

Inferencia Bayesiana y metodología de modelos lineales mixtos aplicados al mejoramiento del maíz

Freddy Mora¹ y Emmanuel Arnhold²

¹ Departamento de Agronomía. Centro de Ciencias Agrarias - UEM.
Rua Santos Dumont 2353-A, Apto. 301, Zona 01, 87013-050. Maringá, Paraná, Brasil.

² Departamento de Biología General. Universidad Federal de Viçosa.
Edifício Artur Bernardes, Viçosa, Minas Gerais Brasil.

Abstract

F. Mora and E. Arnhold. 2006. Application of the Bayesian inference and mixed linear model method to maize breeding. Cien. Inv. Agr. 33(3):217-223. This study examines genetic breeding values and variance components of popping expansion and grain production by means of Bayesian inference and a mixed linear model approach in 96 S₃ maize families. Best Linear Unbiased Predictors (BLUP) of family effect were obtained by considering the Restricted Maximum Likelihood (REML) method of variance component estimation. An Independence Chain algorithm (IC) was used as a method of Bayesian inference. Family and residual variance component values were very similar between the IC algorithm and the REML method. Heritability values showed imperceptible differences in the approximation between approaches. Differences in the standard deviation of these estimates were observed, with the REML approach clearly showing the largest result. Heritability of grain production was moderate to high for popping expansion, indicating that simple selection methods can be applied. Using an IC algorithm and the BLUP approach for breeding values, no important changes were seen in family ranking, which was confirmed with high and significant Spearman's correlations values (Γ_s) ranging from 0.9941 ± 0.004 to 0.9973 ± 0.001 . Pearson's correlation between the BLUP values of popping expansion and grain production was low, negative and insignificant ($\Gamma_s = -0.0320 \pm 0.02$). We concluded that Bayesian inference via an IC algorithm could be an important tool to use in maize breeding like classical analysis using a mixed linear model procedure.

Key words: BLUP, independence chain algorithm, plant breeding, REML.

Introducción

En el mejoramiento genético de plantas, la estimación de componentes de varianza y la predicción de los valores genéticos son aspectos claves en el análisis genético-cuantitativo de características de importancia económica. Dentro de programas específicos de mejoramiento animal diversos trabajos han enfatizado las diferencias entre el enfoque Bayesiano y Frecuentista para la obtención de estos parámetros genéticos, utilizando esencialmente el método de muestreo de Gibbs en el contexto Bayesiano (Blasco, 2001).

En el contexto Frecuentista, considerando la metodología de modelos lineales mixtos, es posible obtener la mejor predicción lineal no sesgada denominado BLUP (Best Linear Unbiased Predictor), de los efectos aleatorios, a través de la maximización de la función de densidad conjunta considerando los efectos fijos y aleatorios del modelo mixto. A su vez, la mejor estimación lineal no sesgada BLUE (Best Linear Unbiased Estimator) de los efectos fijos se puede obtener a partir del sistema de ecuaciones de modelos mixtos.

La predicción de los efectos aleatorios del modelo mixto (ej. valores genéticos predichos en el mejoramiento de plantas) depende de las estimaciones de componentes de

varianza, estimados preferiblemente a través del procedimiento de máxima verosimilitud restringida - REML (Restricted Maximum Likelihood). Los componentes de varianza vía REML se pueden obtener por medio de los procedimientos MIXED y VARCOMP de SAS® (Mora y Meneses, 2004; Astorga y Mora, 2005), y las soluciones de los efectos aleatorios a través del procedimiento MIXED, que puede establecerse en un único proceso iterativo de estimación-predicción (Bueno-Filho y Vencovsky, 2000).

El análisis Bayesiano se basa en el conocimiento de la distribución *a posteriori* de los parámetros genéticos y viabiliza la conformación de regiones de credibilidad para las estimativas de tales parámetros (Gianola y Fernando, 1986).

