



*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa de Florestas
Ministério da Agricultura e do Abastecimento*

ISSN 1517-536X

Novembro, 2001

Documentos 61

MODELOS COMPUTACIONAIS REDUZIDOS E EQUIVALENTES PARA O BLUP/REML INDIVIDUAL NO MELHORAMENTO DE PLANTAS PERENES

Marcos Deon Vilela de Resende

Colombo, PR
2001

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Florestas

Estrada da Ribeira km 111 - CP 319

83411-000 - Colombo, PR - Brasil

Fone: (41) 666-1313

Fax: (41) 666-1276

Home page: www.cnpf.embrapa.br

E-mail (sac): sac@cnpf.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Moacir José Sales Medrado

Secretário-Executivo: Guiomar Moreira Braguinha

Membros: Antônio Carlos de S. Medeiros, Edilson B. de Oliveira, Erich G. Schaitza, Honorino R. Rodigheri, Jarbas Y. Shimizu, José Alfredo Sturion, Patrícia P. de Mattos, Sérgio Ahrens, Susete do Rocio C. Penteado

Supervisor editorial: Moacir José Sales Medrado

Revisor de texto: Elly Claire Jansson Lopes

Normalização bibliográfica: Lidia Woronkoff

Tratamento de ilustrações: Cleide Fernandes de Oliveira

Foto(s) da capa: Marcos Deon Vilela de Resende

Editoração eletrônica: Cleide Fernandes de Oliveira

1ª edição

1ª impressão: 500 exemplares - Ano 2001

Todos os direitos reservados.

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

CIP – Brasil. Catalogação na Publicação
Embrapa Florestas

Resende, Marcos Deon Vilela de

Modelos computacionais reduzidos e equivalentes para o BLUP/
REML individual no melhoramento de plantas perenes / Marcos
Deon Vilela de. — Colombo : Embrapa Florestas, 2001.

33 p. — (Embrapa Florestas. Documentos, 61).

Inclui bibliografia
ISSN 1517-536X

1. Planta perene - modelo computacional. 2. Planta perene –
melhoramento. I. Título. II. Série.

CDD 582.16

© Embrapa 2001

Autor

Marcos Deon Vilela de Resende

Engenheiro-agrônomo, Doutor, Pesquisador da
Embrapa Florestas.

deon@cnpf.embrapa.br

Apresentação

Os procedimentos de avaliação genética de espécies perenes, incluindo as espécies florestais, as palmáceas, as fruteiras e as plantas produtoras de alimentos estimulantes, evoluíram muito desde a última década. Atualmente, o procedimento padrão para a estimação de parâmetros genéticos, predição de valores genéticos e estudo de interação genótipo x ambiente nestas espécies é o REML/BLUP em nível individual. Tal procedimento maximiza a eficiência dos programas de melhoramento e, conseqüentemente, o ganho genético com a seleção. O presente documento apresenta uma relevante contribuição para a aplicação desta metodologia aos programas práticos de melhoramento. Através da apresentação de modelos computacionais reduzidos possibilita a implementação de softwares capazes de analisar conjunto de dados de grandes dimensões, os quais são típicos nos programas de melhoramento de plantas perenes.

Moacir José Sales Medrado
Chefe de Pesquisa e Desenvolvimento

Sumário

1. Modelos Equivalentes	9
2. Modelos Computacionais Quando se Conhecem Ambos os Genitores .	11
3. Modelos Computacionais Quando se Conhece Apenas um Genitor	19
4. Modelo de Clones Repetidos (MCR)	29
5. Referências Bibliográficas.....	33

Modelos Computacionais Reduzidos e Equivalentes para o BLUP/REML Individual no Melhoramento de Plantas Perenes

Marcos Deon Vilela de Resende

1. Modelos Equivalentes

Uma das grandes dificuldades na implementação prática da metodologia de modelos mistos ao nível individual refere-se à elevada ordem das matrizes a serem invertidas ou à resolução de sistemas de equações lineares de elevada ordem. Este documento apresenta modelos computacionais alternativos visando contornar estas dificuldades.

Considerando um vetor y de observações individuais, os seguintes modelos estatísticos equivalentes podem ser especificados:

- 1) $y = Xb + e_1$: modelo com interesse apenas nos efeitos fixos (MIEF);
- 2) $y = Xb + Za + e_2$: modelo de valores genéticos aditivos individuais ou modelo individual (MI);
- 3) $y = Xb + Z(a_p/2 + a_m/2 + a_d) + e_2$: modelo reduzido de valores genéticos aditivos ou modelo individual reduzido (MIR);
- 4) $y = Xb + Z_m(a_m/2) + e_4 = Xb + Z_m f + e_4$: modelo de genitores femininos ou modelo gamético (MG).

