



**VITOR PASSOS DA SILVA JÚNIOR**

**Obtenção De Estimativa De Herdabilidade Em  
Populações Implantadas Sem Delineamento  
Experimental**

**LAVRAS – MG  
2016**

**VITOR PASSOS DA SILVA JÚNIOR**

**Obtenção De Estimativa De Herdabilidade Em Populações Implantadas  
Sem Delineamento Experimental**

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

Orientador

Dra. Flávia Maria Avelar Gonçalves

Coorientador

Dr. Magno Antônio Patto Ramalho

**LAVRAS-MG**

**2016**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha  
Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados informados  
pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Silva Júnior, Vitor Passos da.

Obtenção De Estimativa De Herdabilidade Em Populações  
Implantadas Sem Delineamento Experimental / Vitor Passos da  
Silva Júnior. – Lavras : UFLA, 2016.

55 p.

Dissertação (mestrado acadêmico)–Universidade Federal de  
Lavras, 2016.

Orientador(a): Flávia Maria Avelar Gonçalves.

Bibliografia.

1. Herdabilidade. 2. Genética Quantitativa. 3. Melhoramento de  
Plantas. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

**VITOR PASSOS DA SILVA JÚNIOR**

**DE ESTIMATIVA DE HERDABILIDADE EM POPULAÇÕES  
IMPLANTADAS SEM DELINEAMENTO EXPERIMENTAL**

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

APROVADA em 28 de março de 2016.

Dr. Magno Antônio Patto Ramalho

UFLA

Dr. Bruno Marco de Lima

FIBRIA

Dra. Flávia Maria Avelar Gonçalves  
Orientadora

**LAVRAS-MG  
2016**

*Aos meus irmãos, anjos, que Deus colocou em minha vida, para me ensinarem a amar, a dividir, a somar...*

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós – Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas pela oportunidade de realização do curso.

À professora Flávia Maria Avelar Gonçalves e ao professor Magno Antônio Patto Ramalho, pela orientação e atenção.

Ao Dr. Bruno Marco de Lima pelas contribuições ao trabalho e disponibilidade.

Aos professores do Programa de Pós – Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, César Brasil, Elaine Souza, Flávia Avelar, João Cândido e José Airton pelos conhecimentos transmitidos.

Aos colegas de mestrado, pelas horas de estudo e conhecimentos compartilhados.

Aos amigos da República e da turma de Engenharia Florestal 10/1, pelos momentos de descontração e força, em especial ao amigo Ibere Martí, que muito me ensinou e aconselhou nos momentos de dúvida.

A todos os colegas do Núcleo de Estudos em Genética (Gen).

Aos funcionários do DBI, Irondina, Dú, Zélia, Rafaela, Lamartine, Léo e Lindolfo pela convivência e ajuda.

A minha família, pelo total apoio e confiança, em especial a minha mãe, pelos conselhos e ensinamentos tão valiosos ao longo da minha vida.

A minha noiva Karise e ao meu filho Davi, pelo amor, incentivo e paciência em todos esses anos.

A todos que estiveram envolvidos direta ou indiretamente na realização deste trabalho, muito obrigado.

## RESUMO

Os melhoristas florestais em algumas situações têm populações que foram implantadas há alguns anos sem nenhum delineamento experimental. O desafio é estimar parâmetros genéticos nessa condição. Nesse contexto Sakai e Hatakeyama (1963) propuseram um método de estimar a herdabilidade ( $h^2$ ) sem a necessidade de utilizar testes de progênies. Levando em conta, apenas o posicionamento das árvores no campo. Com isso, o presente trabalho teve por objetivos comparar as estimativas de  $h^2$  obtidas pelo método de Sakai e Hatakeyama (1963) com as obtidas utilizando delineamento experimental, utilizando para isso, populações de eucaliptos, implantadas em delineamento experimental; Comparar as estimativas de  $h^2$  utilizando dados de populações simuladas com diferentes valores da herdabilidade pré-fixados e, por fim, verificar se a constante  $b$ , que avalia a heterogeneidade ambiental pode ser escolhida a partir do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) do modelo que estima a  $V_G$  e  $V_E$ . Foram utilizados os dados de crescimento referentes à avaliação de 49 clones de eucalipto da empresa Fibria Celulose S.A. em oito ambientes, nos estados do Espírito Santo, Bahia, São Paulo e Mato Grosso do Sul. Os testes clonais foram instalados no delineamento de blocos casualizados, com 30 repetições em sete ambientes e 40 em outro, e parcela de uma planta. Dados referentes ao diâmetro à altura do peito (DAP) e à altura (H), aos três anos, foram submetidos às análises de variância por ambiente. Nas populações simuladas a herdabilidade variou de 0,3, 0,4 e 0,8 e também em números de amostras (10, 20 e 30) em uma mesma configuração de estrato, na qual foram realizadas 100 simulações para cada população. Constatou-se que, para elevadas magnitudes da herdabilidade, o método foi consistente, no entanto, quando foi simulado, populações com  $h^2$  baixa, o modelo analisado não foi eficiente. O modelo apresenta alta dependência da constante de heterogeneidade ambiental ( $b$ ) e que o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) não é um bom critério para identificar qual é o melhor valor a ser atribuído à constante  $b$ .

**Palavras-chave:** Método de Sakai e Hatakeyama (1963). Populações simuladas. Herdabilidade. Constante de heterogeneidade ambiental.

## ABSTRACT

Some populations were established in the past years without any experimental design in Forest breeding, which has challenged breeders to estimate genetic parameters. In this context, an estimation method for the heritability ( $h^2$ ) was proposed taking into account only the location of the trees in the field. Thus, this study aimed to compare the method of Sakai and Hatakeyama (1963) with the conventional method, based on analysis of variance, using for this, a *Eucalyptus* population established in experimental design. Also compare the efficiency of the method from simulated data with known  $h^2$ . This study was carried out in a *Eucalyptus* breeding population composed of 49 clones. The trials were established in eight sites in the states of Espírito Santo, Bahia, São Paulo and Mato Grosso do Sul, Brazil, following a randomized block design with 30 replicates in seven sites and 40 in the other one, in single tree plots. Growth traits analyzed were circumference at breast height (CBH) and total height (H) at three years. Analysis of variance were performed for each site. Scenarios with heritabilities of 0.3, 0.4 and 0.8 and sample numbers of 10, 20 and 30 were simulated 100 times for each population. The method in study was consistent in cases with high heritabilities, however, in simulated data with low heritabilities, the model was not efficient. The results suggested that the model is highly dependent on the soil heterogeneity index ( $b$ ) and the coefficient of determination ( $R^2$ ) is not good-enough criteria to identify the best value to be assigned to the constant  $b$ .

**Keywords:** Sakai Method e Hatakeyama (1963). Simulated populations. Heritability. Constant environmental heterogeneity.



## LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1 Esquema de amostragem aleatórias do estrato de tamanho 6, compreendendo os 3 formatos utilizados por Sakai e Hatakeyama (1963) 20  
.....
- FIGURA 2 Esquema das amostras de diferentes tamanhos, nos diferentes formatos, aplicados nos clones de Eucalipto segundo a metodologia de Sakai e Hatakeyama (1963). Em cada linha estão dispostos os clones e em cada coluna, as repetições de amostragem aleatórias do estrato de tamanho 6, compreendendo os 3 formatos utilizados por Sakai e Hatakeyama (1963) 25  
.....

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1	Sistema de equações para os diferentes tamanhos de estratos quando se aplicam o método proposto por Sakai e Hatakeyama (1963) nessa situação considerou-se o tamanho de estratos com até 10 plantas por parcela.....	21
TABELA 2	Caracterização dos ambientes em que foram realizados os experimentos dentro de cada região.....	23
TABELA 3	Resumo da análise de variância para altura de plantas de Eucaliptos, em centímetros aos três anos de idade. Dados obtidos na avaliação de clones de Eucalipto em oito ambiente.....	30
TABELA 4	Resumo da análise de variância, do diâmetro à altura do peito das plantas de Eucaliptos, em centímetros, aos três anos de idade. Dados obtidos na avaliação de clones de Eucalipto em oito ambientes.....	31
TABELA 5	Estimativas do quadrado médio obtidas considerando diferentes tamanhos de estratos para a altura, em metros, aos três anos de idade, dados obtidos na avaliação de clones de Eucalipto no ambiente 1.....	32
TABELA 6	Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de Eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de Eucalipto no ambiente 1, aos três anos.....	34
TABELA 7	Estimativas da variância genética ( $V_G$ ) e ambiental ( $V_E$ ) para a altura de plantas de Eucalipto, em metros, aos três anos de idade, com as duas reamostragens. Dados obtidos na avaliação de clones de Eucalipto em oito ambientes.....	34

TABELA 8	Estimativas da variância genética (VG) e ambiental (VE) para o DAP, em centímetros, aos 3 anos de idade, com as duas reamostragens. Dados obtidos na avaliação de clones de Eucalipto em oito ambientes.....	35
TABELA 9	Estimativas de $h^2$ e $R^2$ pela metodologia de Sakai e Hatakeyama (1963) considerando diferentes números de amostras de cada estrato. Dados obtidos a partir de uma população simulada considerando 100 genes e herdabilidade pré-fixada, variando de 0,3 a 0,8. Dados simulados considerando erros aleatórios e 100 reamostragens.....	36

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	13
<b>2 REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	15
<b>2.1 A cultura do Eucalipto</b> .....	15
<b>2.2 Herdabilidade: conceito</b> .....	17
<b>2.3 Metodologia proposta por Sakai e Hatakeyama (1963)</b> .....	18
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	23
<b>3.1 Obtenção das estimativas de herdabilidade por meio de     delineamento experimental utilizando populações com mistura de     clones de eucalipto</b> .....	23
<b>3.2 Obtenção das estimativas de herdabilidade pelo método de Sakai e     Hatakeyama (1963) utilizando populações de clones de eucalipto     mencionados anteriormente</b> .....	25
<b>3.3 Dados da obtenção de estimativas de herdabilidade pelo método de     Sakai e Hatakeyama (1963) a partir de populações de plantas com     valores fenotípicos simulados</b> .....	27
<b>4 RESULTADOS</b> .....	30
<b>4.1 Avaliação da metodologia de Sakai e Hatakeyama (1963) a partir de     experimento de avaliação de clones</b> .....	30
<b>4.2 Avaliação da Metodologia de Sakai e Hatakeyama (1963) utilizando     População simulada</b> .....	35
<b>5 DISCUSSÃO</b> .....	38
<b>6 CONCLUSÃO</b> .....	42
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	43
<b>APÊNDICES</b> .....	48

## 1 INTRODUÇÃO

Grande parte do sucesso da exploração florestal no Brasil ocorreu devido ao melhoramento genético. A introdução de germoplasma, as avaliações de espécies e procedências, a seleção de plantas associadas à clonagem e as informações do controle genético dos caracteres tiveram enorme participação nesse processo. Dentre as informações do controle genético, uma das mais importantes é a estimativa da herdabilidade ( $h^2$ ). Ela pode ser entendida como a confiabilidade do valor fenotípico como indicador do valor reprodutivo, permitindo predizer o sucesso com o ganho de seleção, sendo uma ferramenta de grande utilidade para os melhoristas (BERNARDO, 2010).

