais em áreas tropicais (Barnes et al., 1992). Brewbaker (1987) relata a utilização da espécie em sistemas agroflorestais, enfatizando o seu uso como madeira para várias finalidades, como melhoradora do solo e na alimentação animal.

Apesar da importância reconhecida e da ampla utilização da leucena, o seu melhoramento como espécie arbórea encontra-se incipiente no País, quando comparado ao melhoramento de espécies industriais como as do gênero *Pinus* e *Eucalyptus*. Em nível mundial, esta mesma situação é relatada por Brewbaker (1990) e Barnes et al. (1992), que ressaltam a necessidade de melhoramento das espécies não-industriais (espécies de uso múltiplo) como uma das premissas para a obtenção da produção sustentada e conseqüente conservação dos recursos terrestres. Os autores relatam a necessidade de estabelecimento de seguras estratégias de melhoramento para estas espécies, levando em consideração as suas diferentes peculiaridades (Barnes et al., 1992).

O gênero *Leucaena* concentra várias espécies, e *Leucaena leucocephala*, em geral, apresenta maior produção de madeira que as demais (Brewbaker, 1987). Dentro dessas espécies geralmente são descritos três tipos, quanto ao hábito de crescimento.

Tipo Havaiano

Hábito arbustivo, porte baixo, plantas espessas atingindo até 5 m de altura.

Hábito arbóreo, porte alto, atingindo facilmente 20 metros de altura. É originário de florestas da América Central e representa o principal tipo para reflorestamento. Também denominada leucena "gigante" ou leucena arbórea. Produz, freqüentemente, duas vezes mais biomassa que o tipo havaiano. É reconhecida atualmente como uma subspécie: *Leucaena leucocephala* spp. glabrata (Brewbaker, 1987).

Tipo Peruano

Hábito arbóreo, atingindo até 15 metros de altura. Apresenta tronco pequeno e extensas ramas desde a base do tronco. É altamente produtora de forragem.

Quanto ao genoma, *Leucaena leucocephala* é alotetraplóide, tendo evoluído a partir da hibridação entre *L. diversifolia* ($2n = 52$) x *L. collinsii* ($2n = 52$), apresentando número diplóide de cromossomos igual a 104 (Resende e Medrado, 1994).

Em termos citogenéticos e reprodutivos, o comportamento de indivíduos alopoliplóides é muito similar àquele apresentado por indivíduos diplóides. Isto ocorre porque os genomas em plantas alopoliplóides geralmente são muito diferentes, de forma que apenas bivalentes de cromossomos homólogos do mesmo genoma são formados. Assim, em termos de modelos genéticos em genética quantitativa, espécies alopoliplóides podem ser tratadas como diplóides. O fato anteriormente exposto é válido para *Leucaena leucocephala*, em que é relatada a formação de 52 cromossomos bivalentes na meiose (Resende e Medrado, 1994).

O melhoramento genético da *Leucaena* tem sido conduzido principalmente por agrônomos e zootecnistas, geralmente focalizando o caráter produção de forragem. Assim, conforme relatado por Hughes (1989), o melhoramento da *Leucaena* como espécie florestal é incipiente e algumas confusões existem quanto à terminologia (amplamente divulgada na literatura) empregada pelos agrônomos, que não são familiares aos geneticistas florestais. Por exemplo, aquele autor relata que o termo variedade (K8, etc.) não corresponde diretamente a quaisquer dos termos (procedência, progênie, etc.) convencionais empregados pelos geneticistas florestais. Dessa forma, Hughes (1989) passou a referir-se ao melhoramento da *Leucaena* empregando a nomenclatura convencional da genética florestal.

É importante ressaltar que uma variedade de *Leucaena*

leucocephala (espécie autógama) pode ser referida como procedência. Entretanto, diferentemente do que é realizado em espécies alógamas, em *Leucaena leucocephala* não se deve realizar a seleção dentro de procedência. Progênes obtidas de plantas individuais dentro de uma procedência (cultivar) não apresentam variabilidade genética entre nem dentro de progênes, razão pela qual a seleção nestas condições não é profícua. O mesmo pode ser dito em relação à variação entre plantas individuais na procedência, que é de natureza puramente ambiental.

Assim sendo, o melhoramento genético da *Leucaena leucocephala* deve seguir estratégias diferenciadas daquelas amplamente empregadas no melhoramento de espécies florestais alógamas. Deverá diferir também das estratégias padrões empregadas no melhoramento de espécies autógamas anuais, devido à possibilidade de fixação de genótipos superiores nas autógamas perenes em qualquer geração, através da sua propagação repetida via sementes ou estacas clonais. Em espécies autógamas anuais (que geralmente não permitem a propagação vegetativa), obrigatoriamente, deve-se atingir a homozigose total como única forma de fixação de genótipos superiores.

Com base em modelos genéticos adequados ao estudo de espécies autógamas diplóides, Resende e Medrado (1994) concluíram que, para caracteres produtivos de interesse em *Leucaena leucocephala*, que parecem exibir dominância alélica, a estratégia ideal de melhoramento seria a seleção nas gerações F_1 ou F_2 , com propagação vegetativa do material selecionado. Assim, não seria necessária a seleção de linhagens totalmente endógamas.

Existem atualmente, no mundo, dois programas básicos de melhoramento genético da *Leucaena leucocephala*, enfocando principalmente a tolerância à acidez do solo na Colômbia (Hutton, 1983) e a hibridação entre espécies e tolerância ao frio no Hawaii (Brewbaker, 1987). No Brasil, o melhoramento da leucena é realizado principalmente por zootecnistas, visando à produção de forragem (Sousa e Araújo, 1994).

Algaroba

A algaroba (*Prosopis* sp.) compreende 44 espécies, que ocorrem no México, Sudeste dos Estados Unidos, Peru, Bolívia, Paraguai, Argentina, América Central e Ásia. A principal espécie introduzida no Brasil é a *Prosopis juliflora*, que apresenta resistência à seca e tem sido usada como fonte de madeira e forragem (Pires, 1984).

Os trabalhos de melhoramento genético da algaroba iniciaram-se a partir de 1980, no Nordeste do Brasil. Estudos referentes à variabilidade genética de *Prosopis juliflora* evidenciaram herdabilidades e coeficientes de variação genética muito baixos, sugerindo uma base genética restrita da população avaliada (Pires e Kageyama, 1985). Os caracteres mais importantes são o crescimento em altura e diâmetro, a sobrevivência, a produção de vagens para fabricação de farinha e alimentação bovina e a produção de forragem. Mais detalhes sobre o melhoramento da algaroba são apresentados por Pires (1988) e Pires et al. (1988).

SISTEMAS REPRODUTIVOS DAS PRINCIPAIS ESPÉCIES EM MELHORAMENTO NO BRASIL

Embora a maioria das espécies florestais sejam predominantemente alógamas, existe grande diversidade de sistemas reprodutivos dentre as espécies usadas no melhoramento. Assim, existem espécies monóicas alógamas, monóicas de sistema reprodutivo misto, monóicas autógamas e dióicas, que são obrigatoriamente alógamas.

Espécies Monóicas Alógamas

Dentre estas, destacam-se as espécies do gênero *Pinus* e a acácia-negra (*Acacia mearnsii*).

Espécies do gênero *Pinus*, em geral, têm flores femininas e masculinas na mesma planta, e a polinização é predominantemente anemófila. Apresenta taxa média de cruzamento superior a 95% (Wright, 1976).