No modelo (1), o interesse reside apenas sobre os efeitos fixos (b) e todos os efeitos aleatórios (genético aditivo, genético de dominância, epistático e ambientais) são agrupados no resíduo aleatório e_1 . O modelo (2) é o próprio modelo de valores genéticos aditivos individuais (a) e, o resíduo e_2 contempla os efeitos aleatórios de dominância alélica, epistasia e ambientais. No modelo (3), o valor genético aditivo individual (a) é dividido em 3 partes: (i) metade do valor genético aditivo da mãe = $a_m/2$; (ii) metade do valor genético aditivo do pai = $a_p/2$; (iii) segregação mendeliana ou desvio genético em relação à média dos valores genéticos aditivos dos genitores = a_d . O modelo (4) é expresso em termos da metade do valor genético aditivo dos genitores femininos ou do efeito de famílias f , sendo que e_d compreende o somatório de $a_p/2$, a_d e e_2 . Nestes modelos, X , Z e Zn são matrizes de incidência para b , a e $a_m/2$, respectivamente.

O modelo de interesse prático ao melhoramento de plantas perenes refere-se ao (2) ou modelo individual (MI). Entretanto, tal modelo é o mais complexo computacionalmente, com número de equações para a igual ao número de descendentes mais o número de genitores em avaliação.

O modelo individual reduzido (MIR) produz resultados idênticos ao MI, porém com um menor esforço computacional, podendo-se trabalhar com um número de equações igual ao número de genitores, obtendo-se as predições para a_p e a_m e, posteriormente, obter-se as predições para a_d e, conseqüentemente, para a . Como em plantas perenes, o número de descendentes é muito superior ao de genitores, o modelo (3) ou MIR deve ser utilizado.

Sob certas condições, o modelo (3) se assemelha ao modelo (4). Este é o caso, por exemplo, quando se avaliam progênies de polinização aberta, em que os genitores masculinos são desconhecidos. Neste caso, o próprio modelo reduzido propicia predições associadas apenas ao efeito de genitor feminino, ou seja, fornece uma medida do valor de um gameta médio deste genitor, tal como ocorre pelo modelo gamético. Da mesma forma, posteriormente, obtém-se a_d e, conseqüentemente, a .

Serão apresentados, a seguir, exemplos da aplicação do MI, MIR e MG associados a dados de testes de progênies quando se conhecem ambos os genitores (testes de progênies de irmãos germanos, por exemplo), apenas um genitor (progênies de polinização aberta ou de meios irmãos) e testes clonais.

2. Modelos Computacionais Quando se Conhecem Ambos os Genitores

Considere o seguinte conjunto de dados e genealogia, associados à avaliação de uma espécie frutífera.

Descendentes	Bloco	Pai	Mãe	Frutos (kg)
4	1	1	-	22,7
5	2	3	2	14,6
6	2	1	2	19,7
7	1	4	5	17,7
8	1	3	6	25,3

2.1 Modelo individual (MI)

Para obtenção das predições BLUP dos valores genéticos dos indivíduos deve-se resolver o seguinte sistema de equações de modelo misto (EMM):

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \quad \text{em que } \alpha = \sigma_e^2 / \sigma_a^2 = (1 - h^2) / h^2.$$

As matrizes de incidência para os efeitos fixos (efeitos de bloco) e aleatórios (valores genéticos dos indivíduos) são:

$$X' = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$Z = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

Note-se por Z , que embora os indivíduos 1, 2 e 3 não possuam observação, pode-se avaliá-los geneticamente com base em informações de seus descendentes.

Sendo $y' = [22,7 \quad 14,6 \quad 19,7 \quad 17,7 \quad 25,3]$, tem-se:

$$X'X = \begin{bmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 2 \end{bmatrix}$$

$$X'Z = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$Z'y = [0 \quad 0 \quad 0 \quad 22,7 \quad 14,6 \quad 19,7 \quad 17,7 \quad 25,3]'$$

$$X'y = \begin{bmatrix} 65,7 \\ 34,3 \end{bmatrix}$$

$$Z'Z = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

Considerando as relações de parentesco genético aditivo entre os indivíduos em avaliação tem-se que a inversa (A^{-1}) da matriz de parentesco é:

$$A^{-1} = \begin{bmatrix} 1.833 & 0.500 & 0.000 & -0.667 & 0.000 & -1.000 & 0.000 & 0.000 \\ 0.500 & 2.000 & 0.500 & 0.000 & -1.000 & -1.000 & 0.000 & 0.000 \\ 0.000 & 0.500 & 2.000 & 0.000 & -1.000 & 0.500 & 0.000 & -1.000 \\ -0.667 & 0.000 & 0.000 & 1.833 & 0.500 & 0.000 & -1.000 & 0.000 \\ 0.000 & -1.000 & -1.000 & 0.500 & 2.500 & 0.000 & -1.000 & 0.000 \\ -1.000 & -1.000 & 0.500 & 0.000 & 0.000 & 2.500 & 0.000 & -1.000 \\ 0.000 & 0.000 & 0.000 & -1.000 & -1.000 & 0.000 & 2.000 & 0.000 \\ 0.000 & 0.000 & -1.000 & 0.000 & 0.000 & -1.000 & 0.000 & 2.000 \end{bmatrix}$$

