PROGRESSOS ESPERADOS EM LINHAGENS DE MILHO (*Zea mays* L.)
VIA SELEÇÃO RECORRENTE INTRA E INTERPOPULACIONAL

JOSÉ SEBASTIÃO CUNHA FERNANDES
Engenheiro-Agrônomo

Orientador: PROF. DR. CLAUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

Tese apresentada à Escola Superior
de Agricultura "Luiz de Queiroz",
da Universidade de São Paulo, para
obtenção do título de Doutor em
Agronomia. Área de Concentração:
Genética e Melhoramento de Plantas.

P I R A C I C A B A
Estado de São Paulo - Brasil
Março - 1990

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Livros da
Divisão de Biblioteca e Documentação - PCAP/USP

F972p Fernandes, José Sebastião Cunha
 Progressos esperados em linhagens de milho (*Zea
 mays* L.) via seleção recorrente intra e interpopu-
 lacional. Piracicaba, 1990.
 233p.

Tese - ESALQ
Bibliografia.

1. Endogamia em milho 2. Milho - Melhoramento
3. Milho - Seleção I. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba

CDD 633.15

PROGRESSOS ESPERADOS EM LINHAGENS DE MILHO (*Zea mays* L.)
VIA SELEÇÃO RECORRENTE INTRA E INTERPOPULACIONAL

JOSÉ SEBASTIÃO CUNHA FERNANDES

Aprovado em:

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Cláudio Lopes de Souza Júnior	ESALQ/USP
Prof. Dr. Geraldo Antônio Tosello	ESALQ/USP
Prof. Dr. Isaias Olívio Geraldi	ESALQ/USP
Prof. Dr. Magno Antônio Patto Ramalho	ESAL
Dr. Antônio Carlos de Oliveira	EMBRAPA/CNPMS

PROF. DR. CLAUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR
Orientador

A meus pais e irmãos,
OFEREÇO.

A memória de minha
irma Maria da Graça,
DEDICO.

AGRADECIMENTOS

- Ao Prof. Dr. Cláudio Lopes de Souza Júnior pela orientação, pelas idéias, ensinamentos e incentivos.
- Aos Professores e funcionários do Departamento de Genética da ESALQ que de uma forma ou outra contribuíram para a execução deste trabalho.
- Aos meus amigos pela ajuda nos momentos difíceis.

Í N D I C E

	Página
LISTA DE TABELAS	viii
RESUMO	xvi
SUMMARY	xix
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	5
2.1. Decomposição da Variância Genética e Covariância entre Parentes	5
2.2. Delineamentos Genético-estatísticos para Estimar os Componentes da Variância Genética	16
2.3. Seleção Recorrente Intrapopulacional	19
2.4. Seleção Recorrente Interpopulacional	21
2.5. Depressão por Endogamia	26
3. METODOLOGIA	30
3.1. Modelo Genético	30
3.1.1. Modelo genético a nível intrapopulacional	30
3.1.2. Modelo genético a nível interpopulacional	37
3.2. Obtenção de Valores Esperados para os Componentes da Variância Genética Considerando-se Vários Locos	44
3.2.1. Obtenção de valores esperados para os componentes da variação genética a nível intrapopulacional	45

3.2.2. Obtenção de valores esperados para os componentes da variação genética a nível interpopulacional	47
3.3. Obtenção de Quocientes entre os Componentes da Variação Genética a Nível Intrapopulacional ..	49
3.3.1. Obtenção de quocientes entre pares de um mesmo componente em diferentes níveis de frequência gênica ($\bar{p}$) e para vários graus de dominância (gd)	49
3.3.2. Obtenção de quocientes entre pares de diferentes parâmetros para cada nível de frequência gênica ($\bar{p}$) e para cada grau de dominância (gd)	50
3.4. Obtenção de Quocientes entre os Componentes da Variação Genética a Nível Interpopulacional ..	51
3.5. Alteração na Depressão pela Endogamia	52
3.6. Obtenção de Estimativas de Parâmetros Relacionados ao Progresso Esperado em Linhagens com Seleção Intrapopulacional	54
3.6.1. Seleção com médias de progênes	54
3.6.2. Seleção massal	57
3.7. Obtenção de Estimativas de Parâmetros Relacionados ao Progresso Esperado em Linhagens com Seleção Interpopulacional	58