A *Acacia mearnsii* têm flores hermafroditas e a polinização é predominantemente entomófila. Apresenta taxa de cruzamento superior a 95% (Sherry, 1971).

Outras espécies que se enquadram nesta categoria são a algaroba (*Prosopis juliflora*), a bracatinga (*Mimosa scabrella*) e o palmitreiro (*Euterpe edulis*).

Espécies com Sistema Reprodutivo Misto

Dentre estas, destacam-se as espécies do gênero *Eucalyptus* e a seringueira (*Hevea brasiliensis*).

Espécies do gênero *Eucalyptus* têm flores hermafroditas e

polinização entomófila, com sistema reprodutivo misto e até 40% de autofecundação. *Eucalyptus grandis* apresenta taxa de autofecundação variando de 10 a 40%, sendo maior em populações naturais (Eldridge, 1978). Um mecanismo que favorece a alogamia em *Eucalyptus* é a protandria, entretanto tal mecanismo não elimina a possibilidade de autofecundação, pois uma mesma planta apresenta flores com diferentes estádios de maturação (Eldridge, 1978).

Hevea brasiliensis apresenta flores masculinas e femininas em uma mesma planta e polinização entomófila com sistema reprodutivo misto, com taxas de autofecundação variando de 16% a 28% (Simmonds, 1989). Em populações naturais, Paiva e Kageyama (1993) relatam uma taxa de autofecundação de 35%.

Espécies com taxas de autofecundação acima de 10% demandam modelos genéticos apropriados com vistas à estimação de parâmetros genéticos e aos procedimentos de seleção. Esses modelos são mais complexos que os tradicionais empregados em espécies alógamas (Resende et al., 1995c).

Outra espécie que se enquadra nesta categoria é a castanha-do-pará, *Bertholletia excelsa* (O'Malley et al., 1988).

Espécies Dióicas

A erva-mate (*Ilex paraguariensis*) é dióica, apresentando flores diclinas, com um dos sexos abortivo e polinização entomófila. A proporção de sexo verificada para a espécie tem variado em torno de 1:1, com uma ligeira (7:5 ou 8:5) superioridade para o número de machos em alguns casos (Resende et al., 1995; Sturion et al., 1995).

Outra espécie que se enquadra nesta categoria é o pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*).

Espécies Autógamas

Espécies florestais autógamas são raras. Dentre essas, a mais conhecida é a *Leucaena leucocephala*, com apenas 2% de fecundação cruzada. Esta peculiar característica tem denotado à espécie uma variabilidade genética muito restrita (Hughes, 1989), fato que acarreta grandes implicações nas estratégias de melhoramento e de utilização dos recursos genéticos para o estabelecimento de plantios. Neste caso, as estratégias deverão diferir consideravelmente daquelas estudadas e utilizadas para a maioria das espécies florestais, que são predominantemente alógamas.

MELHORAMENTO GENÉTICO DE ESPÉCIES NATIVAS

Este tópico aborda sucintamente o melhoramento de espécies nativas que apresentam, sobretudo, uma importância ecológica muito grande para os ecossistemas de que participam e, muitas vezes, não se adequam a plantios puros, como aqueles realizados com as espécies descritas no item Melhoramento de Essências Florestais no Brasil e seus possíveis objetivos. Muitas vezes a conservação genética destas espécies demanda maior interesse do que o próprio melhoramento genético.

Os aspectos conceituais e práticos do melhoramento genético dessas espécies nativas são bastante complexos. Especial ênfase deve ser dada à biologia reprodutiva e aos métodos de propagação dessas espécies, as quais, via de regra, apresentam complexos sistemas reprodutivos e problemas na produção de sementes, fatos que dificultam a implantação de programas de melhoramento e de conservação genética. Ressalta-se também a importância do conhecimento da estrutura genética, do tamanho efetivo populacional e da variação genética entre e dentro das populações para um programa de domesticação de espécies florestais (Kanashiro, 1992).

A estrutura populacional das espécies, que decorre de suas estruturas genética e demográfica e, portanto, depende de vários mecanismos evolutivos e ecológicos, precisa ser bem entendida para que se possam delinear estratégias eficientes de coleta e de utilização dos recursos genéticos das espécies nativas. O tamanho efetivo populacional é dependente do sistema de cruzamento, do padrão de dispersão de indivíduos nas populações e do fluxo gênico, via pólen e sementes, e está ligado à subdivisão e estruturação de populações. Este parâmetro é, então, fundamental, sobretudo para a adequada coleta de germoplasmas das espécies nativas, com vistas à instalação dos testes genéticos com fins de melhoramento.

Os estudos da variação genética entre e dentro das populações são fundamentais para o conhecimento da estrutura das populações (Kageyama, 1990), e podem ser realizados eficientemente através do uso de testes de procedências e progênies ou através de marcadores genéticos enzimáticos ou moleculares. Entretanto, com este objetivo, os testes de procedências e progênies só podem ser realizados eficientemente quando se tem conhecimento suficiente sobre a silvicultura das espécies e quando realizadas em condições similares àquelas em que as espécies se encontram em condições naturais. Os parâmetros coeficientes de variação genética entre progênies e dentro de progênies, obtidos a partir destes testes, permitem avaliar a variabilidade genética e inferir sobre o sistema de cruzamento das

espécies, sendo muito utilizados para estudos genéticos iniciais com espécies nativas (Kageyama, 1990).

Quanto ao melhoramento genético, em poucas espécies os trabalhos ultrapassaram a fase preliminar de avaliação de populações e progênies (Kanashiro, 1992), podendo-se destacar o pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*), a bracatinga (*Mimosa scabrella*), a castanha-do-pará (*Bertholletia excelsa*), o palmiteiro (*Euterpe edulis*), e o morototó (*Didymopanax morototoni*). Detalhes da área de ocorrência, biologia e silvicultura destas espécies podem ser encontrados em Carvalho (1994).

Pinheiro-do-paraná

Esta espécie produz madeira de alta qualidade, sobretudo para fabricação de móveis, e tem sido explorada comercialmente por algumas empresas do sul do Brasil, principalmente em sistema agroflorestal.

Os trabalhos de genética e melhoramento desta espécie vêm sendo realizados com ênfase para o estudo da variabilidade genética e da quantificação do tamanho efetivo das populações, com vistas principalmente à conservação genética (Kageyama e Jacob, 1980; Higa et al., 1992).

Bracatinga

A madeira desta espécie tem diversas utilidades, principalmente como lenha, devido ao seu alto poder calorífico. É muito cultivada na região sul do Estado do Paraná, em sistema agroflorestal. Foi também introduzida com sucesso na América Central, na África e no México.

Os trabalhos de genética e melhoramento da espécie têm sido desenvolvidos objetivando estudar a variação genética e os métodos de seleção, visando à produção de sementes melhoradas (Fonseca, 1982; Sturion et al., 1994).

Palmiteiro

O palmiteiro é uma espécie de grande importância econômica (através da produção de palmito) e ecológica nos ecossistemas em que se desenvolve, sendo o manejo em regime de rendimento sustentado uma alternativa viável para a sua utilização.

Em face desta característica da espécie, o enriquecimento das

florestas a partir de sementes melhoradas e os estudos de genética das populações locais são fundamentais para a concretização da conservação e do manejo de seus recursos genéticos. Os trabalhos na área de melhoramento do palmitero têm sido realizados com esses objetivos (Bovi, 1987; Nodari et al., 1987 e 1993).