Considerando uma herdabilidade de 0,33, tem-se $a = (1-h^2)/h^2 = 2$, de forma que $A^{-1}a$ é obtida multiplicando-se cada elemento de A^{-1} por 2. Somando $A^{-1}a$ a $Z'Z$, tem-se que as EMM são:

$$\begin{bmatrix} \hat{b}_1 \\ \hat{b}_2 \\ \hat{a}_1 \\ \hat{a}_2 \\ \hat{a}_3 \\ \hat{a}_4 \\ \hat{a}_5 \\ \hat{a}_6 \\ \hat{a}_7 \\ \hat{a}_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3.000 & 0.000 & 0.000 & 0.000 & 0.000 & 1.000 & 0.000 & 0.000 & 1.000 & 1.000 \\ 0.000 & 2.000 & 0.000 & 0.000 & 0.000 & 0.000 & 1.000 & 1.000 & 0.000 & 0.000 \\ 0.000 & 0.000 & 3.667 & 1.000 & 0.000 & -1.333 & 0.000 & -2.000 & 0.000 & 0.000 \\ 0.000 & 0.000 & 1.000 & 4.000 & 1.000 & 0.000 & -2.000 & -2.000 & 0.000 & 0.000 \\ 0.000 & 0.000 & 0.000 & 1.000 & 4.000 & 0.000 & -2.000 & 1.000 & 0.000 & -2.000 \\ 1.000 & 0.000 & -1.333 & 0.000 & 0.000 & 4.667 & 1.000 & 0.000 & -2.000 & 0.000 \\ 0.000 & 1.000 & 0.000 & -2.000 & -2.000 & 1.000 & 6.000 & 0.000 & -2.000 & 0.000 \\ 0.000 & 1.000 & -2.000 & -2.000 & 1.000 & 0.000 & 0.000 & 6.000 & 0.000 & -2.000 \\ 1.000 & 0.000 & 0.000 & 0.000 & 0.000 & -2.000 & -2.000 & 0.000 & 5.000 & 0.000 \\ 1.000 & 0.000 & 0.000 & 0.000 & -2.000 & 0.000 & 0.000 & -2.000 & 0.000 & 5.000 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} 65,7 \\ 34,3 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 22,7 \\ 14,6 \\ 19,7 \\ 17,7 \\ 25,3 \end{bmatrix}$$

Resolvendo-se, tem-se:

Efeitos	Soluções
Bloco	
$\hat{\beta}_1$	22,0274
$\hat{\beta}_2$	17,1677
Indivíduos	
\hat{a}_1	0,4979
\hat{a}_2	-0,0908
\hat{a}_3	-0,2057
\hat{a}_4	-0,0535
\hat{a}_5	-0,9386
\hat{a}_6	0,9032
\hat{a}_7	-1,2623
\hat{a}_8	0,9335

2.2. Modelo individual reduzido (MIR)

No modelo individual reduzido, proposto inicialmente por Quaas & Pollak (1980), apenas equações para os genitores são construídas.

Para os indivíduos não genitores a_d e e_2 podem ser combinados em um único resíduo, $e^* = a_d + e_2$.

Em notação matricial e tomando-se $e_2 = e$, tem-se (Resende & Rosa-Perez, 1999):

Modelo individual

$$y = Xb + Za + e$$

Modelo individual reduzido para os genitores

$$y_g = X_g b + Z a_g + e$$

Modelo individual reduzido para os não genitores

$$y_n = X_n b + Z_1 a_g + e^*, \text{ onde:}$$

X_n : matriz de incidência para efeitos fixos, referentes aos não genitores;

Z_1 : matriz de incidência, cujos únicos elementos não zero equivalem a $\frac{1}{2}$, identificando os genitores dos indivíduos (advém da consideração de que $a_d = \frac{1}{2} (a_p + a_m)$);

a_g : vetor de valores genéticos dos genitores;

e^* : vetor de erros aleatórios : $e^* = a_d + e$.

Assim, o modelo individual reduzido (MIR) pode ser escrito como:

$$\begin{bmatrix} y_g \\ y_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_g \\ X_n \end{bmatrix} b + \begin{bmatrix} Z \\ Z_1 \end{bmatrix} a_g + \begin{bmatrix} e \\ e^* \end{bmatrix}$$

Denominando-se:

$$X = \begin{bmatrix} X_g \\ X_n \end{bmatrix}, W = \begin{bmatrix} Z \\ Z_1 \end{bmatrix}, e, R = \begin{bmatrix} R_g \\ R_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I\sigma_e^2 & 0 \\ 0 & I\sigma_{e^*}^2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I & 0 \\ 0 & I + D^* \alpha^{-1} \end{bmatrix} \sigma_e^2$$

tem-se

$$Var(y) = WA_g W' \sigma_a^2 + R$$

$$Var(a_g) = A_g \sigma_a^2$$

em que:

A_g : é a matriz de parentesco para genitores e D^* é uma matriz diagonal com elementos iguais a d_j , em que $d_j = 1/2, 3/4$ ou 1, se ambos, um ou nenhum dos genitores são conhecidos, respectivamente.

$$\sigma_{e^*}^2 = \sigma_e^2 + d_j \sigma_a^2 = (1 + d_j \alpha^{-1}) \sigma_e^2, \text{ ignorando a endogamia.}$$

$$\alpha = \sigma_e^2 / \sigma_a^2$$

Assim, as equações de modelo misto são:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}W \\ W'R^{-1}X & W'R^{-1}W + A_g^{-1}(1/\sigma_a^2) \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ W'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