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	61
4.1. Quocientes entre os Componentes da Variação Genética Intrapopulacional	61
4.1.1. Quocientes entre pares de um mesmo componente em diferentes níveis de frequência gênica ($\bar{p}$) e para vários graus de dominância (gd)	61
4.1.2. Quocientes entre pares de diferentes parâmetros para cada nível de frequência gênica ($\bar{p}$) e para cada grau de dominância (gd)	65
4.2. Quocientes entre os Componentes da Variação Genética Interpopulacional	68
4.3. Alguns Exemplos de Progressos Esperados em Linhagens Via Seleção nas Populações de Onde Estas se Originam	70
4.3.1. Seleção intrapopulacional	71
4.3.2. Seleção interpopulacional	79
4.4. Alguns Exemplos de Alteração na Depressão pela Endogamia por Ciclo de Seleção	84
4.4.1. Seleção intrapopulacional	85
4.4.2. Seleção interpopulacional	90

4.5. Delineamentos Genéticos-estatísticos para se Estimar Parâmetros Relacionados à Populações Endogâmicas	94
4.5.1. Delineamentos genético-estatísticos para se estimar os componentes da variação genética intrapopulacional na presença de endogamia	95
4.5.1.1. Obtenção das progênies	95
4.5.1.2. Avaliação das progênies	97
4.5.1.3. Interpretação genética dos componentes de variância e covariância genética (σ_p^2 e Cov_p)	98
4.5.2. Delineamentos genético-estatísticos para se estimar os componentes da variação genética interpopulacional na presença de endogamia	100
4.5.2.1. Obtenção das progênies	101
4.5.1.2. Avaliação das progênies	102
4.5.1.3. Interpretação genética dos componentes de variância e covariância genética (σ_p^2 e Cov_p)	103
5. CONCLUSÕES	105
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	109
APÊNDICES	162

LISTA DE TABELAS

Tabela		Página
1	Função Beta, $f(p)$, e valores dos parâmetros α e β definidos para frequências médias de alelos favoráveis ($\bar{p}$) variando de 0,1 a 0,9	123
2	Esperança matemática dos componentes da variância genética intrapopulacional para n locos, em alguns níveis de frequência gênica ($\bar{p}$)	124
3	Função Beta Conjunta, $f(p,r) = f(p).f(r)$, para diferentes combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$	125
4	Esperança matemática dos componentes da variância genética interpopulacional para n locos, em diferentes combinações de frequências gênicas ($\bar{p}$ e $\bar{r}$)	126
5	Quociente entre σ_A^2 em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e σ_A^2 no nível de $\bar{p}=0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$) para graus de dominância (d/a) variando de 0 a 1,5	127
6	Quociente entre D_1 em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e D_1 no nível de $\bar{p}=0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$) para graus de dominância (d/a) variando de 0 a 1,5	128
7	Quociente entre σ_D^2 , D_2 e $\check{H}$ em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e σ_D^2 , D_2 e $\check{H}$ no nível de $\bar{p}=0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$), respectivamente	129

Tabela		Página
8	Quociente entre $(\sigma_A^2 + \sigma_D^2)$ em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e $(\sigma_A^2 + \sigma_D^2)$ no nível de $\bar{p}=0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$), para graus de dominância (d/a) variando de 0 a 1.5	130
9	Quociente entre $(2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2)$ em vários níveis de $\bar{p}$ e $(2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2)$ no nível de $\bar{p}=0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$), para graus de dominância (d/a) variando de 0 a 1.5	131
10	Quociente entre σ_A^2 e σ_D^2 (σ_A^2/σ_D^2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a)	132
11	Quociente entre σ_A^2 e D_1 (σ_A^2/D_1) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a)	133
12	Quociente entre σ_A^2 e D_2 (σ_A^2/D_2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a)	134
13	Quociente entre D_1 e σ_D^2 (D_1/σ_D^2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a)	135
14	Quociente entre D_1 e D_2 (D_1/D_2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a)	136