Castanheira

A castanheira é uma das espécies amazônicas de que se dispõe de conhecimentos técnicos relativos ao seu cultivo. Além da produção de frutos (castanha-do-pará), apresenta excelentes qualidades madeiras.

Os trabalhos de genética e melhoramento da espécie têm se concentrado no estudo do sistema de cruzamento e variação dentro de populações (O'Malley et al., 1988) e na realização de testes de procedências (Kanashiro, 1992).

Morototó

O morototó é uma das espécies amazônicas de crescimento mais rápido. Plantações comerciais da espécie vêm sendo estabelecidas no norte do País, por uma indústria de fósforos, visando à fabricação de palitos.

As ações em genética e melhoramento do morototó contam com ensaios de procedências e de progênies, visando gerar informações sobre estrutura genética e produção de sementes melhoradas (Kanashiro e Yared, 1991; Kanashiro, 1992).

Outra linha de pesquisa de melhoramento genético de espécies nativas refere-se à geração de material melhorado, visando ao plantio de florestas mistas (constituídas por várias espécies simultaneamente), com vistas à conservação genética e ambiental. Neste caso, pretende-se que as florestas implantadas representem a variabilidade genética original das florestas nativas (Kageyama et al., 1993).

Neste contexto, entende-se que as espécies pioneiras, que são efêmeras na floresta e dão condições para as não-pioneiras se desenvolverem, são passíveis de melhoramento para as suas funções de rápido estabelecimento em áreas degradadas e sombreamento efetivo das não-pioneiras. Entretanto, as espécies não-pioneiras, que são definitivas na mata, precisam ter as suas populações bem representadas nas florestas de proteção e, portanto, não devem ser melhoradas (Borges et al., 1993).

Programas com esses objetivos muitas vezes exigem a

instalação de testes de progênies com espécies consorciadas (pioneiras e climáticas), visando simular um ambiente similar às condições naturais dessas espécies (Kageyama et al., 1993).

BIOTECNOLOGIA APLICADA AO MELHORAMENTO FLORESTAL

As principais áreas da Biotecnologia que podem causar impacto ao melhoramento florestal são: (Burdon, 1992b): *i*) o uso de marcadores genéticos de caracteres quantitativos no processo de seleção, o qual requer o mapeamento genômico; *ii*) a aplicação da técnica *DNA fingerprinting* na elucidação do controle genético de caracteres e para a identificação de germoplasma; *iii*) a técnica de transformação gênica (engenharia genética) para introdução de novos genes em espécies florestais (por exemplo, genes para baixo teor de lignina e resistência à patógenos), que requer desenvolvimentos em sistemas de cultura *in vitro* e biologia molecular; e *iv*) a regulação artificial do florescimento, visando à redução do ciclo reprodutivo (que já é utilizado operacionalmente em *Eucalyptus*, conforme Assis, 1996).

Os marcadores genéticos da classe das isoenzimas têm sido utilizados no estudo da estrutura genética de populações naturais e também no contexto da biodiversidade, com vistas à avaliação e conservação de recursos genéticos (Kanowski, 1993). Os marcadores genéticos moleculares têm sido recentemente utilizados no melhoramento genético florestal, com os seguintes objetivos (Ferreira e Grattapaglia, 1996): identificação e diferenciação de clones, construção de mapas genéticos, mapeamento de locos controladores de características quantitativas (QTL) e seleção auxiliada por marcadores.

Os mapas genéticos de marcadores moleculares podem possibilitar o estudo da arquitetura de características quantitativas, ou seja, a identificação, o mapeamento e a medição do efeito dos principais fatores genéticos envolvidos no controle destas características, bem como potencialmente manipular estes fatores individualmente nos procedimentos de seleção e recombinação (Ferreira e Grattapaglia, 1996). O mapeamento de várias espécies florestais tem sido realizado como ocorreu com as espécies do gênero *Eucalyptus* (Grattapaglia e Sederoff, 1994).

Com o recente advento da técnica RAPD (*Random Amplification of Polymorphic DNA*), o uso de marcadores

moleculares em ligação cromossômica com genes de significativos efeitos tem, recentemente, recebido atenção como uma forma de se fazer a seleção indireta para caracteres quantitativos. Marcadores moleculares de caracteres quantitativos apresentam herdabilidade próxima de 1 e, portanto, tendem a conduzir a altas respostas correlacionadas nos caracteres de interesse, desde que a repetibilidade da informação de ligação entre marcador e QTL seja alta. Assim, a predição de valores genéticos poderá ser realizada, empregando-se simultaneamente dados fenotípicos e moleculares através de índices (Lande e Thompson, 1990). No melhoramento florestal, a principal perspectiva de aplicação da seleção auxiliada por marcadores refere-se à seleção precoce.

Para a determinação de ligação genética entre marcadores QTLs, é necessário o desequilíbrio de ligação entre os alelos no loco marcador de alelos do QTL. No entanto, este desequilíbrio não pode ser assegurado em programas de seleção recorrente em espécies alógamas. Com base nesta limitação, tem sido sugerida a construção de mapas de ligação para cada indivíduo de um grupo-élite de uma população de melhoramento, o qual conteria cerca de 30 indivíduos. Assim, o mapeamento de QTLs em cada indivíduo seria feito ao se avaliarem os testes de progênies utilizados no melhoramento florestal (Grattapaglia et al., 1995).

Empregando-se famílias de meios-irmãos, cruzamentos interespecíficos e repetições clonais, tem-se conseguido, em *Eucalyptus*, resultados práticos relevantes quanto ao uso de marcadores genéticos, como explicação de 76% da variabilidade na capacidade de micropropagação *in vitro* e identificação de QTLs controlando os caracteres crescimento volumétrico e densidade da madeira (Grattapaglia et al., 1995; Ferreira e Grattapaglia, 1996).

Dentre os vários requisitos para a plena utilização comercial destas biotecnologias, Burdon (1992b) ressalta que a alocação de recursos não deve comprometer a infra-estrutura do melhoramento clássico, fator que pode ser complicador em países tropicais, em que as circunstâncias econômicas não são muito favoráveis.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allaire, F.R. 1980. Mate selection by selection index theory. *Theor. and App. Genet.*, 57:267-72.
- Araújo, A.J. de. 1980. Early results of provenance studies of loblolly and slash pines in Brazil. East Lansing: Michigan State University. 115p. Tese (D.S.)
- Assis, T.F. 1996. Melhoramento genético do eucalipto. *Informe Agropecuário*, 189:32-51.