El problema general de la inferencia Bayesiana consiste en calcular los valores esperados de los parámetros siguiendo una función *a posteriori*. Según Blasco (2001), cuando se aplicó el método de Monte Carlo, basado en Cadenas de Markov (MCMC) para estimar distribuciones marginales *a posteriori*, se simplificaron los procedimientos computacionales y se renovó el interés por los métodos Bayesianos. Wolfinger y Kass (2000) examinaron regiones de credibilidad para funciones generales de componentes de varianza usando una variante del método de MCMC llamado algoritmo de cadena independiente (IC). Aquí, la distribución base para los efectos aleatorios es exacta. Por lo tanto, las muestras MCMC son rechazadas solamente si ellos no están en el espacio del parámetro, lo cual puede ocurrir por ejemplo, si un componente de varianza individual es estimado con valor negativo. Con ello el algoritmo IC es un caso especial de muestreo de rechazo (Tierney, 1994).

El presente estudio tuvo como objetivo examinar las corrientes Bayesiana y Frecuentista en la obtención de parámetros genéticos aplicados a programas de mejoramiento de maíz (*Zea mays* L.), considerando un ensayo con 96 familias de polinización abierta S₃, establecido en el Estado de Río de Janeiro, Brasil, utilizando métodos de estimación/predicción vía REML/BLUP y el algoritmo de cadenas independientes, en los respectivos análisis, para las características

producción de granos y capacidad de expansión.

Materiales y métodos

Noventa y seis familias S₃ de medios hermanos de maíz, de la población Beija-Flor, fueron examinados en función del valor genético predicho, componentes de varianza y heredabilidad de la capacidad de expansión y producción de granos. El experimento se realizó en Campos dos Goitacases, Río de Janeiro, Brasil, en la Empresa de Investigación Agropecuaria del Estado de Río de Janeiro-PESAGRO, considerando un diseño de bloques al azar, con cuatro bloques. Las parcelas correspondieron a hileras de 5 m, espaciadas por 0,9 m, con 30 plantas cada una. Las familias S₃ son provenientes del banco de germoplasma del Sector de Genética, del Departamento de Biología General, Universidad Federal de Viçosa, Estado de Minas Gerais, Brasil.

La capacidad de expansión, expresada en mL·mL⁻¹, se determinó en muestras de 30 g de granos por parcela, reventadas en máquinas de rosetas, con flujo de aire caliente y con 1.200 watts de potencia. La producción de granos, medida en kg de granos molidos, se corrigió para una humedad estándar de 14,5%. Se realizó análisis de co-varianza para corregir el valor de producción de granos en la parcela, para 30 plantas, utilizándose el método propuesto por Vencovsky y Cruz (1991).

Estimación/predicción vía REML/BLUP

Para la descripción de los valores observados se utilizó el siguiente modelo lineal estadístico, que incluyó factores fijos y aleatorios, apropiados para la metodología de modelos mixtos:

$$y = X\beta + Z\gamma + \varepsilon$$

donde y es el vector de las respuestas observadas (de dimensión 384x1), X es la matriz de diseño de los efectos fijos (de dimensión 384x5), β corresponde al vector de parámetros de efectos fijos (de dimensión 5x1), Z es la matriz de incidencia de los efectos aleatorios (de dimensión 384x96), γ es el vector de efectos aleatorios (de dimensión 96x1) y ε es el vector de residuos (de dimensión 384x1). Se asumió

que γ y ε fueron independientes y tuvieron distribución normal univariada con media 0 y matriz de varianza G y R, respectivamente.

Los valores β estimados y los valores γ predichos, que fueron los mejores estimadores lineales no sesgados (BLUE) de los efectos fijos, y la mejor predicción lineal no sesgada (BLUP) de los efectos aleatorios, respectivamente, se derivaron a partir de las ecuaciones de modelos mixtos (Henderson, 1984):

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{\gamma} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

los cuales pueden ser escritos de la forma:

$$\hat{\beta} = (X'V^{-1}X)^{-1}X'V^{-1}y$$

$$\hat{\gamma} = GZ'V^{-1}(y - X\hat{\beta})$$

donde “-” es una inversa generalizada de la matriz correspondiente, V^{-1} es la inversa de la matriz de varianza de y , definida como $V = ZGZ' + R$.