Considerando o conjunto de dados, tem-se que os indivíduos 1, 2, 3, 4, 5 e 6 são genitores enquanto os indivíduos 7 e 8 não são genitores. Considerando os parâmetros genéticos $h^2 = 0,33$, $\alpha = 2$, $\sigma_a^2 = 2,75$ e $\sigma_e^2 = 5,5$ tem-se que os elementos da diagonal de R são iguais a $\sigma_e^2 = 5,5$ para os indivíduos genitores (4, 5 e 6) e a $(\sigma_e^2 + d_i \sigma_a^2) = 5,5 + (1/2) 2,75 = 6,875$ para os indivíduos não genitores (7 e 8). Assim, tem-se:

$$R = \begin{bmatrix} 5,5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ & 5,5 & 0 & 0 & 0 \\ & & 5,5 & 0 & 0 \\ \text{Simétrica} & & & 6,875 & 0 \\ & & & & 6,875 \end{bmatrix}$$

$$R^{-1} = \begin{bmatrix} 0,1818 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ & 0,1818 & 0 & 0 & 0 \\ & & 0,1818 & 0 & 0 \\ \text{Sim} & & & 0,1455 & 0 \\ & & & & 0,1455 \end{bmatrix}$$

X é exatamente como no modelo individual, ou seja:

$$X' = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

1 2 3 4 5 6 (indivíduos)

$$W = \begin{bmatrix} Z \\ Z_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0,5 & 0,5 & 0 \\ 0 & 0 & 0,5 & 0 & 0 & 0,5 \end{bmatrix} \begin{matrix} 4 \\ 5 \\ 6 \\ 7 \\ 8 \end{matrix}$$

$$y = [22,7 \quad 14,6 \quad 19,7 \quad 17,7 \quad 25,3]'$$

Efetuada-se os produtos matriciais tem-se os elementos necessários nas EMM:

$$X' R^{-1} X = \begin{bmatrix} 0,4727 & 0 \\ 0 & 0,3636 \end{bmatrix}$$

$$X' R^{-1} W = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0,0727 & 0,2545 & 0,0727 & 0,0727 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,1818 & 0,1818 \end{bmatrix}$$

$$W' R^{-1} X = [X' R^{-1} W]'$$

$$W' R^{-1} W = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0364 & 0 & 0 & 0,0364 \\ 0 & 0 & 0 & 0,2182 & 0,0364 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,0364 & 0,2182 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0364 & 0 & 0 & 0,2182 \end{bmatrix}$$

$$X' R^{-1} Y = \begin{bmatrix} 10,3818 \\ 6,2364 \end{bmatrix}$$

$$W' R^{-1} y = \begin{bmatrix} 0,0000 \\ 0,0000 \\ 1,8400 \\ 5,4145 \\ 3,9418 \\ 5,4218 \end{bmatrix}$$

A inversa da matriz de parentesco somente para os indivíduos genitores, isto é, indivíduos 1 a 6 é:

$$A^{-1} = \begin{bmatrix} 1,833 & 0,500 & 0,000 & -0,667 & 0,000 & -1,000 \\ 0,500 & 2,000 & 0,500 & 0,000 & -1,000 & -1,000 \\ 0,000 & 0,500 & 1,500 & 0,000 & -1,000 & 0,000 \\ -0,667 & 0,000 & 0,000 & 1,333 & 0,000 & 0,000 \\ 0,000 & -1,000 & -1,000 & 0,000 & 2,000 & 0,000 \\ -1,000 & -1,000 & 0,000 & 0,000 & 0,000 & 2,000 \end{bmatrix}$$

Somando-se $A^{-1}(1/\sigma_a^2)$ a $W'R^{-1}W$ e reunindo-se os demais elementos

obtm-se as EMM:

$$\begin{bmatrix} \hat{b}_1 \\ \hat{b}_2 \\ \hat{a}_1 \\ \hat{a}_2 \\ \hat{a}_3 \\ \hat{a}_4 \\ \hat{a}_5 \\ \hat{a}_6 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,4727 & 0 & 0 & 0 & 0,0727 & 0,2545 & 0,0727 & 0,0727 \\ 0 & 0,3636 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,1818 & 0,1818 \\ 0 & 0 & 0,6665 & 0,1818 & 0 & -0,2425 & 0 & -0,3636 \\ 0 & 0 & 0,1818 & 0,7273 & 0,1818 & 0 & -0,3636 & -0,3636 \\ 0,0727 & 0 & 0 & 0,1818 & 0,5818 & 0 & -0,3636 & 0,0364 \\ 0,2545 & 0 & -0,2425 & 0 & 0 & 0,7029 & 0,0364 & 0 \\ 0,0727 & 0,1818 & 0 & -0,3636 & -0,3636 & 0,0364 & 0,9455 & 0 \\ 0,0727 & 0,1818 & -0,3636 & -0,3636 & 0,0364 & 0 & 0 & 0,9455 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} 10,3818 \\ 6,2364 \\ 0 \\ 0 \\ 1,8400 \\ 5,4145 \\ 3,9418 \\ 5,4218 \end{bmatrix}$$

Resolvendo, obtém-se:

Efeitos	Soluções
Blocos	
\hat{b}_1	22,0274
\hat{b}_2	17,1677
Genitores	
\hat{a}_1	0,4979
\hat{a}_2	-0,0908
\hat{a}_3	-0,2057
\hat{a}_4	-0,0535
\hat{a}_5	-0,9386
\hat{a}_6	0,9032

Estas soluções são exatamente iguais àquelas obtidas pelo modelo individual. Entretanto, o esforço computacional foi menor, uma vez que o número de equações para os efeitos aleatórios reduziu-se de 8 para 6.