- Baker, L.H., Curnow, R.N. 1969. Choice of population size and use of variation between replicate populations in plant breeding selection programs. *Crop Sci.*, 9:555-560.
- Barnes, R.D. 1986. Multiple population tree breeding in Zimbabwe. In: IUFRO Conference on Breeding Theory, Progeny Tests and Seed Orchards. *Proceeding... Williamsburg*. p.285-297.
- Barnes, R.D., Burley, J., Gibson, G.L., Leon, J.P.G. 1984. Genotype - environment interactions in tropical pines and their effects on the structure of breeding populations. *Silvae Genetica*, 33:186-198.
- Barnes, R.D.; Mullin, L.J. 1989. The multiple population breeding strategy in Zimbabwe: five year results. In: IUFRO Conference on Breeding Tropical Trees: Population Structure and Genetic Improvement Strategies in Clonal and Seedling Forestry. Pattaya, p.148-158.
- Barnes, R.D., Simons, A.J.; MacQueen, D.J. 1992. Domestication of hardwood tree species for non-industrial use. In: Lambeth, C., Dvorak, W. Breeding Tropical Trees. IUFRO CONFERENCE, Cali. *Proceedings*, p.372-384.
- Barnes, R.D., White, T., Nyoka, B.I., John, S., Pswarayi, I.Z. 1995. The composite breeding seedling orchard. In: IUFRO Conference on Eucalypt Plantations. Hobart. p.285-288.
- Boock, M.V., Gonçalves, P.S., Bortoletto, N.; Martins, A.L.M. 1995. Herdabilidade, variabilidade genética e ganhos genéticos para produção e caracteres morfológicos em progênies jovens de seringueira. *Pesq. Agrop. Bras.*, 30(5):673-681.
- Borges, A.S., Kageyama, P.Y., Antikeira, L.R. 1993. Melhoramento genético de espécies pioneiras nativas. In: Sociedade Brasileira de Silvicultura. 7º Congresso Florestal Brasileiro. Curitiba, 1993. *Anal....* v.2, p.763.
- Bouvet, J.M., Couteau, N., Vigneron, P. 1992. Premiers elements de l'analyse des plans factoriels du schema de selection recurrente reciproque de L'Eucalyptus au longo. In: IUFRO Conference: "Production de varietes genetiement ameliores d'especes forestieres a croissance rapide". Bordeaux, 1:317-326.
- Bovi, M.L.A., Junior, G.G., Saes, L.A. 1987. Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agrônômico de Campinas. In: CNPF/EMBRAPA (ed.). *Palmito: 1º Encontro Nacional de Pesquisadores*, Curitiba. p.1-44.
- Brewbaker, J.L. 1987. *Leucaena*: a multipurpose tree genus for tropical agroforestry. In: Stepler, H.A. and Nair, P.K. (eds.). *Agroforestry: a decade of development*. Nairobi: ICRAF. p.289-323.
- Brewbaker, J.L. 1990. Genetic improvement of multipurpose trees for agroforestry systems. In: 19th WORLD FORESTRY CONGRESS, v.B. *Proceedings...* Montreal, 1990. Vienna, Áustria; IUFRO, p.304-315.
- Bridgwater, F.E. 1992. Mating designs. In: (Fins, L.; Friedman, S.T.; Brotschol, J.V. (eds.). *Handbook of Quantitative Forest Genetics*. Kluwer Academic Pub, Boston. p.69-95.
- Brune, A. 1983. Methods of establishing genetic base populations for selection-designs for long-term, ex-situ maintenance of Eucalyptus gene pools and breeding populations. *Silvicultura*, 31:527-528.
- Brune, A., Zobel, B. 1981. Genetic base populations, gene pools and breeding populations in Eucalyptus in Brazil. *Silvae Genetica*, 30:146-149.
- Bueno Filho, J.S.S. 1992. Seleção combinada versus seleção seqüencial no melhoramento de populações florestais. Piracicaba: ESALQ. 96p. (Tese M.S.).
- Burdon, R.D. 1992. Strategies for exploitation of base populations. In: IUFRO Conference on Eucalyptus Plantations. Hobart. p.146-151.
- Burdon, R.D. 1992a. Testing and selection: strategies and tactics for the future. In: IUFRO Conference on Breeding Tropical Trees. Cali. p.249-260.

- Burdon, R.D. 1992b. Tree breeding and the new biotechnology – in damaging conflict or constructive synergism? In: Lambeth, C., Dvorak, W. *Breeding Tropical Trees. IUFRO CONFERENCE, 1992b. Cali. Proceedings...* p.1-7.
- Burdon, R.D., Namkoong, G. 1983. Multiple population and sibilines. *Silvae Genetica*, 32:221-222.
- Burdon, R.D.; Shelbourne, C.J.A. 1971. Breeding, populations for recurrent selection: conflicts and possible solutions. *New Zealand Journal of Forest Science*, 1:174-193.
- Burdon, R.D., Shelbourne, C.J.A., Wilcox, M.D. 1977. Advanced selection strategies. In: *Third World Conference on Forest Tree Breeding*. Canberra. p.1133-1147.
- Burdon, R.D., Van Buijtenen, J.P. 1990. Expected efficiencies of mating designs for reselection of parents. *Canadian Journal of Forestry Research*, 20: 1664-1671.
- Cardoso, M. Gonçalves, P.S., Campana, M., Lavorenti, C. 1991. Desempenho de novos clones de seringueira da série IAC. I. Primeira seleção para a região do planalto do Estado de São Paulo. *Pesq. Agrop. Bras.*, 26:671-680.
- Carson, M.J., Vincent, J.G., Firih, A. 1992. Control-pollinated and meadow seed orchards of radiata pine. In: IUFRO Conference: "Production de varietes genetiquement ameliorées d'espèces forestières a croissance rapide". Bordeaux, 2:13-20.
- Carvalho, P.E.R. 1994. *Espécies florestais brasileiras: recomendações, potencialidades e uso da madeira*. Colombo: EMBRAPA/CNPQ; Brasília: EMBRAPA-SPI. 640p.
- Comstock, R.E., Robinson, H.F., Harvey, P.H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41:360-67.
- Corrêa, G. 1995. *Controle genético do enraizamento de estacas em erva-mate*. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 54p. (Tese M.S.).
- Cotterill, P.P. 1984. A plan for breeding radiata pine. *Silvae Genetica*, 33(2-3):84-90.
- Cotterill, P.P. 1986. Genetic gains expected from alternative breeding strategies including simple low cost options. *Silvae Genetica*, 35:212-223.
- Cotterill, P.P. 1989. The nucleus-breeding system. In: *Twentieth Southern Forest Tree Improvement Conference*. Charleston. p.26-30.
- Cotterill, P.P., Dean, C.A. 1990. *Successful tree breeding with index selection*. CSIRO, Melbourne. 80p.
- Cotterill, P.P., Dean, C.A., Cameron, J., Brindbergs, M. 1989. Nucleus breeding: A new strategy for rapid improvement under clonal forestry. 1989. In: *IUFRO MEETING ON BREEDING TROPICAL TREES*, Pattaya, Thailand. *Proceedings...*, p.1-15.
- Cotterill, P.P., Jackson, N. 1989. Gains expected from clonal orchards under alternative breeding strategies. *Forest Science*, 35:183-196.
- Cruz, C.D.; Regazzi, A.J. 1994. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa: UFV, Imprensa Universitária. 390p.
- Dannel, O. 1995. Advanced models of predicting selection gain. In: *World Forest Congress*. Tampere, Finland. p.152.
- Dannel, O. 1991. Possible gains in initial stages of a national tree breeding programme using different techniques. *Forest Tree Improvement*, 23:11-30.
- Dannel, O., Ericson, T., Rosvall, O. 1993. Currently suggested plans for long-term breeding of lodgepole pine and other conifers in Sweden. In: *IUFRO Meeting: "Pinus contorta - from untamed forest to domesticated crop"*(Lindgren, D. ed.). *Swedish of Agricultural Sciences*. p.271-278.