La heredabilidad familiar se estimó a partir de la siguiente expresión (Arnhold *et al.* 2006):

$$h^2 = \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_p^2} = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_e^2/4 + \sigma_f^2}$$

donde $\hat{\sigma}_G^2$ y $\hat{\sigma}_p^2$ fueron las varianzas genéticas y fenotípicas, respectivamente; σ_f^2 y σ_e^2 fueron los componentes de varianza familiar y residual, respectivamente, estimados vía máxima verosimilitud restringida. La desviación estándar de la heredabilidad se calculó de acuerdo con Falconer (1989).

Las estimaciones de componentes de varianza y las soluciones de los efectos aleatorios se calcularon en un único proceso iterativo de estimación-predicción (Bueno Filho y Vencovsky, 2000), utilizando el procedimiento PROC MIXED de SAS® 8.02 (SAS Institute, 1996), con las opciones SOLUTION y REML, para la obtención de los valores empíricos BLUP y estimación de componentes de varianza, respectivamente. El procedimiento

de máxima verosimilitud restringida (REML) utilizó un algoritmo de Newton-Raphson, iterando hasta dar convergencia a la función objetivo (logaritmo de verosimilitud) de la parte correspondiente a los efectos aleatorios. Como valores iniciales se utilizaron los estimadores cuadráticos no sesgados de varianza mínima (MIVQUE) (Rao, 1972). El procedimiento MIXED también se utilizó para la obtención de las desviaciones estándar de cada parámetro REML estimado.

Inferencia Bayesiana considerando algoritmo de cadena independiente

En inferencia Bayesiana, todos los parámetros del modelo son considerados variables aleatorias. Los componentes de varianza, heredabilidad y valores genéticos predichos obtenidos por el método Bayesiano se basaron en la media y la mediana de cada muestra *a posteriori* de tamaño 10000, generada por el algoritmo de cadena independiente, perteneciente a los métodos MCMC (Markov Chain Monte Carlo). Se descartaron las primeras 1000 muestras de cada cadena para evaluar la posible dependencia de los valores iniciales. Por lo tanto, cada cadena constó de 11000 muestras. El procedimiento PROC MIXED con opción PRIOR se utilizó para este análisis, construyéndose un conjunto de datos con las informaciones *a priori* de los parámetros (densidad base).

Definimos θ como el vector de componentes de varianza. La función de densidad conjunta de (β, γ, θ) fue:

$$f(\beta, \gamma, \theta | y) = f(\beta, \gamma | \theta, y) f(\theta | y)$$

La especificación de cada distribución *a priori* de los elementos del modelo fue:

$$f(y | \beta, \gamma, \sigma_e^2, \sigma_f^2) \sim N(X\beta + Z\gamma, R)$$

$$f(\beta) \sim \text{Uniforme}$$

$$f(\gamma | \sigma_f^2) \sim N(0, G)$$

$$f(\sigma_f^2) \sim IG(a, b)$$

$$f(\sigma_e^2) \sim IG(c, d)$$

Los componentes de la varianza tuvieron distribución gamma invertida (\sim IG), con parámetros *a priori* obtenidos a través del cuadro de densidades base de un análisis preliminar, utilizando distribución no informativa de Jeffreys. La función de densidad *a priori* del parámetro de efecto fijo se asumió uniforme (opción FLAT).

La distribución *a posteriori* conjunta fue definida como:

$$f(\beta, \gamma, \sigma_e^2, \sigma_f^2 | y) \propto f(\beta) f(\gamma | \sigma_f^2) f(\sigma_f^2) f(\sigma_e^2) f(y | \beta, \gamma, \sigma_e^2, \sigma_f^2)$$

Las muestras *a posteriori* fueron analizadas utilizando los procedimientos PROC AUTOREG y UNIVARIATE (SAS Institute, 1996).