As soluções para os indivíduos não genitores são obtidas com base na equação:

$$\hat{a} = 0,5 (\hat{a}_p + \hat{a}_m) + a_d$$

$$= 0,5 (a_p + a_m) + h_d^2 (y - X\hat{b} - 0,5 \hat{a}_p - 0,5 \hat{a}_m), \text{ em que}$$

$h_d^2 = (1/2 \sigma_a^2)/(1/2 \sigma_a^2 + \sigma_e^2)$: herdabilidade dentro de progênes de irmãos germanos, que equivale a 0,20 no presente exemplo.

O cálculo de \hat{a}_7 e \hat{a}_8 usando esta expressão é dado por:

$$\hat{a}_7 = 0,5 (\hat{a}_4 + \hat{a}_5) + h_d^2 (17,7 - \hat{b}_1 - 0,5 \hat{a}_4 - 0,5 \hat{a}_5) = -1,2623$$

$$\hat{a}_8 = 0,5 (\hat{a}_3 + \hat{a}_6) + h_d^2 (25,3 - \hat{b}_1 - 0,5 \hat{a}_3 - 0,5 \hat{a}_6) = 0,9335$$

Estas soluções são exatamente iguais àquelas obtidas pelo modelo individual.

De maneira genérica, $h_d^2 = (dh^2)/(dh^2 + (1 - h^2))$, equivalendo a

$h_d^2 = (1/2 h^2)/(1/2 h^2 + (1 - h^2))$ para progênes de irmãos germanos e

$h_d^2 = (3/4 h^2)/(3/4 h^2 + (1 - h^2))$ para progênes de meios irmãos.

3. Modelos Computacionais Quando se Conhece Apenas um Genitor

Considere o seguinte conjunto de dados e genealogia, associados à avaliação de uma espécie florestal, através de famílias de meios-irmãos, em que cada 2 árvores formam uma parcela.

Indivíduo	Bloco	Família (Mãe)	Árvore	Diâmetro (cm)
4	1	1	1	9,87
5	1	1	2	14,48
6	1	2	1	8,91
7	1	2	2	14,64
8	1	3	1	9,55
9	1	3	2	7,96
10	2	1	1	16,07
11	2	1	2	14,01
12	2	2	1	7,96
13	2	2	2	21,17
14	2	3	1	10,19
15	2	3	2	9,23

3.1 Modelo individual (MI)

Nesta situação, o modelo linear misto adequado para a descrição dos dados equivale a:

$$y = Xb + Za + Wc + e, \text{ em que:}$$

y , b , a , c e e – vetores de dados, de efeitos fixos (médias de blocos), de efeitos aditivos (aleatório), de efeitos de parcelas (efeitos aleatórios de ambiente comum das parcelas) e de erros aleatórios, respectivamente;

X , Z e W – são matrizes de incidência conhecidas, formadas por valores 0 e 1, as quais associam as incógnitas b , a e c ao vetor de dados y , respectivamente.

A metodologia de modelos mistos permite estimar b pelo procedimento de quadrados mínimos generalizados e prever a e c pelo procedimento BLUP. Para obtenção destas soluções basta resolver o seguinte sistema de equações lineares, o qual é denominado equações de modelo misto (MME):

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\lambda_1 & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + I\lambda_2 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$$\lambda_1 = \frac{1-h^2-c^2}{h^2}; \quad \lambda_2 = \frac{1-h^2-c^2}{c^2}$$

A e I = matrizes de parentesco genético aditivo e matriz identidade de ordem apropriada aos dados, respectivamente.

Empregando-se os dados apresentados na Tabela 3, tem-se as seguintes matrizes de incidência:

$$X_{(12,2)} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \quad Z_{(12,15)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad W_{(12,6)} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

A matriz I, no caso é, de ordem 6 e a matriz A, com a inclusão das 3 matrizes, equívale a:

$$A = \begin{bmatrix} 1.0000 & 0 & 0 & 0.5000 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5000 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1.0000 & 0 & 0 & 0 & 0.5000 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5000 & 0.5000 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1.0000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5000 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 5.000 & 5.000 \\ 0.5000 & 0 & 0 & 1.0000 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5000 & 0 & 0 & 0.2500 & 1.0000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 1.0000 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 1.0000 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1.0000 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 \\ 0.5000 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 1.0000 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5000 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 1.0000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 1.0000 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 1.0000 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 1.0000 & 0.2500 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1.0000 & 0.2500 \\ 0 & 0 & 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 0.2500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2500 & 1.0000 \end{bmatrix}$$