Tabela	Página
15	Quociente entre σ_D^2 e D_2 (σ_D^2/D_2) para vários níveis de $\bar{p}$ (d/a) 137
16	Quociente esperado $\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}$, $\sigma_{A21}^2/\sigma_{A2A1}$, σ_{A12}^2/D_{112} e σ_{A21}^2/D_{121} para alguns graus de dominância (d/a) e para duas combinações de p e r ($\bar{p}, \bar{r}$) 138
17	Estimativas dos parâmetros σ_A^2 , σ_F^2 de progê- nies de meios irmãos e $\bar{x}$ para o caráter pro- dução de grãos em algumas populações supostas pouco melhoradas ($\bar{p} = 0,3$) obtidos de algumas literaturas 139
18	Estimativas dos parâmetros σ_A^2 , σ_F^2 de progê- nies de meios irmãos e $\bar{x}$ para os caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) em algumas populações supostas intermediárias com relação ao grau de melhoramento ($\bar{p} = 0,5$) obtidos de algumas literaturas 140
19	Estimativas dos parâmetros σ_A^2 , σ_F^2 de progê- nies de meios irmãos (σ_{FMI}^2), de progênies endogâmicas s_1 e s_2 e $\bar{x}$ para os caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) em algumas populações supostas melhoradas ($\bar{p} = 0,7$) obtidos de al- gumas literaturas 141

Tabela		Página
20	Estimativas dos parâmetros (σ_A^2 , D_1 , D_2 e $\bar{X}$) para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), para populações supostamente pouco melhoradas, ($\bar{p} = 0,3$), intermediárias ($\bar{p} = 0,5$) e melhoradas ($\bar{p} = 0,7$)	142
21	Estimativas de σ_F^2 para alguns tipos de progênies S_0 - meios irmãos (MI), irmãos germanos (IG), progênies endogâmicas (S_1) e (S_2) - para os caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE)	143
22	Estimativas de variâncias fenotípicas (σ_F^2) e de suas componentes (σ_d^2 , σ_e^2 e σ_p^2), a nível de plantas individuais, para os caracteres altura de plantas (AP) e altura de espigas (AE), obtidas de algumas referências bibliográficas	144
23	Estimativas de σ_{A12}^2 , σ_{A21}^2 , σ_{F12}^2 , σ_{F21}^2 , $\bar{x}_1$ (média de população 1), $\bar{x}_2$ (média da população 2) e $\bar{x}_{12}$ (média do cruzamento das populações 1 e 2), para os caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), obtidas de algumas referências bibliográficas	145
24	Médias de estimativas de σ_{A12}^2 , σ_{A21}^2 , σ_{F12}^2 , σ_{F21}^2 , $\bar{x}$ (média das populações 1) e $\bar{x}_2$ (média das populações 2), obtidas de algumas referências bibliográficas (Tabela 23), para os caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE)	146

Tabela	Página
25	Estimativas esperadas para σ_{A1A2} , σ_{A2A1} , D_{112} e D_{121} , para os caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), para o cruzamento entre duas populações 147
26	Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies de meios-irmãos originadas de populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) 148
27	Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies de irmãos germanos originadas de populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) 149
28	Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies endogâmicas S_1 , originadas de populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) 150

Tabela

Página

29	Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies endogâmicas S_2 , originadas de populações com frequências gênicas $(\bar{p}) = 0,3, 0,5$ e $0,7$, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) 151	151
30	Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção massal em populações com frequências gênicas $(\bar{p}) = 0,5$ e $0,7$, para os caracteres altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) 152	152
31	Progresso genético esperado por ciclo de seleção para produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), em linhagens com qualquer nível de endogamia, originadas das populações 1 (P_1) ou 2 (P_2), considerando-as como populações não contrastantes ($\bar{p}=\bar{r}=0,5$), através de alguns esquemas de seleção interpopulacional 153	153
32	Progresso genético esperado por ciclo de seleção para produção de grãos (PG), e altura de espiga (AE), em linhagens com endogamia F_Y originadas das populações 1 (P_1) e 2 (P_2), consideradas como populações contrastantes ($\bar{p}=0,6$ e $\bar{r}=0,4$), através de alguns esquemas de seleção interpopulacional 154	154