Existem inúmeras alternativas de se obter estimativas da herdabilidade em plantas alógamas (Hallauer; Carena; Filho, 2010; Nyquist, 1991). Praticamente todas elas estão fundamentadas em experimentos conduzidos de acordo com um delineamento experimental. Um questionamento que se faz é como obter estimativas confiáveis de  $h^2$  quando não se utiliza delineamento experimental. Essa estratégia é de fundamental importância, sobretudo, quando se tem populações implantadas sem objetivo de estimar parâmetros genéticos, ou seja, sem um delineamento estatístico.

Um dos poucos relatos a esse respeito foi realizado há mais de cinquenta anos (Sakai e Hatakeyama, 1963). Conhecido como método de Sakai e Hatakeyama (MSH). Eles tiveram como fundamento o trabalho de Shrikhande (1957), que mostra ser a variância fenotípica ( $V_F$ ) função da variância genética ( $V_G$ ) dividida pelo número de plantas e da variância ambiental ( $V_E$ ) dividida pelo número de plantas elevado à uma constante de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual não é conhecida, sendo necessário atribuir valores, de forma a encontrar, por meio do coeficiente de determinação ( $R^2$ ), o melhor valor atribuído a constante que explica a variação fenotípica observada na população.

A MSH tem sido ao longo dos anos amplamente utilizada, inclusive no Brasil (Vasconcellos e Valois, 1986; Valois e Nascimento, 1986). Ela também foi questionada em alguns aspectos, especialmente a questão da diferença de competição entre plantas (Hühn, 1975). Embora a metodologia tenha mais de cinquenta anos, não foram encontrados relatos da sua eficiência.

Mais recentemente estão sendo realizados vários experimentos de avaliação de progênies/clones utilizando delineamento experimental com uma planta por parcela. Nessa situação é possível avaliar se a MSH realmente funciona, ou qual seriam as dificuldades a serem superadas.

Adicionalmente, com as facilidades computacionais disponíveis é possível gerar populações com diferentes constituições genéticas, no que se refere ao número de locos segregando, e o tipo de interação alélica. Pode-se também gerar fenótipos na população a partir de  $h^2$  previamente estabelecidas. Assim, a partir de simulação é possível avaliar a eficácia do MSH em uma maior amplitude de condições.

Do exposto foi realizado o presente trabalho com os objetivos de, comparar as estimativas de  $h^2$  obtidas pelo método de Sakai e Hatakeyama (1963) com as obtidas utilizando delineamento experimental, utilizando para isso, populações de eucaliptos, implantadas em delineamento experimental; Comparar as estimativas de  $h^2$  utilizando dados de populações simuladas com diferentes valores da herdabilidade pré-fixados e, por fim, verificar se a constante  $b$ , que avalia a heterogeneidade ambiental pode ser escolhida a partir do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) do modelo que estima a  $V_G$  e  $V_E$ .

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 A cultura do Eucalipto

Ao longo das últimas décadas ocorreu crescentes aumentos na produtividade das florestas de eucalipto, graças ao desenvolvimento de genótipos de maior potencial produtivo, sobretudo pelos avanços obtidos na hibridação e clonagem, bem como na evolução das técnicas de manejo florestal. Isto tem tornado o Brasil extremamente competitivo no que diz respeito à produção de matéria prima de baixo custo para as indústrias de base florestal (ASSIS, 2014).

Esse fato foi fruto de pesquisas que se iniciaram em 1941, com Carlos Arnaldo Krug, no Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), em São Paulo, o qual iniciou um programa de melhoramento genético de *Eucalyptus spp.* e *Pinus spp.*, visando melhorar a uniformidade das plantações, a forma do tronco, as características dos ramos, o crescimento em altura e diâmetro das árvores, reduzir o número de falhas, melhorar a capacidade de brotação e aumentar a produtividade de madeira (FERREIRA; SANTOS, 1997).

Para alcançar tais objetivos, o programa do Instituto Agrônomo de Campinas previa a seleção de árvores superiores, seleção de áreas de produção de sementes, a hibridação interespecífica e a seleção de mudas nos viveiros (Ferreira; Santos, 1997). Entretanto, o melhoramento genético só foi alavancado a partir de 1960, passando a ser realizado sistematicamente, por incentivo de empresas privadas e também do setor público. (VENCOVSKY; RAMALHO, 2000).

Em 1966, o governo federal estabeleceu o programa de incentivos fiscais, a fim de atender à crescente demanda das indústrias que utilizavam a madeira como matéria-prima, principalmente nas regiões sul e sudeste, as quais estavam já naquela época, completamente destituídas de cobertura florestal

natural. Com o advento do programa de incentivos fiscais, a área plantada aumentou consideravelmente (BERTOLA, 2015).

No entanto, o programa auxiliava apenas na parte financeira, ou seja, ele concedia as mudas, mas não ensinava aos produtores às técnicas de plantio, tais como, os tratamentos silviculturais e o manejo das mudas. Com isso, houve um aumento no plantio e na adoção da cultura do eucalipto no Brasil de forma desorganizada, gerando, por conseguinte, péssimos povoamentos florestais, no qual, devido ao precário manejo, proporcionou baixa produtividade, tornando o eucalipto uma espécie mal vista pelos produtores da época (COSTA, 2003).

Nesse período então, programas de melhoramento começaram a ganhar mais destaque. Inicialmente, procurou-se conhecer as diferentes espécies e procedências de eucalipto nas regiões de origem e a identificação das mais apropriadas às condições ambientais do Brasil. Em seguida, os esforços foram concentrados na seleção massal de indivíduos superiores e seleção com famílias de meios-irmãos, com o objetivo de produzir sementes melhoradas de algumas espécies (REZENDE, 2001).

A produção de sementes melhoradas em eucalipto foi iniciada em 1975 por algumas empresas privadas associadas ao Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF) (Mora; Garcia, 2000). No ano de 1983, a Embrapa lançou um programa de conservação genética e um plano de produção de sementes melhoradas e a partir de 1990 iniciaram-se programas intensivos de hibridação e plantios comerciais com clones, alavancando muito a produção, em metro cúbico de madeira, por ano. Mas só em 2000 começaram os programas de seleção recorrente recíproca (SRR) (MORA; GARCIA, 2000, FONSECA; RESENDE, 2010).

Assim, durante muito tempo, o melhoramento genético do eucalipto, baseava-se exclusivamente em informações fenotípicas. Hoje, métodos para seleção precoce, ou seja, selecionar aos 3 - 4 anos de idade, já são realidade em



grande parte dos programas apresentando alta correlação juvenil-adulto, embora com limitações, principalmente quanto à expressão tardia de alguns caracteres. Os programas de melhoramento atuais visam a seleção de genitores e o direcionamento dos cruzamentos em programas de seleção recorrente recíproca (SRR) entre populações divergentes e a seleção recorrente intrapopulacional (SRI), na qual híbridos são obtidos por meio de clones-elites, sendo que em cada geração novos clones-elites são adicionados na população (VALE et al, 2014).

Borrvalho (2007) comenta que em termos de genética florestal, o eucalipto é o gênero que obteve maiores avanços. Isso deve-se a um conjunto de fatores, sendo destacados o fato de apresentarem características biológicas favoráveis, tais como, conhecimento das técnicas de clonagem e silvicultura avançadas, bem como as de indução de florescimento precoce, ao seu rápido crescimento e também ao fato de apresentarem objetivos bem definidos, integração forte entre produção florestal e uso industrial. Fatores estes que levaram ao desenvolvimento de indivíduos geneticamente superiores quer em climas temperados ou subtropicais.

A evolução da produtividade florestal verificada no Brasil nos últimos anos colocou o país entre os mais eficientes na produção de matéria prima de eucalipto. O desenvolvimento da clonagem e dos programas de melhoramento baseados na hibridação tem sido um dos principais propulsores do crescente aumento de produtividade verificado nos últimos anos. Por outro lado, a melhoria das técnicas de manejo, criando ambientes adequados à expressão máxima do potencial genético dos clones, é outro fator importante para crescimento em produtividade (ASSIS, 2014).

## **2.2 Herdabilidade: conceito**

Segundo Ramalho et al (2012) o conceito de herdabilidade ( $h^2$ ) pode ser entendido como a proporção da variância genética presente na variância

fenotípica total. Assim, mede o nível da correspondência entre o fenótipo e o valor genético. Esses mesmos autores afirmam ainda que a  $h^2$  quase sempre participa das expressões relacionadas com a predição de ganhos referentes aos diferentes métodos de melhoramento, bem como avalia a confiabilidade dos experimentos de campo, de forma que apresenta grande influência na tomada de decisão dos melhoristas e na condução de seus programas de melhoramento.