Considerando os parâmetros $h^2 = 0,1635$ e $c^2 = 0,0779$, tem-se

$\lambda_1 = 4,639$ e $\lambda_2 = 9,738$. Resolvendo as MME, obtém-se o vetor de soluções:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10,9017 \\ 13,1050 \\ 0,4370 \\ 0,3178 \\ -0,7548 \\ 0,0224 \\ 0,6641 \\ -0,1554 \\ 0,6422 \\ -0,4760 \\ -0,6973 \\ 0,5649 \\ 0,2782 \\ -0,6065 \\ 1,2321 \\ -0,6675 \\ -0,8011 \\ 0,1585 \\ 0,1073 \\ -0,2658 \\ 0,2579 \\ 0,1955 \\ -0,4534 \end{bmatrix}$$

No vetor de soluções, os dois primeiros valores referem-se às estimativas BLUE (melhor estimação linear não viciada) das médias dos blocos 1 e 2, respectivamente; os três valores seguintes referem-se aos efeitos genéticos aditivos preditos para as 3 matrizes, os 12 valores seguintes referem-se aos efeitos genéticos aditivos preditos das progênies (descendentes) e os 6 últimos valores referem-se aos efeitos preditos para as parcelas.

3.2. Modelo Individual Reduzido (MIR)

No modelo reduzido, o mesmo sistema de equações se aplica, porém o vetor de efeitos genéticos aditivos contempla apenas os genitores. No caso em que não se tem observações (dados) referentes a genitoras, as EMM se reduzem a:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a}_g \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z_1 & X'W \\ Z_1'X & Z_1'Z_1 + A^{-1}\lambda_1 & Z_1'W \\ W'X & W'Z & W'W + I\lambda_2 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z_1'y \\ W'y \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_e^2 + (3/4)\sigma_a^2}{\sigma_a^2} = \frac{4 - h^2 - 4c^2}{4h^2} = 5,389755 \text{ no presente exemplo;}$$

$$\lambda_2 = \frac{\sigma_e^2 + (3/4)\sigma_a^2}{\sigma_c^2} = \frac{4 - h^2 - 4c^2}{4c^2} = 11,31226 \text{ no presente exemplo.}$$

As matrizes X , W e y são exatamente como especificado no tópico 3.1. A matriz A , no caso de testes de progênie de genitoras não aparentadas, é uma matriz identidade (neste exemplo, de ordem 3).

A matriz Z_1 é composta por valores 0 e 0,5, equivalendo a:

$$Z_{1(12 \times 3)} = \begin{bmatrix} 0,5 & 0 & 0 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \\ 0 & 0 & 0,5 \\ 0 & 0 & 0,5 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \\ 0 & 0 & 0,5 \\ 0 & 0 & 0,5 \end{bmatrix}$$

O vetor de soluções deste exemplo é equivalente a:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a}_g \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10,9017 \\ 13,1050 \\ 0,4370 \\ 0,3178 \\ -0,7548 \\ 0,1585 \\ 0,1073 \\ -0,2658 \\ 0,2579 \\ 0,1955 \\ -0,4534 \end{bmatrix}$$

Verifica-se que este modelo fornece como resultados os valores genéticos integrais das genitoras bem como os efeitos de bloco e parcelas, exatamente como no modelo MI.

Para cômputo dos valores genéticos dos indivíduos deve-se empregar a expressão $\hat{a} = Z_1 \hat{a}_g + h_d^2 (y - X\hat{b} - Z_1 \hat{a}_g - W\hat{c})$, a qual fornece os seguintes resultados, que são idênticos aos obtidos pelo MI:

$$\hat{a} = \begin{bmatrix} 0,0224 \\ 0,6641 \\ -0,1554 \\ 0,6422 \\ -0,4760 \\ -0,6973 \\ 0,5649 \\ 0,2782 \\ -0,6065 \\ 1,2321 \\ -0,6675 \\ -0,8011 \end{bmatrix}$$

A herdabilidade dentro de progênies de meios irmãos para um modelo com parcelas de várias plantas é dada por

$h_d^2 = (3/4 h^2)/(3/4 h^2 + (1 - h^2 - c^2))$ e equivale a 0,13915 no presente caso. O valor individual corrigido para os efeitos de bloco, parcela e progênie é ponderado pela própria h_d^2 .

As soluções propiciadas pela expressão $\hat{a} = Z_1 \hat{a}_g + h_d^2 (y - X\hat{b} - Z_1 \hat{a}_g - W\hat{c})$ são equivalentes às obtidas pelo método do índice multi-efeitos (Resende & Higa, 1994), o qual foi implementado no software Selegen (Resende et al., 1994). De fato, quando os dados são balanceados, os métodos BLUP e índice multi-efeitos são idênticos, ou seja, nesta situação o método do índice multi-efeitos é BLUP.