- Davide, A.C. 1992. Avaliação da adaptabilidade e da estabilidade fenotípica de progênies de *E. pellita* F. Muell, UFPR. 114p. (Tese D.S.).
- Dieters, M.J., Nikles, D.G., Toon, P.G., Pomroy, P. 1995. Hgldrid superiority in forest trees - concepts and application. In: IUFRO Conference on Eucalypt Plantations. Hobart. p.152-155.
- Eldridge, R. Genetic improvement of Eucalyptus. *Silvae Genetica*, Frankfurt, 27(5):173-216, 1978.
- Eldridge, K.G., Davidson, J., Harwood, C., Van Wyk, G. 1993. *Eucalypt Domestication and Breeding*. Oxford University Press. 288p.
- Ferreira, M. 1983. Melhoramento florestal e silvicultura intensiva com eucalipto. *Silvicultura*, 31:5-11.
- Ferreira, M. 1992. Melhoramento e a silvicultura intensiva clonal. IPEF, 45:22-30.
- Ferreira, M., Araújo, A.J. 1981. Procedimentos e recomendações para testes de procedência. EMBRAPA/URPFCS. (Documentos n.6). 28p.
- Ferreira, M.E.; Grattapaglia, D. 1996. Introdução ao uso de marcadores RAPD e RFLP em análise genética. Brasília-DF: EMBRAPA-CENARGEN. 220p.
- Fier, I.S.N., Kikuti, P. 1993. Perspectivas para a utilização de espécies de *Pinus* spp. Do México e América Central na região de Telémaco Borba-PR. In: SBS (ed.) 7º Congresso Florestal Brasileiro. Curitiba, Anals... 1:139-143.
- Fonseca, S.M. 1982. Variações fenotípicas e genéticas em bracinga *Mimosa scabrella* Benth. Piracicaba: ESALQ. 86p. (Tese M.S.).
- Franklin, E.C. 1986. Estimation of genetic parameters through four generations of selection in *Eucalyptus grandis*. In: IUFRO Conference on breeding theory, progeny testing and seed orchards. Williamsburg. p.200-209.
- Freitas, M. A participação da produção florestal na economia brasileira. In: The Challenge of Neotropical Forests, Curitiba, 1991. Anals... p.322-329.
- Gonçalves, P. de S. Otolani, A.A. Cardoso, M. 1995. Melhoramento genético da seringueira (*Hevea* spp.) - Uma revisão. Campinas: Instituto Agrônômico, (Documento IAC n.54).
- Grattapaglia, D., Sederoff, R.R. 1994. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla* using a pseudo-testcross mapping strategy and RAPD markers. *Genetics*, 137:1121-1137.
- Grattapaglia, D., Bertolucci, F.L.G., Sederoff, R.R. 1995. Genetic mapping of quantitative trait loci controlling vegetative propagation in *E. grandis* and *E. urophylla* using a pseudo-testcross mapping strategy and RAPD markers. *Theor. and App. Genet.*, 90:933-947.
- Henderson, C.R. 1977. Prediction of future records. In: Pollack, E.; Kempthorne, O.; Bailey, I. (eds.). *Proceedings International Conference on Quantitative Genetics*. Ames: IOWA, IOWA STATE UNIVERSITY PRESS, p.615-638.
- Higa, A.R., Resende, M.D.V. de. 1992. Breeding *Acacia mearnsii* De Wild in southern Brazil. In: ACIAR WORKSHOP "Australian Tree Species Research in China". Zhangzhou. p.158-160.
- Higa, A.R., Resende, M.D.V. de. 1993. Melhoramento genético de *Eucalyptus* spp. na EMBRAPA. In: 7º Congresso Florestal Brasileiro, Curitiba. p.727.
- Higa, A. R., Resende, M.D.V. de, Carvalho, P.E.R. 1992. Pomar de sementes por mudas: um método para conservação genética "ex-situ" de *Araucaria angustifolia* (Bert) O. Ktze. In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSÊNCIAS NATIVAS, 2. 1992. São Paulo. Anals... São Paulo. Instituto Florestal, 4:1217-1224.
- Higa, A.R., Resende, M.D.V. de, Souza, S.M. 1991. Programas de melhoramento genético de *Eucalyptus* no Brasil. In: THE CHALLENGE OF NEOTROPICAL FORESTS., Curitiba. Anals... Curitiba. p.86-100.
- Hodge, G., White, T.L. 1993. Advanced generation wind - pollinated seed orchard

- design. *New Forest* 7:213-236.
- Huadong, R., Chuanbi, G., Fangji, Z., Jiyuan, L., Shijun, L., Yulin, F. 1992. Screening of black wattle families from open-pollinated progenies in native stands. In: **ACIAR WORKSHOP - Australian Tree Species Research in China**. Zhangzhou. p.161-164.
- Huber, D.A., White, T.L., Hodge, G.R. 1992. The efficiency of half-sib, half diallel and circular mating designs in the estimation of genetic parameters in forestry: a simulation. *Forest Science*, 38(4):757-776.
- Hughes, C.E. 1989. New opportunities in *Leucaena* genetic improvement. In: Gibson, G.L., Griffin, A.R., Matheson, A.C. (eds.). **Breeding Tropical Trees: Population structure and genetic improvement strategies in clonal and seedling forestry**. p.218-226.
- Hutton, E.M. 1983. Selection and breeding of *Leucaena* for very acid soils. In: **LEUCAENA RESEARCH IN THE ASIA-PACIFIC REGION, 1983, OTTAWA. Proceedings...** OTTAWA: IDRC. p.23-26.
- Jackson, N., Turner, H.N. 1972. Optimal structure for a co-operative nucleus breeding system. *Proceedings of the Australian Society for Animal Production*, 9:55-64.
- James, J.W. 1978. Effective population size in open nucleus breeding schemes. *Acta of Agriculture Scandinavica*, 28:387-392.
- James, J.W. 1977. Open nucleus breeding system. *Animal Production*, 24:287-305.
- James, J.W. 1989. Design of animal breeding programs. In: Hill, W.G., Mackay, T. (eds.). **Evolution and Animal Breeding**. Edinburgh. U.K.: CAB International. p.189-194.
- Kageyama, P.Y. 1979. Metodologia para seleção e avaliação de árvores superiores de *Pinus taeda*. *Circular Técnica, IPEF*, (55):1-25.
- Kageyama, P.Y. 1980. Melhoramento genético de pinheiros tropicais no Brasil. *Circular Técnica, IPEF*, 111:1-17.
- Kageyama, P.Y. 1990. Genetic structure of tropical tree species of Brazil. In: Bawa, K.S., Hadley, M. (eds.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris: Unesco.
- Kageyama, P.Y.; DIAS, I.S. 1985. Aplicación de conceptos genéticos a espécies florestais nativas en Brasil. *Información sobre Recursos Genéticos Forestales*, 13:2-10.
- Kageyama, P.Y., Jacob, W.S. 1980. Variação genética entre e dentro de populações de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. In: **IUFRO Meeting on Forest Problems of the Genus Araucária**, 1. Curitiba: FUFEP. p.83-86.
- Kageyama, P.Y., Vencovsky, R. 1983. Variação genética em progênies de uma população de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. *IPEF*, 24:9-26.
- Kageyama, P.Y., Sakavicius, A., Geres, W.L.A., Antiqueira, L.R., Kano, N.K., Dias, J.H.P. 1993. Teste de progênie combinado de espécies pioneiras e climácias. In: SBS (ed.). **7º Congresso Florestal Brasileiro, Curitiba**, 2:473-475.
- Kanashiro, M. 1992. Genética e melhoramento de essências florestais nativas: aspectos conceituais e práticos. In: **Congresso Nacional sobre Essências Nativas**, 2. São Paulo. *Anais...* 4:1168-1178.
- Kanashiro, M., Yared, J.A.G. 1991. **Experiências com plantios florestais na Bacia Amazônica**. In: **Simpósio Internacional "O desafio das florestas neotropicais"**. *Anais...* Curitiba. 117-137p.
- Kang, H. 1979. Designing a tree breeding system. In: **Proc. Seventeenth Meeting Canadian Tree Improvement Association**. p.51-66.
- Kang, H., Nienstaedt, H. 1987. Managing long-term tree breeding stock. *Silvae Genetica*, 36:30-39.
- Kanowski, P.J. 1993. Forest genetics and tree breeding. *Plant Breeding Abstracts*,