Para Bernardo (2014), a herdabilidade no sentido amplo tem por objetivo a mensuração da importância relativa da variação genética, na expressão de uma característica quantitativa. Ela é mais significativa quando todos os tipos de variância genética podem estar implícitos no desenvolvimento de uma cultivar. O autor afirma ainda que em espécies que são propagadas assexuadamente, a variação entre os clones é devido as variâncias aditivas ( $V_A$ ), de dominância ( $V_D$ ) e epistática ( $V_I$ ). Porque um clone superior pode transmitir integralmente todo o seu genótipo por meio da propagação vegetativa. O autor também ressalta que um baixo valor de  $h^2$  indica que o valor fenotípico é um fraco indicador do valor genotípico e assim, a expressão utilizada pelo autor “what-you-see-is-what-you-get”, não pode ser utilizada.

Deve ser lembrado que a herdabilidade é uma propriedade não somente de um caráter, mas também da população e das circunstâncias de ambientes às quais os indivíduos estão sujeitos (Vencovsky e BARRIGA, 1992). A unidade em que é obtida a herdabilidade é muito importante. Ela pode ser em nível de indivíduo ou de média de progênie e/ou clones.

### **2.3 Metodologia proposta por Sakai e Hatakeyama (1963)**

Os melhoristas florestais em algumas situações têm populações que foram implantadas há alguns anos sem nenhum delineamento experimental. O desafio é estimar parâmetros genéticos nessa condição. Uma das proposições para estimar esses parâmetros foi a de Sakai & Hatakeyama (1963) utilizando a

metodologia de Shrikhande (1957). Como provavelmente foi Sakai & Hatakeyama (1963) que implementaram o método pela primeira vez ele passou a ser denominado de método de Sakai & Hatakeyama (1963) (MSH).

No trabalho realizado por esses autores foram coletados dados de 100 indivíduos de um clone de *Populus euramericana*, e de duas florestas de *Abies sachalinensis* propagadas por semente, não relacionadas geneticamente, em Hokkaido, no Japão. Foram avaliadas diversas características de importância econômica. Para a validação do método, a variância genética do plantio clonal foi próxima a zero. Evidenciando que o modelo poderia ser considerado como válido.

Na aplicação da metodologia há algumas suposições básicas que devem ser observadas, entre elas as seguintes: as árvores devem ter a mesma idade, os espaçamentos devem ser o mais uniforme possível, com ausência ou pequeno número de falhas, amostrar os dados dos caracteres de interesse com precisão e a disposição das árvores no campo devem ser transcritas para as planilhas.

Após a obtenção das informações de cada caractere é possível estimar a herdabilidade ( $h^2$ ). Para isso são formadas amostras/estratos com número variável de plantas e cada um com diferentes formas. Por exemplo, o estrato de tamanho seis pode-se ter várias configurações possíveis, seis plantas na mesma coluna (6 x 1), três linhas com duas plantas (3 x 2), duas linhas com três plantas (2 x 3), entre outras (Figura 1). O número de estratos de cada configuração pode ser variável, contudo o cenário ótimo é que tenham um número semelhante. O ideal é abranger todas as plantas do povoamento, contudo, evitando repetir plantas em uma mesma dimensão de estrato.

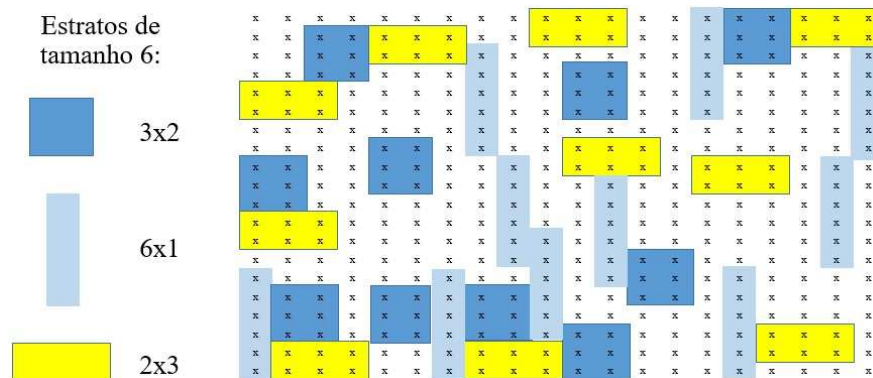


Figura 1 Esquema de amostragem aleatórias do estrato de tamanho seis, compreendendo os três formatos utilizados por Sakai & Hatakeyama (1963).

Após as amostragens de diferentes tamanhos são estimadas as variâncias dentro e entre cada estrato. A variância dentro de cada estrato é obtida em todos os tamanhos, exceto, evidentemente, no de uma planta. Assim, se no estrato de tamanho dois ocorrerem dez amostras, a variância dentro, será a média das variâncias das dez amostras. Para se ter a variância entre obtém-se o valor médio de cada carácter em cada estrato de uma mesma dimensão e posteriormente estima-se a variância das médias.

Posteriormente é obtida uma média das variâncias entre as diferentes formas de cada tamanho de estrato. A partir dessas estimativas obtêm-se a Tabela 1.

Tabela 1 Sistema de equações para os diferentes tamanhos de estratos quando se aplicam o método proposto por Sakai & Hatakeyama (1963). Nessa situação considerou-se o tamanho de estratos com até 10 plantas por parcela.

Tamanho do estrato	Variância entre estratos ( $V_F$ )	Variância entre estratos ponderada pelo tamanho	E (QM)
1	$V_{F1}$	$1 \times V_{F1}$	$V_G + V_E$
2	$V_{F2}$	$2 \times V_{F2}$	$V_G + 2^{1-b} (V_E)$
3	$V_{F3}$	$3 \times V_{F3}$	$V_G + 3^{1-b} (V_E)$
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$
10	$V_{F10}$	$10 \times V_{F10}$	$V_G + 10^{1-b} (V_E)$

\* Sendo  $b$  a função de heterogeneidade do terreno,  $V_G$  a variância genética e  $V_E$  a variância ambiental.

Nas estimativas da variância genética ( $V_G$ ) e variância ambiental ( $V_E$ ), utiliza-se o método de análise de Shrikhande (1957). Na qual,  $V_{(x)}$  denota a variação fenotípica entre estratos:

$$V_{(x)} = \frac{V_G}{x} + \frac{V_E}{x^b} \quad (1)$$

Nessa expressão  $b$  é uma constante de heterogeneidade ambiental, que pode assumir valores entre zero e um. A constante  $b$  assume valor unitário caso ocorra um gradiente bem definido de variação ambiental, e zero caso os erros sejam aleatórios. Sakai & Hatakeyama (1963) propuseram uma nova forma de reescrever o modelo original, considerando a variância entre estratos ponderada pelo número de plantas ( $x$ ) de cada estrato, ou seja:

$$xV_{(x)} = \frac{xV_G}{x} + \frac{xV_E}{x^b} \quad (2)$$

$$xV_{(x)} = V_x + x^{1-b}V_E \quad (3)$$

Para facilitar as estimativas,  $1-b$  é substituído por  $B$ :

$$x V_{(x)} = V_x + x^B V_E \quad (4)$$

Como não se conhece, a priori, como ocorre a variação ambiental, são obtidas várias estimativas de  $V_G$  e  $V_E$ , considerando diferentes valores de  $b$ . O difícil é decidir qual seria o valor da constante mais apropriado. Uma vez decido qual o valor de  $b$ , é estimada a  $h^2$  pelo estimador:

$$h^2 = \frac{V_G}{V_G + V_E} \quad (5)$$

A partir desse método, diversos trabalhos publicados utilizaram essa metodologia, alguns destes, realizados no Brasil, com seringueira (Vasconcellos e Valois, 1986) e cacau (Valois e Nascimento, 1986), no qual os autores utilizaram o método para estimar a  $h^2$  de caracteres de importância econômica. Ao final, concluíram que a MSH é de fácil aplicação e ajuda na tomada de decisão em experimentos iniciais de programas de melhoramento, o qual não apresentam valores de  $h^2$  conhecidos para os diferentes caracteres analisados.

Vasconcellos e Valois (1986) discutem a importância do tamanho da parcela e o número de amostras por estrato, o qual não há literatura que auxilie nesse aspecto, sendo necessários trabalhos que busquem enfatizar esse problema. Outro ponto ressaltado pelo autor é a de que ainda não foi pesquisado a precisão das estimativas da variância genética ( $V_G$ ) e ambiental ( $V_E$ ).

Uma crítica feita ao modelo é a de que ele não contempla a variação devido a competição. A influência da competição nas variâncias estimadas podem mascarar o valor observado e assim, levar o pesquisador ao erro (HÜHN, 1975).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi dividido em três etapas:

#### 3.1 Obtenção das estimativas de herdabilidade por meio de delineamento experimental

Os dados utilizados são provenientes dos testes clonais de eucaliptos, cedidos gentilmente pela empresa Fibria Celulose S.A.

Foram utilizadas oito populações, os quais foram conduzidos em oito ambientes, envolvendo quatro estados: Bahia, Espírito Santo, São Paulo e Mato Grosso do Sul (Tabela 2).

Tabela 2 Caracterização dos ambientes em que foram realizados os experimentos dentro de cada região.

Ambiente	Unidade	Experimento	Latitude (S)	Longitude (W)
1		Aracruz-ES	19° 51' 02"	40° 04' 02"
2	Aracruz	Mucuri-BA	18° 04' 50"	39° 53' 20"
3		São Mateus-ES	18° 41' 44"	39° 50' 42"
4		Jacareí-SP	23° 17' 52"	45° 57' 57"
5	Jacareí	Capão Bonito-SP	23° 59' 53"	48° 21' 01"
6		Itapetininga-SP	23° 35' 17"	48° 02' 54"
7	Três	Selvíria-MS	20° 21' 44"	51° 25' 14"
8	Lagoas	Três Lagoas-MS	20° 47' 14"	51° 42' 13"

Os testes clonais foram implantados no ano de 2010, sendo avaliados 49 clones, no delineamento de blocos casualizados, com parcelas de uma planta (*single tree plot*) e 30 à 40 repetições. O espaçamento utilizado sempre foi o de 3 m x 3 m.

Aos três anos foram medidas a circunferência à altura do peito (CAP), em centímetros; e a altura das árvores (H), em metros. Para a realização das análises utilizou-se o diâmetro à altura do peito (DAP), obtido pelo seguinte estimador:

$$DAP = \frac{CAP}{\pi}$$

Em que:  $\pi$  corresponde a 3,1416.