Como exemplo, o resultado obtido para o primeiro indivíduo é dado por

$$\hat{a} = 0,5 * 0,4370 + 0,13915 (9,87 - 10,9017 - 0,5 * 0,4370 - 0,1585) = 0,0224$$

Esta formulação é também benéfica à estimação REML de componentes de variância. Neste caso, os seguintes estimadores REML podem ser usados:

$$\hat{\sigma}^2 = [y'y - \hat{b}'X'y - \hat{a}'_g Z_1'y - \hat{c}'W'y] / [N - r(x)] = \hat{\sigma}_e^2 + (3/4)\hat{\sigma}_a^2$$

$$\hat{\sigma}_a^2 = [\hat{a}'_g \hat{a}_g + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr } C^{22}] / q$$

$$\hat{\sigma}_c^2 = [\hat{c}'c + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr } C^{33}] / s \quad , \text{ em que:}$$

tr: operador traço matricial; r(x): posto da matriz X; q : número de genitoras;

s : número de parcelas; N : número total de dados; C^{22} e C^{33} provém de:

$$C = \begin{bmatrix} C^{11} & C^{12} & C^{13} \\ C^{21} & C^{22} & C^{23} \\ C^{31} & C^{32} & C^{33} \end{bmatrix} = \text{inversa generalizada da matriz dos coeficientes das EMM.}$$

Para o caso de testes de progênies de irmãos germanos com várias plantas por parcela, a mesma formulação do MIR pode ser aplicada, bastando considerar que:

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_e^2 + (1/2)\sigma_a^2}{\sigma_a^2} = \frac{2 - h^2 - 2c^2}{2h^2}$$

$$\lambda_2 = \frac{\sigma_e^2 + (1/2)\sigma_a^2}{\sigma_c^2} = \frac{2 - h^2 - 2c^2}{2c^2}$$

$$h_d^2 = (1/2 h^2) / (1/2 h^2 + (1 - h^2 - c^2))$$

3.3. Modelo Gamético (MG)

No modelo gamético o mesmo sistema de equações se aplica, porém o vetor de efeitos genéticos aditivos contempla apenas metade do valor genético dos genitores. As EMM são:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ (\hat{a}/2) \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\lambda_1 & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + I\lambda_2 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_e^2 + (3/4)\sigma_a^2}{(1/4)\sigma_a^2} = \frac{4 - h^2 - 4c^2}{h^2} = 21,5590 \text{ no presente exemplo;}$$

$$\lambda_2 = \frac{\sigma_e^2 + (3/4)\sigma_a^2}{\sigma_c^2} = \frac{4 - h^2 - 4c^2}{4c^2} = 11,31226 \text{ no presente exemplo.}$$

As matrizes X , W e y são exatamente como especificado no tópico 3.1. A matriz A , caso de testes de progênie de genitoras não aparentadas, é uma matriz identidade (neste exemplo, de ordem 3).

A matriz Z_1 é composta por valores 0 e 1, equivalendo a:

$$Z_{1(123)} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

O vetor de soluções deste exemplo é equivalente a:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ (\hat{a}/2) \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10,9017 \\ 13,1050 \\ 0,2185 \\ 0,1589 \\ -0,3774 \\ 0,1585 \\ 0,1073 \\ -0,2658 \\ 0,2579 \\ 0,1955 \\ -0,4534 \end{bmatrix}$$

Verifica-se que este modelo fornece como resultados a metade dos valores genéticos das genitoras bem como os efeitos de bloco e parcelas. A variância de $(a/2)$ contempla $(1/4)$ da variância genética aditiva, que equivale à variância genética entre progênies de meios irmãos.

Para cômputo dos valores genéticos dos indivíduos deve-se empregar a expressão $\hat{a} = Z(\hat{a}/2) + h_a^2(y - X\hat{b} - Z(\hat{a}/2) - W\hat{c})$, a qual fornece resultados idênticos aos obtidos pelo MI e MIR.

4. Modelo de Clones Repetidos (MCR)

Considere a avaliação de clones não aparentados no delineamento de blocos ao acaso com várias plantas por parcela e uma medição por indivíduo

Neste caso, o modelo linear misto adequado à descrição dos dados equívale a:

$y = Xb + Zg + Wc + e$, em que:

y , b , g , c e e : vetores de dados, de efeitos fixos (médias de blocos), de efeitos genotípicos (aleatórios), de efeitos de parcelas (aleatórios) e de erros aleatórios, respectivamente.

X , Z e W : matrizes de incidência para b , g e c , respectivamente.

As equações de modelo misto para a estimação dos efeitos fixos e predição dos efeitos aleatórios equívalem a:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{g} \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & Z'Z + I\lambda_1 & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + I\lambda_2 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$$\lambda_1 = \frac{1 - h_a^2 - c^2}{h_a^2}; \quad \lambda_2 = \frac{1 - h_a^2 - c^2}{c^2}$$

Usando o mesmo conjunto de dados apresentados no tópico 3 e os parâmetros $h_a^2 = 0,2453$ e $c^2 = 0,0779$, tem-se $\lambda_1 = 2,75907$; $\lambda_2 = 8,68806$

e obtém-se os efeitos genotípicos preditos equivalentes a 0,8678; 0,6311 e -1,4989, para os clones 1, 2 e 3, respectivamente. No caso, a matriz Z é exatamente igual à do modelo gamético e $\text{Var}(g)$ contempla a variância genotípica total.