Tabela	Página
33	Alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção em uma população com frequência gênica ($\bar{p}$) = 0,3, considerando-se alguns níveis de endogamia das linhagens (F_Y) e alguns esquemas de seleção intrapopulacional, para o caráter peso de grãos (PG) 155
34	Alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção em uma população com frequência gênica ($\bar{p}$) = 0,5, considerando-se alguns níveis de endogamia das linhagens (F_Y) e alguns esquemas de melhoramento nos caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) 156
35	Alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção em uma população com frequência gênica ($\bar{p}$) = 0,7, considerando-se alguns níveis de endogamia das linhagens (F_Y) e alguns esquemas de melhoramento nos caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE) 157
36	Alteração na depressão pela endogamia por ciclo para os caracteres produção de grãos (PG) e altura de espiga (AE), para alguns níveis de endogamia das linhagens originadas das populações 1 (P_1) e 2 (P_2), consideradas contrastantes ($\bar{p}=0,6$ e $\bar{r}=0,4$), através de alguns esquemas de seleção interpopulacional 158

Tabela		Página
37	Esquema da análise de variância geral de um delineamento em faixas, onde são testados g genótipos originados de 3 tipos diferentes de progênes com r repetições	159
38	Esquema da análise de variância para cada tipo de progênie (meios-irmãos, irmãos germanos ou progênes S_1)	160
39	Esquema da análise de covariância entre progênes de meios-irmãos, irmãos germanos e suas respectivas progênes S_1	161

PROGRESSOS ESPERADOS EM LINHAGENS DE MILHO (*Zea mays* L.)
VIA SELEÇÃO RECORRENTE INTRA E INTERPOPULACIONAL

Autor: JOSÉ SEBASTIÃO CUNHA FERNANDES

Orientador: PROF. DR. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi estudar as alterações que a seleção recorrente intra e interpopulacional acarretam em linhagens endogâmicas obtidas de populações sob seleção.

Para isto, através da técnica de covariância genética entre parentes, foram obtidas diversas expressões para se estimar o progresso genético esperado em linhagens endogâmicas via seleção nas populações de onde estas se originaram. Estas expressões foram obtidas considerando-se vários esquemas de seleção recorrente intra e interpopulacional.

Considerando-se a seleção intrapopulacional, dois componentes da variância genética intrapopulacional, além da variância genética aditiva (σ_A^2), participam do progresso esperado nas linhagens obtidas nas populações: o componente D_1 que é a covariância entre os efeitos médios dos

genes e os efeitos de dominância dos homozigotos; e D_2 que é a variância devida aos efeitos de dominância nos homozigotos. O componente D_1 participa do progresso nas linhagens endogâmicas nos esquemas de seleção com progênes S_0 (meios irmãos e irmãos germanos) e os componentes D_1 e D_2 nos esquemas de seleção com progênes endogâmicas S_1 e S_2 . A magnitude da contribuição destes parâmetros é função do nível de endogamia das unidades de seleção e das unidades melhoradas, da frequência gênica ($\bar{p}$) da população e do grau de dominância (gd) do caráter. O componente D_1 tem contribuição negativa para $\bar{p} \simeq 0,3$, pequena contribuição para $\bar{p} \simeq 0,5$, e contribuição positiva para $\bar{p} \simeq 0,7$ e D_2 só contribui positivamente.

Considerando-se a seleção interpopulacional, dois componentes da variância genética contribuem para o progresso nas linhagens: $\sigma_{A_1A_2}$ e D_{112} para o progresso nas linhagens da população 1 e $\sigma_{A_2A_1}$ e D_{121} para o progresso nas linhagens da população 2. $\sigma_{A_1A_2}$ e $\sigma_{A_2A_1}$ são as covariâncias entre os efeitos médios dos genes no híbrido interpopulacional e nas populações 1 e 2, respectivamente, e D_{112} e D_{121} são as covariâncias entre os efeitos de dominância dos homozigotos nas populações 1 e 2, respectivamente, e os efeitos médios dos genes no híbrido interpopulacional. As contribuições de D_{112} e D_{121} , para o progresso das linhagens das populações P_1 e P_2 , variam em função da endogamia destas, das populações de origem e das suas frequências gênicas (p para a população P_1 e r para a população P_2).