Foi realizada a análise de variância tanto para a altura, quanto para o DAP, seguindo o modelo estatístico:

$$Y_{ij} = \mu + c_i + b_j + e_{ij} \quad (6)$$

em que:

$Y_{ij}$  é observação do  $i$ -ésimo clone no  $j$ -ésimo bloco;

$\mu$  é o efeito fixo da média geral;

$c_i$  é o efeito aleatório do  $i$ -ésimo clone;

$b_j$  é o efeito aleatório do  $j$ -ésimo bloco;

$e_{ij}$  é o erro experimental médio.

As análises de variância foram realizadas utilizando o Software R (R CORE TEAM, 2015).

A estimativa da  $h^2$  foi obtida pelo seguinte estimador baseado no método dos momentos:

$$h^2 = \frac{QMC - QME}{QMC} \quad (7)$$

Em que: QMC e QME correspondem aos quadrados médios de clones e erro, respectivamente, obtidos na análise de variância.

Os limites inferiores e superiores de  $h^2$  foram obtidas pelas expressões de Knapp et al. (1985), ou seja:

$$LI = \left\{ 1 - \left[ \left( \frac{QMC}{QME} \right) \cdot F_{1-\alpha/2}(GLE; GLC) \right]^{-1} \right\} \quad (8)$$

$$LS = \left\{ 1 - \left[ \left( \frac{QMC}{QME} \right) \cdot F_{\alpha/2}(GLE; GLC) \right]^{-1} \right\} \quad (9)$$

Em que: F é a distribuição de probabilidade de Snedecor com significância  $\alpha$  e graus de liberdade de clones (GLC) e do erro (GLE).



### 3.2 Obtenção das estimativas de herdabilidade pelo método de Sakai & Hatakeyama (1963)

Para estimar a herdabilidade pelo método proposto por Sakai & Hatakeyama (1963), os valores obtidos à nível de planta para a altura e DAP foram plotados em linhas e colunas, similar ao posicionamento de cada planta no campo.

Para a amostragem, foram tomados estratos aleatórios ao longo do campo experimental, de forma a contemplar o maior número de plantas possível, sem levar em consideração as falhas. Em cada tamanho, exceto com uma planta, foi considerado diferentes formatos dos estratos (Figura 2). Foram tomadas 10 amostras de cada formato de estrato.

Após a amostragem de estratos de diferentes tamanhos, foram estimadas as variâncias dentro e entre cada estrato. Para estimar a variância entre estratos é obtida a média por amostra; e, posteriormente, estimada a variância dessas médias. Para obter a variância dentro dos estratos foi estimada a média das variâncias para cada estrato. Sempre que possível, deve evitar a reamostragem das plantas, de forma a minimizar o efeito do erro correlacionado.



Figura 2 Esquema das amostras de diferentes tamanhos, nos diferentes formatos, aplicados nos clones de eucalipto seguindo a metodologia de Sakai & Hatakeyama (1963). Em cada linha estão dispostos os clones e em cada coluna, as repetições.

Foram obtidas oito variâncias fenotípicas médias entre estratos, com número de plantas 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8 e 10. Desse modo tem-se oito equações e duas incógnitas  $V_G$  e  $V_E$ . Utilizando o método dos quadrados mínimos, foram obtidos as estimativas das variâncias genéticas ( $\hat{V}_G$ ) e ambientais ( $\hat{V}_E$ ), considerando diferentes valores de  $b$ .

As variâncias fenotípicas entre estratos foram então reestimadas utilizando os valores de  $\hat{V}_G$  e  $\hat{V}_E$  para cada  $b$ . Tem-se então a variância fenotípica observada ( $\bar{V}_x$ ) e a esperada ( $\hat{V}_x$ ). Dessa forma, foi obtido também quanto da variação observada foi explicada pelo modelo ( $R^2$ ).

Para se estimar o erro associado a cada uma das estimativas obtidas por meio dos quadrados mínimos, precisou-se obter a matriz inversa  $(X'X)^{-1}$ . A partir dessa matriz, foi retirada a diagonal principal  $a_{11}$  e  $a_{22}$ , as quais representam respectivamente os erros associados a  $\hat{V}_G$  e  $\hat{V}_E$ .

$$(X'X)^{-1} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \quad (10)$$

Após a obtenção desses valores, cada um foi multiplicado pelo quadrado médio do erro, sendo este estimado pela média dos quadrados médios dentro de estratos. Em seguida, foi retirada a raiz quadrada desses valores, sendo assim, obtido o erro associado a cada uma das estimativas:

$$\sqrt{\hat{V}_G} = \sqrt{a_{11} \cdot QME} \quad (11)$$

$$\sqrt{\hat{V}_E} = \sqrt{a_{22} \cdot QME} \quad (12)$$

Esse processo foi repetido duas vezes na mesma população, ou seja, foi realizado duas amostragens para cada um dos oito ambientes analisados, de modo a se obter duas estimativas de  $V_G$  e  $V_E$  em cada ambiente. Dessa forma então, pode-se analisar a estabilidade dos valores obtidos para cada variância.

### 3.3 Obtenção de estimativas de herdabilidade pelo método de Sakai & Hatakeyama (1963) a partir de populações de plantas com valores fenotípicos simulados.

Para as simulações adotou-se o método semelhante ao realizado por Abreu et al. (2013). O valor genotípico de cada indivíduo foi obtido considerando um carácter poligênico segregando em 100 locos ( $g$ ) e de efeitos iguais. As frequências do alelo favorável ( $p$ ); na população foi de 0,4 na média dos  $g = 100$  genes. Considerando os genes independentes entre si e em equilíbrio de Hardy-Weinberg, tem-se:

Genótipo	Frequência na população	Valor genotípico
$MM$	$p^2$	$a$
$Mm$	$2pq$	$d$
$mm$	$q^2$	$-a$

O alelo  $M$  é o favorável e o  $m$  o desfavorável. O valor aditivo  $a$  foi considerado como 1. Deste modo, se considerou a interação alélica do tipo sem dominância  $d = 0$  (zero). O valor de  $-a$  foi considerado como -1. O modelo genético proposto não contemplou a epistasia.

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

$$\begin{array}{c}
 M_j M_j \qquad \qquad \qquad M_j m_j m_j m_j \\
 \hline
 0 \qquad \qquad \qquad p_i^2 p_i^2 + 2p_i q_i \qquad \qquad \qquad 1
 \end{array}$$

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

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

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

em que:  $g_j$  é o efeito do loco.

O desvio ambiental, ou do erro ( $e$ ), foi obtido a partir de uma distribuição normal com média zero e desvio padrão conforme as herdabilidades pré-fixadas ( $h^2 = 0,30$ ;  $0,40$ ; e  $0,80$ ). Considerando a herdabilidade, em nível de indivíduo, igual a 80%, como exemplo tem a partir da expressão de  $h^2$ :

$$h^2 = \frac{V_G}{V_G + V_E}$$

$$0,8 = \frac{V_G}{V_G + V_E}$$

$$0,8 (V_G + V_E) = V_G$$

$$V_E = \sqrt{0,25V_G}$$

Assim, para  $h^2 = 0,3$  a  $V_E = \sqrt{2,33V_G}$  e para  $h^2 = 0,4$  a  $V_E = \sqrt{1,5V_G}$ .

Diante disto, o valor fenotípico do indivíduo  $i$  foi obtido por  $V_{Fi} = \mu + G_i + e$ . A variância genotípica  $V_G$  foi obtida como sendo a variância dos valores genotípicos dos indivíduos da população base somados a uma média. A média adotada foi igual a 100 ( $\mu = 100$ )

Como os erros foram simulados de forma aleatória, o valor da constante de heterogeneidade ambiental ( $b$ ) foi considerado igual a zero, ou seja, os erros dentro de um mesmo estrato são dispostos aleatoriamente.

Foram simulados 900 indivíduos para cada uma das populações, sendo realizadas 100 simulações, ou seja, foi aplicado o método de Sakai & Hatakeyama (1963) 100 vezes para uma mesma população. Além das diferentes  $h^2$  simuladas, foi feito também simulações contendo diferentes números de repetição por estrato, ou seja, variando entre 10, 20 e 30 amostras dentro de uma mesma configuração de estrato.

Em cada grupo de 100 simulações, foi obtido a média e os valores máximos e mínimos encontrados, tanto para a herdabilidade, quanto para o coeficiente de determinação ( $R^2$ ).

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Avaliação da metodologia de Sakai & Hatakeyama (1963) a partir de experimento de avaliação de clones.

As análises de variância da avaliação dos clones nos oito ambientes, para os dois caracteres, mostram que a fonte de variação dos clones foi significativa ( $P \leq 0,01$ ), em todos os ambientes (Tabelas 3 e 4). Condição essa indispensável para se aplicar a metodologia de Sakai & Hatakeyama (1963), isto é, há variação genética na população. Outra informação importante é que o número de falhas no experimento foi muito pequeno, exceto no ambiente dois. Condição essa também favorável a aplicação da metodologia.

A precisão experimental também foi alta, sendo fácil comprovar por meio de estimativas de herdabilidade ( $h^2$ ) que foram todas superiores a 94% para a altura e 86% para o diâmetro à altura do peito (DAP) (Tabelas 3 e 4). Chama a atenção também o intervalo de confiança das estimativas de  $h^2$ , diferença entre o limite superior e limite inferior, que foram praticamente todos de pequena magnitude.

Tabela 3 Resumo da análise de variância, contendo os quadrados médios para altura das plantas de eucaliptos, em metros, aos três anos de idade. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto em oito ambientes.

F.V.	Ambientes							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Clone</b>	157,36	167,95	133,31	109,28	168,10	180,58	118,85	132,03
<b>Erro</b>	6,39	3,74	3,08	3,65	7,10	4,59	6,53	3,24
<b>Média</b>	23,52	19,73	18,90	20,40	20,82	20,21	19,75	18,99
<b><math>h^2</math></b>	0,96	0,98	0,98	0,97	0,96	0,97	0,95	0,98
<b>LS</b>	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,98	0,99
<b>LI</b>	0,89	0,94	0,94	0,91	0,89	0,93	0,85	0,94
<b>Falhas (%)</b>	13,05	23,96	12,50	4,34	5,58	5,31	13,88	5,99

Tabela 4 Resumo da análise de variância, contendo os quadrados médios para diâmetro à altura do peito das plantas de eucaliptos, em centímetros, aos três anos de idade. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto em oito ambientes.