- King, J.N., Johnson, G.R. 1993. Monte Carlo simulation models of breeding population advancement. *Silvae Genetica*, 42(2-3):68-78.
- Lande, R., Thompson, R. 1990. Efficiency of marker-assisted selection in the improvements of quantitative traits. *Genetics*, 124:743-56.
- Loo-Dinks, J. 1992. Field test design. In: Fins, L., Friedmann, S.T., Brotschol, J.V. (eds.) *Handbook of quantitative forest genetics*. Kluwer Academic. p.96-139.
- Lowe, W.J., Van Buijtenen, J.P. 1986. The development of a sublining system in an operational tree improvement program. In: *IUFRO Conference on breeding theory, progeny testing and seed orchards*. Williamsburg. p.98-106.
- Madalena, F.E., Hill, W.G. 1972. Population structure in artificial selection programmes: simulations studies. *Genetical Research*, 20:75-99.
- Madalena, F.E., Robertson, W.G. 1975. Population structure in artificial selection: studies with *Drosophila melanogaster*. *Genetical Research*, 24:113-126.
- Mahalovich, M.F., Bridgwater, F.E. 1989. Modeling elite populations and positive assortative mating in recurrent selection programs for general combining ability. In: *Twentieth Southern Forest Tree Improvement Conference*. Charleston. p.43-49.
- Mc Keand, S., Beineke, F. 1980. Sublining for half-sib breeding populations of forest trees. *Silvae Genetica*, 29:14-17.
- Mc Keand, S., Bridgwater, F.E. 1992. Third-generation breeding strategy for the North-Carolina State University - Industry Cooperative Tree Improvement Program. In: *IUFRO Conference on Breeding Tropical Trees*. Cali. p.234-240.
- Mori, E.S., Kageyama, P.Y., Ferreira, M. 1988. Variação genética e interação progênes x locais em *Eucalyptus uruophylla*. *IPEF*, 39:53-63.
- Mori, E.S., Lello, L.R.B., Kageyama, P.Y. 1986. Efeitos da interação genótipo x ambiente em progênes de *Eucalyptus saligna* Smith. *IPEF*, 33:11-25.
- Namkoong, G. 1984. A control concept of gene conservation. *Silvae Genetica*, 33:160-163.
- Namkoong, G. 1976. A multiple index selection strategy. *Silvae Genetica*, 25:199-201.
- Namkoong, G., Barnes, R.D., Burley, J. 1980. A physiology of breeding strategy for tropical forest trees. *Tropical Forestry Paper n. 16*. Commonwealth Forestry Institute, Oxford.
- Namkoong, G., Kang, H.C., Brovard, J.S. 1989. *Tree breeding: principles and strategies*. New York: Springer Verlag. 175p.
- Namkoong, G., Roberds, J.H. 1974. Choosing mating designs to efficiently estimate genetic variance components for trees. *Silvae Genetica*, 23:43-53.
- Namkoong, G., Snyder, E.B., Stonecypher, R.W. 1966. Heritability and gain concepts for evaluating breeding systems such as seedlings orchards. *Silvae Genetica*, 15(3):76-84.
- Nodari, R.O., Reis, A., Guerra, M.P., Reis, M.S. 1987. Teste de procedência e progênie de palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.). In: *CNPFF/EMBRAPA. Palmito: 1º Encontro Nacional de Pesquisadores*. Curitiba. p.183-188.
- Nodari, R.O., Reis, M.S., Fantini, A.C., Reis, A., Guerra, M.P., Mantovani, A., Dias, M.P. 1993. Teste de procedência e progênie de *Euterpe edulis*. In: *SBS. (ed.) 7º Congresso Florestal Brasileiro*. Curitiba, 2:470-472.
- O'Malley, D.M., Buckley, D.P., Prance, G.T., Bawa, K.S. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb.; Bonpl: Lecythidaceae). 2. Mating system. *Theor. Appl. Genet.*, 76:929-932.
- Paiva, J.R. de, Kalil Filho, A.N. 1985. Melhoramento genético da seringueira. *Informe Agropecuário*, 11:52-57.

- Paiva, J.R. de, Gonçalves, P.S. 1989. Eficiência do programa de melhoramento da seringueira no Centro Nacional de Pesquisa de Seringueira e Dendê – nove anos de experiências. *Boletim de Pesquisa, Manaus*, (2):1-41.
- Paiva, J.R. de, Kageyama, P.Y., Vencovsky, R. 1993. Outcrossing rates and inbreeding coefficients in rubber trees (*Hevea brasiliensis* Wild. Ex. Adr. De Juss Muller. Arg.). *Revista Brasileira de Genética*, 16(4):1003-1011.
- Pereira, J.P. 1992. Seringueira: Formação de mudas, manejo e perspectivas no noroeste do Paraná. IAPAR, Londrina-PR. Circular Técnica, n.70. 60p.
- Pereira, M.B., Vencovsky, R. 1988. Limites da seleção recorrente. I. Fatores que afetam o acréscimo das frequências alélicas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 23:769-780.
- Pires, I.E. 1984. Variabilidade genética em progênies de uma população de algaroba – *Prosopis juliflora* (SW) DC. da região de Soledade – Paraíba. Piracicaba: ESALQ/USP. (Tese M.S.).
- Pires, I.E. 1988. Genetic improvement of *P. juliflora* at the Brazilian Northeast. In: International Conference on *Prosopis* (2.: 1986: Recife). The current state of knowledge on *Prosopis juliflora*. Rome: FAO. p.451-455.
- Pires, I.E., Souza, S.M., Drumond, M.A., Silva, H.D., Lima, P.C.F., Ribaski, J. 1983. Teste de procedências de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. Na região do nordeste semi-árido brasileiro. *Silvicultura*, São Paulo, 31(8):493-497.
- Pires, I.E., Kageyama, P.Y. 1985. Caracterização da base genética de uma população de algaroba – *Prosopis juliflora* (SW) DC. Existente na região de Soledade – PB. *IPEF*, 30:29-36.
- Pires, I.E., Andrade, G. de C., Araújo, M. de S. 1988. Genetic variation for growth characteristics in *P. juliflora* progenies. In: International Conference on *Prosopis* (2.: 1986: Recife). The current state of knowledge on *Prosopis juliflora*. Rome: FAO. p.251-257.
- Ponzoni, R.W. 1979. Objectives and selection criteria for Australian Merino sheep. *Proceedings of the Australian Association of Animal Breeding and Genetics*, 1:320-336.
- Ramalho, M.A.P., Santos, J.B., Zimmermann, M.J.O. 1993. *Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro*. Goiânia: Editora da UFG. 271p.
- Rawlings, J.O. 1970. Present status of research on long and short-term recurrent selection in finite populations-choice of populations size. In: *Papers presented at 2nd Meeting of Working Group on Quantitative Genetics*, New Orleans: USDA-SFES p.1-15.
- Resende, M.D.V. de. 1991. Correções nas expressões do progresso genético com seleção em função da amostragem finita dentro de famílias e populações e implicações no melhoramento florestal. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 22/23:61-77.
- Resende, M.D.V. de. 1994. Correlação intraclasse entre valores genéticos e implicações na comparação de métodos de seleção. *Floresta*, 24(1/2):37-48.
- Resende, M.D.V. de. 1995. Delineamento de experimentos de seleção para a maximização da acurácia seletiva e do progresso genético. *Revista Árvore*, 19:479-500.
- Resende, M.D.V. de. 1996. Genética quantitativa aplicada ao melhoramento florestal. In: Congresso Paranaense de Genética, 3. *Resumo dos Simpósios*. p.1.
- Resende, M.D.V. de. 1997a. Melhoramento genético de essências florestais. In: *Simpósio sobre Atualização em Genética e Melhoramento de Plantas*. Anais... Lavras: Universidade Federal de Lavras.
- Resende, M.D.V. de. 1997b. Avanços da genética biométrica florestal. In: Bandel, G.,