O uso dos modelos MIR, MG e MCR propicia redução de cerca de 85% na dimensão dos sistemas de equações lineares, ou seja, reduz em 85% o esforço computacional necessário. Por exemplo, em um teste com 100 progênies, 60 indivíduos por progênie e 10 blocos, o sistema de equações reduz-se de 7110 para 1110 equações. Esta redução pode ser aplicada tanto nos modelos univariados quanto multivariados (análise conjunta de locais

considerando a interação genótipo x ambiente). Além do mais, em casos mais simples, como progênies de polinização aberta e testes clonais envolvendo genitores não aparentados, nem é necessário à construção da matriz de parentesco (A). Extensões para o caso de progênies pertencentes a várias populações e para o delineamento em látice são triviais. Modelos reduzidos foram utilizados na implementação do software SELEGEN-REML.

Uma redução adicional no sistema de equações pode ser conseguida através da absorção (eliminação de Gauss) do efeito de parcela, fazendo-se:

$K = I_N - W(W'W + I \mathbb{1}_2)^{-1}W'$: matriz de absorção dos efeitos de parcela.

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a}_g \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'KX & X'KZ \\ Z'KX & Z'KZ + A_g^{-1}\lambda_1 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'Ky \\ Z'Ky \end{bmatrix}$$

A matriz $(W'W + I \mathbb{1}_2)$ é diagonal e possui inversa trivial. Dessa forma, no exemplo mencionado, após a absorção, ocorre uma redução de 7110 para 100 equações, ou seja, 98,6%. Posteriormente, os efeitos de parcela podem ser obtidos por $\hat{c} = (W'W + I \lambda_2)^{-1}(W'y - W'Z\hat{a}_g - W'X\hat{b})$

Outra estratégia é absorver também os efeitos fixos e resolver diretamente as equações, sem o uso de métodos iterativos. Neste caso, absorvendo b em a_g , obtém-se:

$X'MX \hat{b} = X'My$, em que:

$M = K - KZ(Z'KZ + A_g \mathbb{1}_1)^{-1}Z'K$: matriz de absorção dos efeitos fixos.

Sendo $A_g = I_q$, a matriz $(Z'KZ + A_g \mathbb{1}_1)$ é diagonal e possui inversa trivial. Assim, as soluções podem ser obtidas diretamente por:

$$\hat{b} = (X'MX)^{-1}X'My$$

$$\hat{a}_g = (Z'KZ + I \lambda_1)^{-1}(Z'Ky - Z'KX\hat{b})$$

$$\hat{c} = (W'W + I \lambda_2)^{-1}(W'y - W'Z\hat{a}_g - W'X\hat{b})$$

As absorções mencionadas facilitam também a obtenção de estimativas REML dos componentes de variância. Neste caso, os traços de C^{22} e C^{33} podem ser obtidos usando matrizes que surgem durante os passos da absorção, portanto, sem a necessidade de inverter a matriz dos coeficientes C. Assim, tem-se:

$$\text{tr} (C^{22}) = \text{tr} (H_a) + \text{tr} (H_b L_{xa} L'_{xa})$$

$$\text{tr} (C^{33}) = \text{tr} (H_c) + \text{tr} (H_a L_{ac} L'_{ac}) + \text{tr} (H_b T), \text{ em que:}$$

$$H_b = (X'M X)^{-1}$$

$$H_a = (Z'K Z + I \mathbb{1}_1)^{-1}$$

$$H_c = (W'W + I \mathbb{1}_2)^{-1}$$

$$L_{xa} = X'KZ H_a$$

$$L_{xc} = X'W H_c$$

$$L_{ac} = Z'W H_c$$

$$T = \begin{bmatrix} L_{xc} & - L_{xa} L_{ac} \\ - L'_{ac} & L'_{xa} \end{bmatrix}$$

Assim, para cômputo indireto dos traços, 3 matrizes simétricas são necessárias:

- (a) $L_{ac} L'_{ac}$, de ordem igual ao número de níveis de a_g ;
- (b) $L_{xa} L'_{xa}$, de ordem igual ao número total de níveis dos efeitos fixos;
- (c) T, de ordem igual ao número total de níveis dos efeitos fixos.

5. Referências Bibliográficas

QUAAS, R. L.; POLLAK, E. J. Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing programs. *Journal of Animal Science*, v. 51, p. 1277-1287, 1980.

RESENDE, M. D. V. de; ROSA-PEREZ, J. R. H. *Genética Quantitativa e Estatística no Melhoramento Animal*. Curitiba: Ed. da UFPR, 1999. 496 p.

RESENDE, M. D. V. DE; OLIVEIRA, E. B. DE; MELINSKI, L. C.; GOULART, F. S.; OAIDA, G. R. SELEGEN - *Seleção Genética Computadorizada*: manual do usuário. Colombo: EMBRAPA-CNPQ, 1994, 31 p.

RESENDE, M. D. V. de; HIGA, A. R. Maximização da eficiência da seleção em testes de progênies de *Eucalyptus* através da utilização de todos os efeitos do modelo matemático. *Boletim de Pesquisa Florestal*, Colombo, v. 28/29, p. 37-55, 1994.