F.V.	Ambientes							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Clone</b>	158,66	168,32	132,43	118,61	178,27	121,37	106,44	150,37
<b>Erro</b>	7,51	4,15	3,67	6,72	22,60	7,68	11,39	3,48
<b>Média</b>	15,72	14,42	13,40	12,95	13,89	13,22	13,73	12,78
<b>h<sup>2</sup></b>	0,95	0,98	0,97	0,94	0,87	0,94	0,89	0,98
<b>LI</b>	0,99	0,99	0,99	0,98	0,97	0,98	0,97	0,99
<b>LS</b>	0,87	0,93	0,93	0,85	0,62	0,83	0,69	0,94
<b>Falhas (%)</b>	13,05	23,96	12,50	4,34	5,58	5,31	13,88	5,99

Nesses experimentos a precisão foi elevada, pois cada genótipo foi repetido pelo menos 30 vezes. Não é possível fazer nenhuma referência se a variação ambiental observada nos experimentos foi aleatória ou ocorreu algum gradiente de fertilidade ou outro fator ambiental.

Para ilustrar os detalhes na aplicação da metodologia de Sakai & Hatakeyama (1963), foi utilizado os dados do ambiente 1. Veja que foram construídos estratos até o tamanho dez e variando o formato. Ao analisar esses dados, uma informação obtida foi que a variação dentro dos estratos foi maior que entre estratos (Tabela 5).

Tabela 5 Estimativas do quadrado médio obtidas considerando diferentes tamanhos de estratos para a altura, em metros, aos três anos de idade. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 1.

Tamanho dos estratos	Forma	Dentro dos estratos	Média dentro dos estratos	Entre estratos	Média entre estratos	Valores Obs*	Valores estimados para b=0
1	1	-	-	17,21	17,21	17,21	13,43
2	2x1	12,38	7,10	6,74	5,37	10,74	13,89
	1x2	1,83		3,99			
3	1x3	18,36	17,11	3,75	5,56	16,69	14,35
	3x1	15,87		7,38			
	4x1	16,50		4,92			
4	1x4	8,62	13,05	2,54	3,77	15,08	14,81
	2x2	14,03		3,84			
5	1x5	9,99	11,62	1,78	2,41	12,05	15,27
	5x1	13,24		3,04			
	6x1	11,52		1,40			
6	3x2	13,11	12,69	1,90	2,12	12,73	15,73
	2x3	13,42		3,05			
	8x1	14,45		1,79			
8	4x2	13,83	14,79	2,55	2,16	17,30	16,66
	2x4	16,08		2,14			
	1x10	10,72		0,97			
10	2x5	16,11	14,18	1,90	1,99	19,93	17,58
	5x2	15,71		3,10			

\* Valores observados para as variâncias fenotípicas entre estratos

As estimativas da variância genética ( $V_G$ ), ambiental ( $V_E$ ) e herdabilidade ( $h^2$ ) obtidas pelo método dos quadrados mínimos estão apresentados nas tabelas 3 e 4. Como já mencionado, não foi possível, a partir dos dados, verificar se a variação ambiental foi aleatória ou não, por isso, as estimativas foram obtidas considerando diferentes valores de b. Isto é, considerando ausência completa de um gradiente ambiental ( $b = 0$ ) até quando ocorre um gradiente bem definido ( $b = 1$ ). Foi observado que as estimativas



variaram com a magnitude do  $b$ . Ela é sempre maior, se o  $b$  é nulo, para  $V_G$  e  $h^2$  (Tabela 6). Outra observação que também pode ser feita, é a de que a  $h^2$  estimada para  $b = 0$  é de mesma magnitude da obtida na análise de variância (Tabela 3).

Considerando o limite inferior e superior de  $h^2$  no ambiente 1, pode-se inferir que com valores de  $b$  variando de 0 à 0,5, a estimativa de  $h^2$  estaria dentro do intervalo de confiança obtido pela análise de variância.

Deve ser salientado, que a estimativa do coeficiente de determinação ( $R^2$ ), que avalia o ajuste da variância entre estratos observados e esperados foi de magnitude pequena (Tabela 6). O ambiente 1, exposto na tabela 6, apresentou uma tendência de crescer quando  $b$  tende para zero. Contudo, nos demais casos, esse fato não pode ser observado, indicando que o  $R^2$  varia independente do valor atribuído à constante (Tabela 1A a 15 A)

Em ambos os caracteres avaliados, excetuando o ambiente 1, foi possível observar valores similares para as variâncias genéticas e ambientais nas duas amostras realizadas para cada população (Tabelas 7 e 8). Os valores encontrados foram estimados com o valor da constante  $b$  igual a zero, ou seja, considerando os erros distribuídos de forma aleatória.

As estimativas da variância genética foram elevadas em comparação com as estimativas da variância ambiental. Pelo fato de a variância ambiental ser aleatória, tem-se uma tendência a ser menor, uma vez que é ponderada pelos diferentes tamanhos de estrato. Isto é, quanto maior o tamanho do estrato, menor o valor da estimativa da variação ambiental.

Outra informação importante se refere aos desvios encontrados para cada uma das variâncias estimadas. De forma geral, foram relativamente baixas para a variação genética e, altas; para as variâncias ambientais.

Tabela 6 Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 1, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	4,15	± 18,48	9,63	± 16,03	0,301	0,068
0,8	9,06	± 9,5	4,63	± 7,08	0,662	0,081
0,7	10,69	± 6,53	2,94	± 4,15	0,785	0,095
0,6	11,50	± 5,06	2,07	± 2,73	0,848	0,109
0,5	11,98	± 4,19	1,54	± 1,9	0,886	0,124
0,4	12,31	± 3,63	1,18	± 1,37	0,913	0,139
0,3	12,54	± 3,23	0,92	± 1,02	0,932	0,155
0,2	12,71	± 2,94	0,73	± 0,77	0,946	0,170
0,1	12,85	± 2,71	0,58	± 0,58	0,957	0,185
0	12,96	± 2,54	0,46	± 0,45	0,966	0,201

Tabela 7 Estimativas da variância genética ( $V_G$ ) e ambiental ( $V_E$ ) para a altura de plantas de eucalipto, em metros, aos três anos de idade, com as duas reamonstragens. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto em oito ambientes.

<b>Locais</b>	<b>1º amostra</b>				<b>2º amostra</b>			
	<b>V<sub>G</sub></b>	<b>V<sub>E</sub></b>	<b>h<sup>2</sup> Sakai</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>V<sub>G</sub></b>	<b>V<sub>E</sub></b>	<b>h<sup>2</sup> Sakai</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
<b>1</b>	12,96 ± 2,54	0,46 ± 0,45	0,97	0,20	22,79 ± 3,5	0,48 ± 0,62	0,98	0,01
<b>2</b>	11,21 ± 2,28	0,73 ± 0,4	0,94	0,37	9,49 ± 2,28	0,54 ± 0,4	0,95	0,16
<b>3</b>	8,27 ± 2,49	0,15 ± 0,4	0,98	0,02	9,53 ± 2,45	0,05 ± 0,4	0,99	0,01
<b>4</b>	8,99 ± 2,29	0,28 ± 0,28	0,97	0,08	8,58 ± 2,82	0,32 ± 0,47	0,96	0,04
<b>5</b>	29,40 ± 3,72	0,70 ± 0,66	0,98	0,04	22,08 ± 3,74	1,31 ± 0,66	0,94	0,11
<b>6</b>	12,41 ± 3,58	0,35 ± 0,56	0,97	0,06	13,60 ± 2,99	0,31 ± 0,5	0,98	0,03
<b>7</b>	13,12 ± 3,93	0,85 ± 0,78	0,94	0,04	8,26 ± 2,48	1,04 ± 0,44	0,89	0,20
<b>8</b>	6,50	0,27	0,96	0,16	8,78	0,36	0,96	0,00

Locais	$\pm 3,05$ $\pm 0,57$				$\pm 2,09$ $\pm 0,37$			
	Tabela 8 Estimativas da variância genética ( $V_G$ ) e ambiental ( $V_E$ ) para o DAP, em centímetros, aos 3 anos de idade, com as duas reamostragens. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto em oito ambientes.							
	1º amostra				2º amostra			
	$V_G$	$V_E$	$h^2$ Sakai	$R^2$	$V_G$	$V_E$	$h^2$ Sakai	$R^2$
<b>1</b>	8,73 $\pm 3,21$	0,41 $\pm 0,53$	0,95	0,35	14,98 $\pm 3,93$	0,77 $\pm 1$	0,95	0,05
<b>2</b>	7,90 $\pm 3,04$	0,09 $\pm 0,78$	0,99	0,05	5,35 $\pm 3,64$	0,02 $\pm 0,56$	1,00	0,003
<b>3</b>	5,82 $\pm 3,68$	0,02 $\pm 0,87$	0,99	0,00	5,28 $\pm 2,18$	0,05 $\pm 0,46$	0,99	0,01
<b>4</b>	4,53 $\pm 3,1$	0,15 $\pm 0,58$	0,97	0,17	3,67 $\pm 2,66$	0,25 $\pm 0,53$	0,94	0,27
<b>5</b>	10,40 $\pm 3,74$	0,40 $\pm 0,74$	0,96	0,02	12,51 $\pm 3,78$	0,42 $\pm 0,74$	0,97	0,05
<b>6</b>	10,43 $\pm 2,93$	0,16 $\pm 0,49$	0,98	0,11	7,45 $\pm 2,85$	0,36 $\pm ,47$	0,95	0,28
<b>7</b>	8,39 $\pm 2,93$	0,03 $\pm 0,52$	0,99	0,00	5,77 $\pm 3,16$	0,08 $\pm 0,5$	0,99	0,04
<b>8</b>	7,03 $\pm 3$	0,01 $\pm 0,61$	0,99	0,01	6,837 $\pm 2,02$	0,111 $\pm 0,36$	0,98	0,04

#### 4.2 Avaliação da Metodologia de Sakai e Hatakeyama (1963) utilizando população simulada.

Observa-se na tabela 9, que as estimativas da herdabilidade na média das 100 simulações foram superiores a 95%, independente da frequência alélica da população, ou seja, as  $h^2$  praticamente não alteraram. Sendo esses valores superiores a  $h^2$  simulada em cada situação.