Coefficiente de correlación de Spearman se utilizó para comparar entre los ranking obtenidos a partir de los métodos BLUP y algoritmo de cadenas independientes, y correlación de Pearson fue utilizado entre valores BLUP de cada característica, calculados por medio del procedimiento PROC CORR (SAS Institute, 1996). Intervalos de confianza bootstrap, con 95% de probabilidad, fueron estimados para las correlaciones de Spearman y Pearson, a través del procedimiento PROC SURVEYSELECT (SAS Institute, 1996), con 500 muestras aleatorias.

Resultados y discusión

Las estimaciones puntuales de los componentes de varianza y heredabilidades vía REML fueron, en ambas características, más cercanas a los valores de la mediana de los parámetros del algoritmo de cadena independiente (Cuadro 1). Sin embargo, se debe notar que los valores entre el promedio IC y REML fueron muy cercanos entre sí, en términos de estimativas puntuales. Las diferencias entre ambos procedimientos fueron de orden de las desviaciones estándar, donde los componentes de varianza y la heredabilidad vía REML fueron claramente mayores a las estimativas Bayesianas, lo que implicaría en diferencias de amplitud en las estimativas por intervalo de ambas metodologías.

Las heredabilidades de la producción de

granos fueron moderadas, mientras que en la capacidad de expansión estos valores fueron altos, indicando una situación pertinente a la selección inter-genotípica. Métodos simples de selección pueden ser aplicados para la obtención de ganancias genéticas. Santos *et al.* (2004) encontraron valores altos de la heredabilidad en sentido amplio (0,72) para la capacidad de expansión, en familias S₂ de la población Beija-Flor. En experimentos con la misma población en familias S₁ y S₂, Vilarinho *et al.* (2003), encontraron valores altos y moderados en la heredabilidad de esa característica (0,60 y 0,32, respectivamente).

La producción de granos promedio fue de 2169 kg, con un coeficiente de variación de 24%, mientras que la capacidad de expansión tuvo un promedio de 29,22 mL·mL⁻¹, con un coeficiente de variación de 11% (datos no mostrados). La capacidad de expansión fue alta, comparado con los valores sugeridos por Miranda *et al.* (2003) para poblaciones comerciales (>20 mL·mL⁻¹).

Las soluciones de los efectos aleatorios debido a la familia (valores genéticos predichos) vía mejor predicción lineal no sesgada (BLUP) y algoritmo de cadena independiente (IC) son mostradas en el Cuadro 2. En este análisis se consideraron las mejores 20 familias en función de los valores predichos BLUP, para establecer la respectiva comparación con los valores del algoritmo IC.

Los valores BLUP e IC fueron levemente diferentes entre sí en producción de granos. Sin embargo, no se evidenciaron cambios importantes en el posicionamiento de los genotipos con la metodología Bayesiana. En el caso de la capacidad de expansión, los valores predichos tienden, relativamente, a parecerse más entre BLUP e IC, y, como el caso de la producción de granos, las diferencias entre familias no afectan significativamente el ordenamiento de las familias. Las similitudes entre los distintos métodos fueron ratificados por los altos y significativos valores de la correlación de Spearman ($p > 0,01$), cuyos valores fueron de $\Gamma_s = 0,9968 \pm 0,003$ (para producción de granos) y $\Gamma_s = 0,9957 \pm 0,002$ (para capacidad de expansión) entre los ranking BLUP y el promedio de IC, y con

Cuadro 1. Componentes de varianza familiar (σ_f^2), residual (σ_e^2) y heredabilidad (h^2) por característica, considerando las metodologías de Máxima Verosimilitud Restringida (REML) y algoritmo de Cadenas Independientes (IC), en familias de maíz.

Table 1. Family (σ_f^2) and residual (σ_e^2) variance components and heritability (h^2) for each trait, using the independence chain algorithm (IC) and restricted maximum likelihood (REML) approaches in maize families.