- Vello, N.A., Miranda Filho, J.B. (eds.) Encontro sobre temas de genética e melhoramento: genética biométrica vegetal. Piracicaba, 14:20-46.
- Resende, M.D.V. de, Araújo, A.J. de. 1993. Modelo genético-estatístico para estimação de componentes de variação genética e parâmetros genéticos em testes de progênies em indivíduos repetidos clonalmente. *Floresta*, 23:35-46.
- Resende, M.D.V. de, Araújo, A.J., Sampaio, P.T.B., Wiecheteck, M.S.S. 1995a. Acurácia seletiva, intervalos de confiança e variâncias de ganhos genéticos associados a 22 métodos de seleção em *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. *Floresta*, 25:3-16.
- Resende, M.D.V. de, Bertolucci, F.L.G. 1995. Maximization of genetic gain with restriction on effective population size and inbreeding in *Eucalyptus grandis*. In: IUFRO CONFERENCE "Eucalypt Plantations: Improving Fibre Yield and Quality". Hobart-Austrália. p.167-170.
- Resende, M.D.V. de, Higa, A.R. 1990. Estratégias de melhoramento para *Eucalyptus* visando à seleção de híbridos. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 21:49-60.
- Resende, M.D.V. de, Higa, A.R. 1991. Aplicación de técnicas de análisis multivariado en el estudio de la divergencia genética entre procedencias de *Eucalyptus viminalis*. In: JORNADAS SOBRE EUCALIPTOS DE ALTA PRODUCTIVIDAD. Buenos Aires, Actas, 1:139-154.
- Resende, M.D.V. de, Higa, A.R. 1994a. Estimação de valores genéticos no melhoramento de *Eucalyptus*: seleção em um caráter com base em informações do indivíduo e seus parentes. *Boletim de Pesquisa Florestal*, Colombo, (28/29):11-36.
- Resende, M.D.V. de, Higa, A.R. 1994b. Maximização da eficiência da seleção em testes de progênies de *Eucalyptus* através da utilização de todos os efeitos do modelo matemático. *Boletim de Pesquisa Florestal*, Colombo, (28/29):37-55.
- Resende, M.D.V. de, Higa, A.R., Oliveira, J.G., Campos, W.O. 1992. Environmental stratification for breeding *Eucalyptus* spp. based on genotype x environment interactions and measurements of site dissimilarities. In: IUFRO Conference "Production de varietes genetiquement amelioreses d'especies forestieres a croissance rapide". Bordeaux, 1:293-299.
- Resende, M.D.V., Higa, A.R., Auer, C.G., Heller, J.B. 1993a. Análise binomial da resistência genética à gomose em acácia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild). *Revista Brasileira de Genética*, 16(3):369.
- Resende, M.D.V., Higa, A.R., Heller, J.B. 1993b. Análise quantitativa da resistência genética ao serrador (*Oncideres impluviata*) em acácia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild). *Revista Brasileira de Genética*, 16(3):369.
- Resende, M.D.V. de, Higa, A.R., Lavoranti, O.J. 1993c. Predição de valores genéticos no melhoramento de *Eucalyptus* - Melhor Predição Linear. In: 7º CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, Curitiba-Paraná. p.144-147.
- Resende, M.D.V. de, Higa, A.R., Lavoranti, O. 1994b. Regressão geno-fenotípica multivariada e maximização do progresso genético em programas de melhoramento de *Eucalyptus*. *Boletim de Pesquisa Florestal*, (28/29):57-71.
- Resende, M.D.V. de, Medrado, M.J.S. 1994. Aspectos metodológicos no melhoramento genético de *Leucaena leucocephala*, uma espécie florestal autógama. In: Congresso Brasileiro sobre Sistemas Agroflorestais 1. 1994. Porto Velho. Anals. Colombo: EMBRAPA-CNPQ, 2:233-248.
- Resende, M.D.V. de, Moraes, M.L.T., Paiva, J.R. 1996. Comparação de métodos de avaliação genética e seleção no melhoramento da seringueira [*Hevea brasiliensis* (Wild)]. *Floresta*. (no prelo)
- Resende, M.D.V. de, Oliveira, E.B., Higa, A.R. 1990. Utilização de índices de

- seleção no melhoramento de *Eucalyptus*. Boletim de Pesquisa Florestal, Colombo, 21:1-13.
- Resende, M.D.V. de, Oliveira, .E.B. de, Melinski, L.C., Goulart, F.S., Oaida, G.R. 1994a. SELEGEN - Seleção Genética Computadorizada - Manual do Usuário. EMBRAPA/CNPFFlorestas, Curitiba, Paraná. 31p.
- Resende, M.D.V., Prates, D.F., Jesus, A., Yamada, C.K. 1996a. Melhor predição linear não viciada (BLUP) de valores genéticos no melhoramento de *Pinus*. Boletim de Pesquisa Florestal, 32/33:3-22.
- Resende, M.D.V., Prates, D.F., Jesus, A., Yamada, C.K. 1996b. Estimacão de componentes de variancia e predição de valores genéticos pelo método da máxima verossimilhança restrita (REML) e melhor predição linear não viciada (BLUP) em *Pinus*. Boletim de Pesquisa Florestal, 32/33:23/39.
- Resende, M.D.V. de, Resende, R.M.S. 1997. Seleção de cruzamentos, recombinação desbalanceada e aumento da eficiência do melhoramento genético de *Eucalyptus*. In: Congresso Internacional de Melhoramento Genético e Silvicultura de Eucalipto. Salvador, IUFRO, 1:337-341.
- Resende, M.D.V. de, Souza, S.M., Higa, A.R., Stein, P.P. 1991. Estudos de varianção genética e métodos de seleção em testes de progênies de *Acacia mearnsii* no Rio Grande do Sul. Boletim de Pesquisa Florestal, 22/23:45-60.
- Resende, M.D.V. de, Sturion, J.A., Mendes, S. 1995b. Genética e melhoramento da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hill). Colombo: EMBRAPA-CNPFF. 33p. (Documentos, n.25).
- Resende, M.D.V. de., Vencovsky, R. 1990. Condução e utilização de bancos de conservação genética de espécies de eucalipto. In: Congrdsso Florestal Brasileiro, 6. 1990. Campos do Jordão. Anals... São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura. p.434-439.
- Resende, M.D.V., Vencovsky, R. 1992. Numerical evaluation of the relative efficiency of *Eucalyptus* selection methods based on half-sib and selfed families. I. Progeny Testing. In: IUFRO CONFERENCE-BREEDING TROPICAL TREES. Cali: Colômbia, p. 175-190.
- Resende, M.D.V. de, Vencovsky, R. 1993. Relative efficiency of *Eucalyptus* selection methods. In: International Congress of Genetics, n.17. Birmingham, p.226.
- Resende, M.D.V. de, Vencovsky, R., Fernandes, J.S.C. 1995c. Selection and genetic gains in populations of *Eucalyptus* with a mixed mating system. In: IUFRO CONFERENCE "Eucalypt Plantattons: Improving Fibre and Quality". Hobart - Austrália. p.191-193.
- Robertson, A. 1960. A theory of limits in artificial selection. Proc. R. Soc. London Ser. B., 153:234-49.
- Russell, J.H., Loo-Dinkins, J.A. 1993. Distribution of testing effect in cloned genetic tests. Silvae Genetica, 42:98-104.
- Sampaio, P.T.B. 1996. Variação genética entre procedências e progênies de *Pinus oocarpa*, *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus maximinoi* e métodos de seleção para melhoramento genético. Curitiba. Universidade Federal do Paraná. 169p. (Tese D.S.).
- Schutz, V.M., Cockerham, C.C. 1966. The effect of field blocking on gain from selection. Biometrics, 22:843-863.
- Shelbourne, C.J.A. 1992. Genetic gains from different kinds of breeding population and seed or plant production population. South Africa Forestry Journal, 160:49-65.
- Shelbourne, C.J.A. 1969. Tree breeding methods. Wellington: New Zealand Forest Service, Technical Paper n.55. 44p.
- Shelbourne,; C.J.A., Burdon, R.D., Carson, S.D., Firth, A., Vincent, T.G. 1986.