Vale salientar que o limite inferior da estimativa da  $h^2$  nunca foi inferior a 0,68. Esse último valor ocorreu quando se utilizou uma população com alta

herdabilidade,  $h^2 = 0,8$ . Nessa situação poder-se-ia argumentar que as estimativas obtidas estariam dentro do intervalo de confiança de  $h^2$  pré-fixada que foi de 0,8. Contudo, essa observação só foi válida quando se utilizou menor número de amostra, apenas 10, para todos os tamanhos de estratos.

Tabela 9 Estimativas de  $h^2$  e  $R^2$  pela metodologia de Sakai e Hatakeyama (1963) considerando diferentes números de amostra de cada estrato. Dados obtidos a partir de uma população simulada considerando 100 genes e herdabilidade pré-fixada, variando de 0,3 a 0,8. Dados simulados considerando erros aleatórios e 100 reamostragens.

$h^2$ pré-fixada	Nº de amostras por estrato	$h^2_{\text{Estimada}}$			$R^2$ <sup>(1)</sup>		
		Máx	Méd	Min	Máx	Méd	Min
<b>0,3</b>	<b>10</b>	1,07	0,96	0,78	0,77	0,19	0,00
<b>0,3</b>	<b>20</b>	1,06	0,98	0,87	0,92	0,18	0,00
<b>0,3</b>	<b>30</b>	1,03	0,99	0,89	0,79	0,18	0,00
<b>0,4</b>	<b>10</b>	1,07	0,98	0,78	0,76	0,18	0,00
<b>0,4</b>	<b>20</b>	1,05	0,99	0,89	0,74	0,17	0,00
<b>0,4</b>	<b>30</b>	1,05	0,99	0,90	0,88	0,18	0,00
<b>0,8</b>	<b>10</b>	1,06	0,96	0,68	0,88	0,20	0,00
<b>0,8</b>	<b>20</b>	1,05	0,99	0,90	0,75	0,17	0,00
<b>0,8</b>	<b>30</b>	1,04	0,99	0,91	0,68	0,20	0,00

<sup>(1)</sup>Coefficiente de determinação entre a variância média esperada a partir da variância genética e ambiental estimada e a variância entre médias observados para cada tamanho de estrato.

Observe que independente da frequência alélica da população -  $h^2$  esperada - a  $h^2$  média das 100 simulações foi praticamente a mesma. Utilizando diferentes números de amostras para cada estrato, infere-se que o número de amostras praticamente não alterou a  $h^2$  média estimada. A principal consequência de aumentar o número de amostras foi na diminuição do intervalo de confiança. Mesmo assim, a diferença foi muito pequena.

Um dos critérios utilizados para identificar qual é a melhor alternativa do valor de  $b$  a ser empregado, porque normalmente não se tem informação de

como ocorre a variação ambiental, é o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) que estima o quanto o modelo explica a variação observada. Nesse caso, como foi determinado a priori na simulação que o erro é aleatório, então o  $b$  deve ser zero. Observe na tabela 9, que os  $R^2$  médios foram inferiores a 21%, embora nas 100 simulações o valores máximos de  $R^2$  foram altos. Praticamente as estimativas de  $R^2$  não alteraram com as mudanças nas frequências alélicas da população e o aumento no número de amostras de cada estrato.

## 5 DISCUSSÃO

A metodologia de Sakai e Hatakeyama (MSH) foi proposta há mais de 50 anos, tendo como fundamento a metodologia de Shrikhande (1957). Ela foi utilizada inúmeras vezes com várias espécies, a maioria perenes, sobretudo pela facilidade de aplicação e permitindo estimar a herdabilidade e também correlações sem custo expressivo para os programas. (VASCONCELLOS e VALOIS, 1986; KEPHARNATH et.al., 1969; NAMKOONG e SQUILLACE, 1968; VALOIS e NASCIMENTO, 1986; MCCUTCHAN e NAMKOONG, 1985; HÜHN, 1975).

A dificuldade principal da metodologia é escolher o valor da constante  $b$ . Namkoong e Squillace (1968) comentaram que quando se tem o  $b = 1$  é inviável estimar a  $h^2$ , não havendo condições de separar  $V_G$  e  $V_E$ . Isso é esperado ocorrer quando avalia um caráter cujas plantas sofrem muita competição e os erros não são aleatórios.

Para avaliar a eficiência do modelo foram utilizadas duas situações. Uma a partir dos dados experimentais onde foram avaliados 49 clones no sistema de uma planta por parcela com elevado número de repetições. Adicionalmente, esses experimentos foram repetidos em oito ambientes. Essa é uma situação ainda não explorada na literatura em que tem-se um número pré-determinado de genótipos diferentes, mas que repetem aleatoriamente na área. Uma situação favorável a aplicação da MSH é que o número de falhas foi muito pequeno (Tabelas 3 e 4).

A análise dos dados por meio da análise de variância mostrou diferença significativa entre os clones, em todos os ambientes, condição essa indispensável para o que foi realizado. Adicionalmente todos os experimentos apresentaram alta acurácia, isto é, a repetibilidade do desempenho dos clones nas diferentes repetições foi alta, tanto para altura como para o DAP das árvores.

Uma das críticas a MSH é a questão de diferenças na competição entre árvores (HÜHN, 1975). Não se procurou avaliar esse efeito, sobretudo devido ao grande número de repetições. Espera-se que nessas condições cada clone teve chance de ter como vizinho todos os demais, assim a diferença de competição pode ser atenuada.

As informações anteriores pressupõem que a variância do erro em relação a variação genética entre os clones foi pequena. Infelizmente não foi possível ter informação a respeito de como era a heterogeneidade experimental, isto é, se ela foi inteiramente ao acaso ou não. Na realidade, em nenhuma condição de campo isso é possível de ser obtido. Por essa razão em todos os ensaios apresentados na literatura utilizou-se vários valores para o coeficiente de heterogeneidade ambiental  $b$  e procurou-se, em algumas situações, por meio do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) da variância fenotípica entre estrato estimada e observada julgar qual seria o valor de  $b$  apropriado. Contudo, fica fácil entender que quando  $b$  tende para zero, a variância ambiental é aleatória e não ocorre diferença de competição entre árvores, a  $h^2$  estimada tende para a unidade (Tabela 6). Deve ser enfatizado que o valor de  $R^2$  em todos os casos foi de pequena magnitude. Contribuindo muito pouco para a decisão, embora ficasse evidente que quanto menor a estimativa de  $b$  maior foi a estimativa de  $R^2$ , no ambiente 1, que foi relatado na tabela 6.

Os erros associados as estimativas de  $V_G$  e  $V_E$  também seguiram a mesma tendência de  $h^2$ , ou seja, quanto menor o valor de  $b$  menor as estimativas dos erros associados a  $V_G$  e  $V_E$  obtidas. Não foram encontrados relatos na literatura dos erros associados a essas estimativas para serem comparadas aos resultados do presente trabalho.

Para as estimativas de  $b$  inferior a 0,45, no ambiente 1, a  $h^2$  estimada seria superior a 0,9, valor esse que está dentro do intervalo de confiança das estimativas de  $h^2$  obtidas na análise de variância. Isto é, o valor estimado pelo

MSH foi muito semelhante ao obtido quando se utilizou experimento. Deve ser enfatizado que foram realizadas duas amostragens independentes. Na aplicação do método, e como se pode observar nas tabelas 7 e 8, utilizando  $b = 0$ , as estimativas de  $h^2$  foram praticamente iguais. As flutuações maiores ocorreram nas estimativas de  $R^2$ .

Na literatura, como já enfatizado, há relatos de aplicações do MSH em Teca (*Tectona grandis*) (Kepharnath et al., 1969), seringueira (*Hevea brasiliensis*) (Vasconcellos e Valois, 1986), cacau (*Theobroma cacao*) (Valois e Nascimento, 1986), populus (*Populus euramericana*) e pinus (*Abies sachalinensis*) (Sakai e Hatakeyama, 1963). Em todos os casos os autores não tiveram condições de comparar as estimativas obtidas, pois não havia um delineamento experimental que possibilitasse outra alternativa de estimar  $h^2$  como ocorreu no presente trabalho.

Embora ocorresse uma boa concordância nas estimativas de  $h^2$  nos experimentos com clones de eucalipto, a dúvida a respeito do valor de  $b$  persiste. Para entender melhor o que ocorre foi simulada populações com 100 locos segregando, variando a frequência alélica da população e a herdabilidade. A simulação tem a vantagem de previamente saber que não tem diferença de competição, os erros serem aleatórios, a  $h^2$  é conhecida para comparar e não ocorrer perda de parcela. Adicionalmente possibilita fazer centenas de reamostragens, na mesma população, e assim pode generalizar os resultados obtidos.

Com os resultados apresentados na tabela 9 várias constatações importantes podem ser feitas. Como o erro foi considerado aleatório e ausência de competição, ou seja  $b = 0$ , a  $h^2$  média das 100 simulações foi praticamente 1, independente da  $h^2$  previamente estabelecida e utilizada para estimar a variância do erro. Desse modo a metodologia só irá funcionar se a  $h^2$  previamente utilizada for próximo de 1.



Chamou a atenção as estimativas de  $R^2$  que foram de pequena magnitude na média dos 100 casos, mas esporadicamente poder-se-ia ter maiores estimativas, como pode ser observado com os valores máximos apresentados em cada caso, levando contudo a uma interpretação errônea.

Do exposto, o MSH, tem sérias restrições no seu emprego, além daquelas anteriormente mencionadas na literatura. Ela só parece ser mais útil quando a variação genética é muito superior à variação ambiental. Nessa condição mesmo variando o valor de  $b$ , numa grande amplitude de condições a estimativa de  $h^2$  tende para a unidade, refletindo o que realmente ocorre.