Característica	Parámetros	REML	DS ¹	IC		
				Media	Mediana	DS ¹
Producción de granos	σ_f^2	65618	20497	66596	65703	147,1849
	σ_e^2	279131	23383	280451	279756	159,8928
	h^2	0,485	0,0404	0,482	0,485	0,0006
Capacidad de expansión	σ_f^2	9,4146	1,7905	9,5311	9,4497	0,0129
	σ_e^2	11,2705	0,9441	11,3144	11,2904	0,0068
	h^2	0,7697	0,0641	0,7687	0,7701	0,0003

¹DS: desviación estándar. *Standard deviation.*

coeficientes de $\Gamma_s=0,9941\pm 0,004$ (producción de granos) y $\Gamma_s=0,9973\pm 0,001$ (capacidad de expansión) entre los ranking BLUP y la mediana de IC. Nogueira *et al.* (2003), en un análisis comparativo entre inferencia Bayesiana y Frecuentista de un modelo lineal mixto, trabajando con animales encontró valores divergentes entre los componentes de varianza residuales, con altas desviaciones estándar de las varianzas y valores genéticos, utilizando el

algoritmo de muestreo de Gibbs, y observó una divergencia importante en el ordenamiento de los genotipos.

En la figura 1, se puede observar la representación gráfica de las cadenas del algoritmo IC, para los componentes de varianza familiar y residual, y heredabilidad de la producción de granos. Aquí, el período de descarte (1000 muestras de cada cadena) permanece

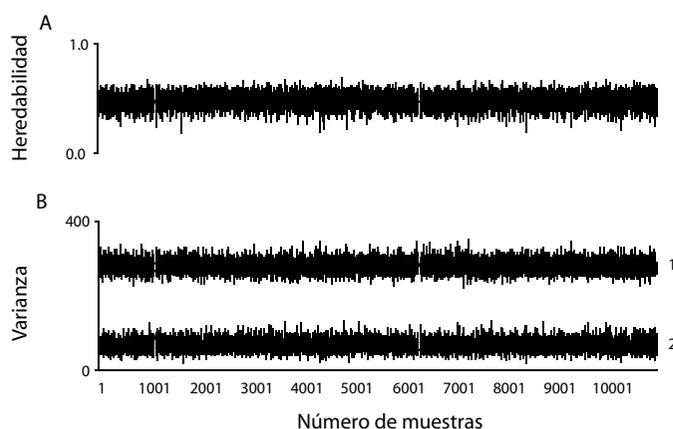


Figura 1. El período de descarte habitualmente es determinado por inspección visual. Nótese que el período inicial de las cadenas basadas en algoritmo IC, no presentó divergencias en relación al resto de la cadena (Wolfinger y Kass, 2000). 1. Componente de varianza residual. 2. Componente de varianza familiar. Datos de producción de granos.

Figure 1. The length of the burn-in period is usually reviewed by visual inspection. Grain production data is presented here; 1. Family variance component, 2. Residual variance component. Note that the initial period of the chain-based IC algorithm does not show variability compared with the rest of the period (Wolfinger and Kass, 2000).

Cuadro 2. Valores genéticos predichos (soluciones del efecto aleatorio familiar) vía mejor predicción lineal no sesgada (BLUP) y algoritmo de cadena independiente (IC) de las mejores veinte familias, ordenadas según BLUP, para cada característica.

Table 2. Predicting breeding values of the superior twenty families for each trait via the Best Linear Unbiased Predictor (BLUP) and independence chain algorithm (IC) approaches, ranked according to BLUP.