- Development plan for radiata pine breeding. New Zealand Forest Service, Rotorua, 142p.
- Sherry, S.P. 1971. The black wattle (*Acacia mearnsii* De Wild.). Pietermaritzburg: University of Natal Press. 401p.
- Simmonds, N.W. 1989. Rubber breeding. In: Webster, C.C., Baukwil, W.J. (eds.) **Rubber**. London: Longman. Cap.3, p.85-124.
- Shimizu, J.Y., Kageyama, P.Y., Higa, A.R. 1982. Procedimentos e recomendações para estudos de progênies de essências florestais. Documentos n.11. EMBRAPA/URPFCS. 34p.
- Shimizu, J.Y., Massaki, K. 1990. Crescimento e qualidade de fuste de espécies e procedências de *Pinus* tropicais em São Paulo e Santa Catarina. In: Congresso Florestal Brasileiro, 6. v.1, p.104-108.
- Smith, C., Quinton, M. 1993. The effect of selection in sibilines and crossing on genetic response and inbreeding. **Journal of Animal Science**, 71:2.631-2.638.
- Sousa, F.B., Araújo, M.R.A. 1994. Avaliação de genótipos de leucena na região semi-árida do Ceará. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 31. Maringá. Anals. p.257.
- Souza, S.M. de, Resende, M.D.V. de, Silva, H.S. da, Higa, A.R. 1992. Variabilidade genética e interação genótipo x ambiente envolvendo procedências de *Eucalyptus cloeziana* F. Muell em diferentes regiões do Brasil. **Revista Árvore**, 16(1):1-17.
- Sturion, J. A. 1993. Variação genética de características de crescimento e de qualidade da madeira em progênies de *Eucalyptus viminalis* Labill. Curitiba: Universidade Federal do Paraná. (Tese D.S.).
- Sturion, J. A., Resende, M.D.V. de, Carpanezzi, A.A., Zanon, A. 1994. Variação genética e seleção para características de crescimento em teste de progênies de *Mimosa scabrella* var. *aspericarpa*. **Boletim de Pesquisa Florestal**, 28/29:73-84.
- Sturion, J. A., Resende, M.D.V. de, Mendes, S. 1995. Proporção de sexo e produtividade de massa foliar em erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). **Boletim de Pesquisa Florestal**, 30/31:19-27.
- Sweet, G.B. 1992. Seed orchard research and management in the 1990's - A new Zealand case study. In: IUFRO Conference "Production de varietes genetiquement ameliores d'especies forestieres a croissance rapide". Bordeaux, 2:65-72.
- Toro, M.A., Silio, L. 1992. An alternative to restricted BLUP based on mate selection. **Livestock Production Science**, 32:181-187.
- Turner, H.N., Young, S.S.Y. 1969. Quantitative genetics in sheep breeding. Melbourne: Austrália, McMillan.
- Van Buijtenen, J.P. 1972. Efficiency of mating designs for second-generation selection. In: IUFRO Conference on Progeny Testing. Macon. p.103-126.
- Van Buijtenen, J.P. 1976. Mating designs. IUFRO Conference on Advanced Generation Breeding. Bordeaux, p.11-27.
- Van Buijtenen, J.P., Burdon, R.D. 1990. Expected efficiencies of mating designs for advanced generation selection. **Canadian Journal of Forest Research**, 20:1.648-1.663.
- Van Buijtenen, J.P., Lowe, W.J. 1979. The use of breeding groups in advanced generation breeding. In: Southern Forest Tree Improvement Conference, 15, Mississippi. p.7-13.
- Vencovsky, R., Barriga, P. 1992. Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 496p.
- Virgens Filho, A. C. 1990. Seringueira - Programa Regional de Pesquisa. Ilhéus: CEPEC/CEPLAC. 32p.
- Volker, P.W. 1995. Evaluation of *Eucalyptus nitens* x *globulus* for commercial forestry. In: IUFRO Conference on Eucalypt Plantations. Hobart. p.222-225.
- White, T.L. 1987. A conceptual framework for tree improvement program. New

- White, T.L. 1992. Advanced-generation breeding populations: size and structure. In: IUFRO Conference on Breeding Tropical Trees. Cali. p.208-222.
- White, T.L. 1995. Prototype breeding strategies for clonal forestry: a case study of *Eucalyptus grandis*. In: IUFRO Conference on Eucalypt Plantations. Hobart. p.176-182.
- White, T.L., Hodge, G.R. 1989. Predicting breeding values with applications in forest tree improvement. Kluwer. 367p.
- White, T.L., Hodge, G.R. 1992. Test designs and optimal age for genitor selection in advanced-generation progeny tests of slash pine. *Silvae Genetica*, 41:293-302.
- White, T.L., Hodge, G.R., Powell, G.L. 1993. An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the Southeastern United States. *Silvae Genetica*, 42:359-371.
- Williams, C.G., Hamrick, J.L. 1996. Elite populations for conifer breeding and gene conservation. *Canadian Journal of Forest Research*, 26:453-461.
- Williams, C.G., Hamrick, J.L., Lewis, P.O. 1995. Multiple-population versus hierarchical breeding populations: a comparison of genetic diversity levels. *Theor. and App. Genet.*, 90:584-594.
- Williams, C.G., Lambeth, C.C. 1992. Experimental elite population using *Pinus taeda* L. In: IUFRO Conference on Breeding Tropical Trees. Cali. p.223-233.
- Woolaston, R.R., Jarvis, S.F. 1995. The importance of breeding objectives in forest tree improvement. In: IUFRO CONFERENCE "Eucalypt Plantation": Improving Fibre Yield and Quality. Hobart-Australia. p.184-188.
- Wright, J.W. 1976. Introduction to forest genetics. New York: Academic Press. 463p.
- Zobel, B.J., Talbert, J. 1984. Applied Forest Tree Improvement. New York: John Wiley and Sons. 505p.