## 6 CONCLUSÃO

Quando se compara o método de Sakai e Hatakeyama (1963) (MSH) com estimativas de  $h^2$  obtidas usando delineamento experimental este se mostrou eficiente, uma vez que as  $h^2$  estimadas foram ambas de elevadas magnitudes.

Contudo, na simulação utilizando diferentes valores de  $h^2$  pré-fixados o MSH na maioria dos casos foi ineficiente.

A eficiência do MSH é muito dependente da constante que avalia a heterogeneidade ambiental, que na maioria dos casos é desconhecida.

O emprego do coeficiente de determinação do modelo ( $R^2$ ) não se mostrou ser eficiente como critério para identificar o valor mais apropriado da constante  $b$ .

## REFERÊNCIAS

ABREU, G. B., et al. (2013). Computer Simulation for the Evaluation of Recombination Strategies in Intrapopulation Recurrent Selection in *Eucalyptus*. **Silvae Genetica**, v.62, n.1-2, p.68-79.

ANDRADE, H. B. et al. Avaliação de Espécies e Precedências de *Eucalyptus L. Heritor* (Myrtaceae) Nas regiões Norte e Noroeste do Estado de Minas Gerais. **Revista Árvore**, VIÇOSA, v. 18, n.3, p. 215-299, 1994.

ASSIS, F. T. Melhoramentogenético de eucalyptus: Desafios e perspectivas. In: 3º Encontro de Brasileiro de Silvicultura, 2014, Campinas-SP, **Anais...** p 127-148.

BERNARDO, R. **Essentials of plant breeding**. Wooldbury, MN. 2014. 252p.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2º edition. Wooldbury, MN. 2010. 390p.

BERTOLA, A. **Eucalipto – 100 anos de Brasil**. Brasil.Disponívelem: [http://www.celso-foelkel.com.br/artigos/outros/Eucalipto\\_100%20anos%20de%20Brasil\\_Alexandre\\_Bertola.pdf](http://www.celso-foelkel.com.br/artigos/outros/Eucalipto_100%20anos%20de%20Brasil_Alexandre_Bertola.pdf). Acesso: 10 de jun. 2015.

BORRALHO, N. O melhoramentogenético do eucalipto: duashistórias com o mesmofim. In: SIMPOSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 2007, Lavras. **Anais...**Lavras: UFLA/GEN, 2007.

BUENO, L.C.S.; MENDES, A.N.G.; CARVALHO, S. P. **Melhoramento genético de plantas: princípios e procedimentos**. 2.ed. Lavras: UFLA, 2006. 319p.

COSTA, J.R. **Análise espacial e de vizinhança no melhoramento genético de plantas**. 2003. 82p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

FERREIRA, M.; SANTOS, P. E. T. Melhoramento genético florestal dos Eucalyptus no Brasil: breve histórico e perspectivas. In: CONFERENCE ON SILVICULTURE AND IMPROVEMENT OF EUCALYPT, 5., 1997, Salvador. Proceedings... Salvador: **IUFRO**, 1997. P. 14-34.

FONSECA, S. M. D. et al. **Manual prático de melhoramento genético do eucalipto**. Editora UFV: Viçosa-MG, 2010. p. 24-26

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; FILHO, J. B. M. Testers and Combining Ability. **Quantitative Genetics in Maize Breeding**. New York, NY: Springer New York, 2010. p. 383-423.

HÜHN, M. Estimation of broad sense heritability in plant populations: an improved method. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 46, n. 2, p. 87-99, 1975.

KEPHARNATH, S., CK Ramanatha Chetty, and M. S. Rawat. "Estimation of genetic parameters in teak (*Tectona grandis*) without raising progeny." **Indian Forester** 95.4 (1969) p.238-245.1969.

KNAPP, S. J.; STROUP, W. W.; ROSS, W. M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. **Crop Science**, Madison, v. 25, n. 1, p. 192-194, Jan./Feb. 1985.

MCCUTCHAN, B. G.; OU, J. X.; NAMKOONG, G. A comparison of planned unbalanced designs for estimating heritability in perennial tree crops. **Theoretical and applied genetics**, v. 71, n. 3, p. 536-544, 1985.

MORA, L. A.; GARCIA, C. H. **A cultura do eucalipto no Brasil**. [S.l: s.n.], 2000

Namkoong, G., and A. E. Squillace. "Problems in estimating genetic variance by Shrikhande's method." **Silvae Genetica**, Frankfurt 19.2/3 (1970): p. 74-77.

NYQUIST, W. E., Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations, **Critical Rev. Plant Sci**, 1991. 10 p.235-322

OLIVEIRA, M.S.P. Melhoramento genético de espécies perenes nativas da Amazônia. In: simposio de atualização em genética e melhoramento de plantas, 2007, Lavras. **Anais...**Lavras: UFLA/GEN, 2007.

R CORE TEAM (2015). R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Genética na Agropecuária**. 5 ed. Lavras: UFLA, 2012. 566 p.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. 1 ed.Lavras: UFLA, 2012. 522 p.

RESENDE, M.D.V. de ; SILVA, F. F. E. ; AZEVEDO, C. F. . **Estatística matemática, biométrica e computacional: Modelos Mistos, Multivariados, Categóricos e Generalizados (REML/BLUP), Inferência Bayesiana, Regressão Aleatória, Seleção Genômica, QTL-GWAS, Estatística Espacial e Temporal, Competição, Sobrevivência**. 1. ed. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2014. v. 1. 881p .

RESENDE, M. D. V. de.; STURION, J. A. Spatial statistical analysis of trials through individual mixed models with modelling of errors by ARIMA processes in two dimensions. **Journal of Mathematics and Statistics**, São Paulo, v. 21, n. 1, p. 7-33, Jan. 2003.

REZENDE, G. D.S.P. Melhoramento genético do eucalipto. In: congresso brasileiro de melhoramento de plantas, 9., 2001, Goiânia. **Anais...Goiânia: EMBRAPA Arroz e Feijão**, 2001. 1 CD-ROM.

SAKAI, K.I.; HATAKEYAMA, S. Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progenies. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v.12, p.1952-1957, 1963.

SHANNON, Robert E. **Systems simulation: the art and science**. Englewood Cliffs: PrenticeHall, [s. n.], 1975.

SHRIKHANDE, V. J., Some considerations in designing experiments on coconut trees. **J. Indian Soc. Agric. Stat.**, 9, 82, 1957.

SIQUEIRA, A.C.M. de F.; NOGUEIRA, J.C.B.; KAGEYAMA, P.Y. Conservação dos recursos genéticos ex situ do cumbaru (*Dypteryx alata* Vog) – Leguminosae. **Revista Instituto Florestal de São Paulo**, São Paulo, v.5, n.2, p. 231-243, 1993.

VALE, A. B.; et al. **Eucaliptocultura no Brasil: silvicultura, manejo e ambiência**. Editora: Spremagráfica e Editora Ltda, Viçosa-MG, 552p., 2014.

VALOIS, A. C. C.; NASCIMENTO, J. C. Estimativa de parâmetros genéticos em cacauzeiros sem utilização de testes de progênies. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 21, n. 9, p. 965-970, 1986.

VASCONCELLOS, M. E.C.; VALOIS, A. C. C. Estimativa de parâmetros genéticos em seringueira sem o emprego de testes de progênies. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 21, n. 7, p. 731-738, 1986.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto: **Sociedade Brasileira de Genética**, 1992, 496p

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

## APÊNDICES

Apêndice 1 A Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 2, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	-20.53	± 16.62	30.70	± 14.42	-2.02	0.51
0,8	-3.02	± 8.54	13.39	± 6.37	-0.29	0.50
0,7	2.84	± 5.87	7.74	± 3.73	0.27	0.48
0,6	5.78	± 4.55	5.00	± 2.45	0.54	0.47
0,5	7.56	± 3.77	3.42	± 1.71	0.69	0.45
0,4	8.76	± 3.26	2.43	± 1.237	0.78	0.44
0,3	9.62	± 2.9	1.76	± 0.91	0.85	0.42
0,2	10.28	± 2.64	1.30	± 0.69	0.89	0.40
0,1	10.79	± 2.44	0.97	± 0.52	0.92	0.38
0	11.21	± 2.28	0.73	± 0.4	0.94	0.37

Apêndice 2 A Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 3, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	10.84	± 20.42	1.52	± 17.42	1.16	0.00
0,8	9.42	± 10.32	0.26	± 7.46	1.03	0.00
0,7	8.94	± 6.98	0.08	± 4.25	0.99	0.00
0,6	8.70	± 5.32	0.19	± 2.72	0.98	0.00
0,5	8.56	± 4.35	0.22	± 1.85	0.97	0.00
0,4	8.46	± 3.71	0.22	± 1.31	0.97	0.00
0,3	8.39	± 3.26	0.21	± 0.95	0.98	0.01
0,2	8.34	± 2.93	0.19	± 0.7	0.98	0.01
0,1	8.30	± 2.68	0.17	± 0.53	0.98	0.02
0	8.27	± 2.48	0.15	± 0.40	0.98	0.02



Apêndice 3 A Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 4, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0.9	-2.94	± 16.65	11.58	± 14.45	-0.34	0.10
0.8	3.70	± 8.55	5.02	± 6.38	0.42	0.10
0.7	5.91	± 5.88	2.89	± 3.74	0.67	0.10
0.6	7.02	± 4.56	1.86	± 2.45	0.79	0.09
0.5	7.68	± 3.78	1.28	± 1.71	0.86	0.09
0.4	8.12	± 3.27	0.91	± 1.23	0.90	0.09
0.3	8.43	± 2.912	0.66	± 0.917	0.93	0.08
0.2	8.67	± 2.64	0.49	± 0.69	0.95	0.08
0.1	8.85	± 2.44	0.37	± 0.52	0.96	0.08
0	8.99	± 2.28	0.28	± 0.4	0.97	0.08