Producción de granos					Capacidad de expansión				
Familia	BLUP	IC			Familia	BLUP	IC		
		Media	Mediana	DS ¹			Media	Mediana	DS ¹
F26	370,9	367,2	365,0	1,909	F45	7,21	7,19	7,18	0,0154
F5	359,6	357,7	354,9	1,908	F89	6,76	6,79	6,76	0,0154
F22	334,3	334,7	332,3	1,897	F34	4,90	4,91	4,93	0,0152
F12	300,4	298,5	297,2	1,896	F5	4,77	4,75	4,74	0,0154
F53	289,0	289,1	288,8	1,873	F48	4,00	4,00	4,00	0,0146
F2	278,4	272,9	274,5	1,853	F72	4,00	4,01	4,02	0,0149
F17	276,1	272,7	267,8	1,870	F37	3,68	3,66	3,67	0,0149
F54	272,9	269,0	267,7	1,895	F71	3,55	3,59	3,59	0,0152
F92	263,8	261,2	259,5	1,876	F86	3,46	3,44	3,43	0,0151
F65	252,5	247,6	248,4	1,888	F14	3,30	3,32	3,33	0,0152
F15	246,6	241,0	240,4	1,868	F13	2,97	2,97	2,98	0,0152
F63	244,4	244,2	241,9	1,875	F41	2,91	2,90	2,91	0,0150
F14	219,6	217,7	216,5	1,847	F84	2,78	2,78	2,79	0,0149
F25	209,6	207,8	207,1	1,826	F32	2,40	2,41	2,42	0,0150
F42	204,3	206,0	202,6	1,904	F4	2,40	2,40	2,41	0,0153
F64	203,8	205,9	206,8	1,873	F91	2,27	2,26	2,26	0,0151
F3	198,7	196,2	193,5	1,859	F16	2,20	2,22	2,21	0,0151
F40	173,3	170,6	169,7	1,855	F77	2,20	2,19	2,19	0,0150
F41	162,5	161,5	160,1	1,851	F20	2,20	2,21	2,19	0,0151
F1	156,0	155,3	153,2	1,841	F74	2,20	2,20	2,19	0,0151

¹DS: desviación estándar. *Standard deviation*

prácticamente invariable en relación al resto de la cadena. Este fue un resultado esperado, ya que según el estudio realizado por Wolfinger y Kass (2000) una de las ventajas del algoritmo IC es que no requiere período de descarte (burn-in).

Solo tres familias: F5, F14 y F41, de las veinte mejores para cada característica, presentaron los mejores valores predichos en producción de granos y capacidad de expansión simultáneamente, revelando una fuerte correlación negativa entre ambas características. El coeficiente de correlación de Pearson entre los valores BLUP de ambas variables fue bajo, negativo y no significativo ($r_s = -0,0320 \pm 0,02$). Diversos estudios confirman que la producción de granos está inversamente correlacionada con la capacidad de expansión (Sawazaki, 1995; Coimbra *et al.*, 2001). En otros estudios, respuestas positivamente correlacionadas entre producción de granos y capacidad de expansión pueden encontrarse a través del uso de

índices de selección simultánea entre ambas características, en ciclos sucesivos de selección (Arnhold *et al.*, 2006).

Se puede concluir que la obtención de parámetros genéticos, tales como componentes de varianza, heredabilidad, y los valores genéticos predichos de los efectos aleatorios, pueden ser viabilizadas a través del algoritmo de cadenas independientes. Al igual que el método de muestreo de Gibbs, el algoritmo de IC puede proveer una herramienta útil para usar en modelos estadísticos relacionados al mejoramiento vegetal.

Resumen

El objetivo del presente trabajo fue examinar los valores genéticos y componentes de varianza de la capacidad de expansión y producción de granos a través de inferencia Bayesiana y metodología de modelos lineales mixtos, en 96 familias S₃ de maíz (*Zea mays* L.).

Se obtuvieron las mejores predicciones lineales no sesgadas (BLUP) del efecto familiar, considerando el método de máxima verosimilitud restringida (REML) para la estimación de componentes de varianza. El algoritmo de cadenas independientes (IC) se utilizó como un método de inferencia Bayesiana. Las varianzas residual y familiar fueron muy similares entre IC y REML. Las heredabilidades dieron imperceptibles diferencias entre ambas metodologías, siendo éstas sólo de orden de aproximación. Diferencias evidentes fueron observadas entre las desviaciones estándar de las estimativas, siendo las de REML mayores. La heredabilidad fue moderada para la producción de granos y alta para la capacidad de expansión, indicando que simples métodos de selección pueden ser aplicados. Usando IC y BLUP para la predicción de valores genéticos, no se evidenciaron cambios relevantes en el ordenamiento de las familias, lo que fue confirmado con valores de correlación de Spearman altos y significativos, variando desde $0,9941 \pm 0,004$ a $0,9973 \pm 0,001$. Correlación de Pearson entre los valores BLUP de la capacidad de expansión y producción de granos fue bajo, negativo y no significativo ($r_s = -0,0320 \pm 0,02$). Se concluyó que la inferencia Bayesiana, a través de IC, podría ser una importante herramienta para los programas de mejoramiento del maíz, al igual que el análisis clásico de modelos lineales mixtos.