Apêndice 4 A Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 5, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	-11.65	± 27.08	38.66	± 23.5	-0.43	0.10
0,8	10.86	± 13.91	16.52	± 10.38	0.40	0.09
0,7	18.42	± 9.56	9.33	± 6.08	0.66	0.09
0,6	22.24	± 7.42	5.87	± 3.99	0.79	0.08
0,5	24.57	± 6.15	3.91	± 2.78	0.86	0.07
0,4	26.14	± 5.31	2.69	± 2.01	0.91	0.07
0,3	27.28	± 4.73	1.89	± 1.49	0.94	0.06
0,2	28.15	± 4.3	1.35	± 1.12	0.95	0.05
0,1	28.84	± 3.97	0.97	± 0.85	0.97	0.05
0	29.40	± 3.71	0.70	± 0.65	0.98	0.04

Apêndice 5 A Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 6, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	7.60	± 28.65	5.82	± 24.24	0.57	0.01
0,8	10.29	± 14.6	2.99	± 10.4	0.77	0.01
0,7	11.18	± 9.94	1.99	± 5.93	0.85	0.02
0,6	11.62	± 7.63	1.45	± 3.8	0.89	0.02
0,5	11.88	± 6.26	1.11	± 2.59	0.91	0.03
0,4	12.05	± 5.31	5.31	± 1.83	0.69	0.04
0,3	12.17	± 4.71	0.68	± 1.33	0.95	0.04
0,2	12.27	± 4.23	0.55	± 0.98	0.96	0.05
0,1	12.34	± 3.87	0.44	± 0.73	0.97	0.06
0	12.41	± 3.58	0.35	± 0.56	0.97	0.06

Apêndice 6 A Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 7, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	-41.86	± 33.91	50.97	± 29.29	-4.59	0.11
0,8	-11.51	± 17.12	21.34	± 12.72	-1.17	0.10
0,7	-1.36	± 11.54	11.85	± 7.35	-0.13	0.10
0,6	3.74	± 8.78	7.37	± 4.77	0.34	0.09
0,5	6.82	± 7.13	4.86	± 3.3	0.58	0.08
0,4	8.89	± 5.31	3.32	± 2.37	0.73	0.07
0,3	10.39	± 5.27	2.32	± 1.75	0.82	0.07
0,2	11.52	± 4.7	1.65	± 1.31	0.87	0.06
0,1	12.40	± 4.27	1.18	± 1	0.91	0.05
0	13.12	± 3.92	0.85	± 0.77	0.94	0.04

Apêndice 7 A Estimativas das herdabilidades para altura de plantas de eucalipto, em metros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 8, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	-0.82	± 19.15	7.48	± 16.61	-0.12	0.15
0,8	3.26	± 10.06	3.40	± 7.5	0.49	0.16
0,7	4.62	± 7.06	2.05	± 4.49	0.69	0.16
0,6	5.29	± 5.6	1.38	± 3.02	0.79	0.16
0,5	5.69	± 4.72	0.99	± 2.15	0.85	0.16
0,4	5.96	± 5.31	0.74	± 1.59	0.89	0.16
0,3	6.15	± 3.75	0.56	± 1.21	0.92	0.16
0,2	6.30	± 3.45	0.43	± 0.93	0.94	0.16
0,1	6.41	± 3.23	0.34	± 0.72	0.95	0.16
0	6.50	± 3.05	0.27	± 0.57	0.96	0.16

Apêndice 8 A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 1, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	-11.40	± 27.3	19.15	± 23.36	-1.47	0.39
0,8	-0.19	± 13.74	8.15	± 10	-0.02	0.38
0,7	3.54	± 9.25	4.62	± 5.69	0.43	0.38
0,6	5.41	± 7.03	2.93	± 3.63	0.65	0.37
0,5	6.52	± 5.71	1.98	± 2.47	0.77	0.37
0,4	7.26	± 5.31	1.40	± 1.74	0.84	0.36
0,3	7.79	± 4.25	1.01	± 1.26	0.89	0.36
0,2	8.19	± 3.8	0.74	± 0.93	0.92	0.36
0,1	8.49	± 3.47	0.55	± 0.7	0.94	0.35
0	8.73	± 3.21	0.41	± 0.53	0.95	0.35

Apêndice 9 A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 2, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	6.36	± 22.53	1.67	± 20.11	0.79	0.02
0,8	7.23	± 11.56	0.80	± 9.15	0.90	0.02
0,7	7.52	± 7.93	0.50	± 5.54	0.94	0.03
0,6	7.66	± 6.14	0.36	± 3.76	0.96	0.03
0,5	7.75	± 5.08	0.27	± 2.71	0.97	0.03
0,4	7.80	± 5.31	0.21	± 2.03	0.97	0.03
0,3	7.84	± 3.89	0.17	± 1.56	0.98	0.04
0,2	7.87	± 3.53	0.14	± 1.22	0.98	0.04
0,1	7.89	± 3.25	0.11	± 0.97	0.99	0.04
0	7.90	± 3.03	0.09	± 0.78	0.99	0.05

Apêndice 10A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 3, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	4.73	± 31.86	1.03	± 27.89	0.82	0.00
0,8	5.33	± 16.1	0.44	± 12.3	0.92	0.00
0,7	5.53	± 10.86	0.25	± 7.22	0.96	0.00
0,6	5.63	± 8.26	0.16	± 4.77	0.97	0.00
0,5	5.69	± 6.71	0.11	± 3.35	0.98	0.00
0,4	5.73	± 5.31	0.07	± 2.45	0.99	0.00
0,3	5.76	± 4.95	0.05	± 1.84	0.99	0.00
0,2	5.79	± 4.41	0.04	± 1.41	0.99	0.00
0,1	5.80	± 4	0.03	± 1.1	1.00	0.00
0	5.82	± 3.67	0.02	± 0.86	1.00	0.00

Apêndice 11A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 4, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	1.75	± 25.02	3.02	± 21.47	0.37	0.05
0,8	3.32	± 12.75	1.44	± 9.34	0.70	0.06
0,7	3.84	± 8.68	0.90	± 5.41	0.81	0.07
0,6	4.09	± 6.66	0.63	± 3.523	0.87	0.09
0,5	4.24	± 5.45	0.47	± 2.43	0.90	0.10
0,4	4.34	± 5.31	0.36	± 1.75	0.92	0.11
0,3	4.41	± 4.09	0.28	± 1.29	0.94	0.13
0,2	4.46	± 3.67	0.23	± 0.97	0.95	0.14
0,1	4.50	± 3.35	0.18	± 0.74	0.96	0.16
0	4.53	± 3.1	0.15	± 0.57	0.97	0.17

Apêndice 12A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 5, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	-19.21	± 32.25	27.21	± 27.85	-2.40	0.07
0,8	-2.83	± 16.28	11.26	± 12.1	-0.34	0.07
0,7	2.65	± 10.98	6.18	± 6.99	0.30	0.06
0,6	5.40	± 8.35	3.79	± 4.54	0.59	0.05
0,5	7.05	± 6.78	2.47	± 3.14	0.74	0.05
0,4	8.16	± 5.31	1.66	± 2.25	0.83	0.04
0,3	8.96	± 5.01	1.15	± 1.66	0.89	0.04
0,2	9.56	± 4.47	0.80	± 1.25	0.92	0.03
0,1	10.03	± 4.06	0.56	± 0.95	0.95	0.03
0	10.40	± 3.73	0.40	± 0.73	0.96	0.02

Apêndice 13A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 6, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	2.46	± 24.72	7.57	± 21.08	0.25	0.12
0,8	6.86	± 12.49	3.24	± 9.03	0.68	0.12
0,7	8.34	± 8.43	1.85	± 5.15	0.82	0.12
0,6	9.07	± 6.42	1.18	± 3.29	0.89	0.12
0,5	9.52	± 5.23	0.80	± 2.24	0.92	0.12
0,4	9.82	± 5.31	0.56	± 1.58	0.95	0.11
0,3	10.03	± 3.89	0.40	± 1.15	0.96	0.11
0,2	10.20	± 3.48	0.30	± 0.85	0.97	0.11
0,1	10.32	± 3.17	0.22	± 0.64	0.98	0.11
0	10.43	± 2.92	0.16	± 0.48	0.98	0.11

Apêndice 14A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 7, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>		<b>V<sub>E</sub></b>		<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
0,9	11.07	± 26.36	-2.19	± 22.67	1.25	0.0025
0,8	9.58	± 13.21	-0.78	± 9.72	1.09	0.0017
0,7	9.08	± 8.85	-0.35	± 5.54	1.04	0.0011
0,6	8.83	± 6.69	-0.16	± 3.55	1.02	0.0006
0,5	8.68	± 5.4	-0.07	± 2.41	1.01	0.0002
0,4	8.58	± 5.31	-0.02	± 1.71	1.00	0.0000
0,3	8.51	± 3.96	0.00	± 1.24	1.00	0.0000
0,2	8.46	± 3.52	0.02	± 0.91	1.00	0.0001
0,1	8.42	± 3.19	0.02	± 0.68	1.00	0.0003
0	8.39	± 2.93	0.03	± 0.52	1.00	0.0007

Apêndice 15A Estimativas das herdabilidades para o diâmetro à altura do peito de plantas de eucalipto, em centímetros, considerando diferentes valores do coeficiente de heterogeneidade ambiental ( $b$ ), o qual avalia a heterogeneidade ambiental. Dados obtidos na avaliação de clones de eucalipto no ambiente 8, aos três anos.

<b>b</b>	<b>V<sub>G</sub></b>	<b>V<sub>E</sub></b>	<b>h<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup></b>		
0,9	1.23	± 27.22	5.42	± 23.67	0.18	0.01
0,8	4.43	± 13.64	2.29	± 10.27	0.66	0.01
0,7	5.50	± 9.13	1.28	± 5.93	0.81	0.01
0,6	6.04	± 6.89	0.80	± 3.84	0.88	0.01
0,5	6.36	± 5.57	0.53	± 2.65	0.92	0.01
0,4	6.58	± 5.31	0.37	± 1.9	0.95	0.01
0,3	6.74	± 4.07	0.26	± 1.4	0.96	0.01
0,2	6.86	± 3.62	0.18	± 1.05	0.97	0.01
0,1	6.96	± 3.27	0.13	± 0.8	0.98	0.01
0	7.03	± 3	0.10	± 0.61	0.99	0.01