Palabras clave: Algoritmo de cadena independiente, BLUP, mejoramiento de plantas, REML.

Literatura citada

- Arnhold, E., F. Moray A. Deitos. 2006. Correlaciones genéticas en familias S_4 de maíz (*Zea mays*). Ciencia e Investigación Agraria 33:125-131.
- Astorga, M. y F. Mora. 2005. Componentes de varianza e interacción variedad-sitio del vigor, producción y productividad de *Olea europaea*, en Chile. Cerne 11:25-33.
- Blasco, A. 2001. The Bayesian controversy in animal breeding. Journal of Animal Science 79:2023-2046.
- Bueno-Filho, J.S.S., and R. Vencovsky. 2000. Alternativas de análise de ensaios em látice no melhoramento vegetal. Pesquisa Agropecuária Brasileira 35:259-269.
- Coimbra, R.R., G.V. Miranda, J.M.S. Viana, and C.D. Cruz. 2001. Correlações entre caracteres na população de milho-pipoca DFT-1 Ribeirão. Revista Ceres 48:427-435.
- Falconer, D.S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3rd Edition. John Wiley and Sons, New York, USA, 438pp.
- Gianola, D., and R.L. Fernando. 1986. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Animal Science 63:217-244.
- Henderson, C.R. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada, 462pp.
- Miranda, G.V., R.R. Coimbra, C.L. Godoy, L.V. Souza, L.J.M. Guimarães, and A.V. Melo. 2003. Potential to breeding and genetic divergence in popcorn cultivars. Pesquisa Agropecuária Brasileira 38:681-688.
- Mora, F. y R. Meneses. 2004. Comportamiento de procedencias de *Acacia saligna* (Labill.) H.L. Wendl. en la región de Coquimbo, Chile. Ciencia Florestal 14:103-109.
- Nogueira, D.A., T. Sáfiadi, E. Bearzoti, and J.S.S. Bueno-Filho. 2003. Análises clássica e Bayesiana de um modelo misto aplicado ao melhoramento animal: uma ilustração. Ciencia e agrotecnologia 27:1614-1624.
- Rao, C.R. 1972. Estimation of variance and covariance components in linear models. Journal of the American Statistical Association 67: 112-115.
- Santos, J.F., J.M.S. Viana, A.A. Vilarinho, and T.M.M. Câmara. 2004. Efficiency of S2 progeny selection strategies in popcorn. Crop Breeding and Applied Biotechnology 4: 183-191.
- SAS Institute. 1996. Statistical analysis system user's guide. SAS Institute, Cary, North Caroline, USA. 956 pp.
- Sawazaki, E. 1995. Melhoramento do Milho-Pipoca. Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil. 21pp.
- Tierney, L. 1994. Markov chains for exploring posterior distributions (with discussion). Annals of Statistics, 23:1701-1762.
- Vencovsky, R., and C.D. Cruz. 1991. Comparação de métodos de correção do rendimento de parcelas com estandes variados. I. Dados simulados. Pesquisa Agropecuária Brasileira 26:647-657.
- Vilarinho, A.A., J.M.S. Viana, J.F. Santos and T.M.M. Câmara. 2003. Eficiência da seleção de progênies S1 e S2 de milho-pipoca, visando à produção de linhagens. Bragantia 62:9-17.
- Wolfinger, R.D., and R.E. Kass. 2000. Non-conjugate Bayesian analysis of variance component models. Biometrics 56:768-774.