Estes componentes são negativos para $\bar{p}$ e $\bar{r} < 0,5$, nulos para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ e positivos para $\bar{p}$ e $\bar{r} > 0,5$. Para $\bar{p} > 0,5$ e $\bar{r} < 0,5$, D_{112} é positivo e D_{121} é negativo, aumentando e diminuindo o progresso esperado nas linhagens originadas das populações P_1 e P_2 , respectivamente.

Foram obtidas também expressões para se estimar a alteração da depressão por endogamia por ciclo de seleção intra e interpopulacional. A nível intrapopulacional verificou-se que apenas o componente D_1 contribui para alterar a depressão por endogamia nos esquemas de seleção com progênie S_0 (meios irmãos e irmãos germanos) e que os componentes D_1 e D_2 contribuem para esquemas de seleção com progênie endogâmicas S_1 e S_2 . Verificou-se que a depressão por endogamia aumenta em populações com $\bar{p} \simeq 0,3$, torna-se insignificante para $\bar{p} \simeq 0,5$ e diminui para $\bar{p} \simeq 0,7$, para os caracteres considerados (peso de grãos, altura de planta e espiga). A nível interpopulacional apenas D_{112} e D_{121} alteram a depressão por endogamia nas populações. Para $\bar{p} > 0,5$ e $\bar{r} < 0,5$, a depressão por endogamia diminui na população 1 e aumenta na população 2 e para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$, a depressão por endogamia não se altera.

O modelo utilizado para tais predições se restringe à condição de dois alelos por loco e não leva em consideração a carga genética. Entretanto, dados de literatura estão de acordo com tais previsões.

EXPECTED PROGRESS IN MAIZE (*Zea mays* L.) INBRED LINES
VIA INTRA AND INTERPOPULATIONAL RECURRENT SELECTION

Author: JOSÉ SEBASTIÃO CUNHA FERNANDES

Adviser: PROF. DR. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

SUMMARY

This work was carried out aiming to study the alterations caused by intra and interpopulation recurrent selection on inbred lines obtained from populations under selection.

Several expressions were gotten through genetic covariance between relatives to estimate the expected genetic progress in inbred lines, via selection, on populations where they came from. Those expressions were obtained according to several intra and interpopulation recurrent selection schemes.

Considering the intrapopulation selection, two components of the intrapopulation genetic variance in addition to the additive genetic variance (σ_A^2) participate of the expected progress in inbred lines from populations: component D_1 that is the covariance of the average gene effects and the dominance effects of homozygous; and compo-

nent D_2 that is the variance concerned to homozygous dominance effects.

The component D_1 participates of the gain in inbred lines on the selection schemes with S_0 (half sib and full sib) progenies, and components D_1 and D_2 in selection schemes with endogamic progenies S_1 and S_2 . The magnitude of the contribution of these parameters is function of the endogamic level of the selection unities and the improved ones, the population genic frequency and the degree of dominance of the character. D_1 has negative contribution for $\bar{p} \approx 0,3$, small contribution for $\bar{p} \approx 0,5$ and positive contribution for $\bar{p} \approx 0,7$ and D_2 only contributes positively.

Considering the interpopulation selection, two components contribute to the inbred lines progress: σ_{A1A2} and D_{112} to the progress for inbred lines of population 1, and σ_{A2A1} and D_{121} for inbred lines of population 2. σ_{A1A2} and σ_{A2A1} are the covariances of the average effects in the interpopulation hybrid and in populations 1 and 2 respectively, and D_{112} and D_{121} are the covariances between the effects of homozygous dominance in populations 1 and 2 and the average gene effects in the interpopulation hybrid. D_{112} and D_{121} contributions for the inbreds came from populations P_1 and P_2 vary in function of the inbreeding of these inbreds, of the original populations and their genic frequencies ($\bar{p}$ for population P_1 and $\bar{r}$ for population P_2). These components are negatives for $\bar{p}$ and $\bar{r} < 0,5$; zero for $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ and positives for $\bar{p}$ and $\bar{r} > 0,5$. For $\bar{p} > 0,5$ and

$\bar{r} < 0,5$, D_{112} will be positive and D_{121} negative, contributing positively and negatively for the expected progress in the inbreds derived from populations P_1 and P_2 , respectively.

In order to estimate the inbreeding depression alteration via intra and interpopulation selection some expressions were also obtained. At the intrapopulation level it was shown that only the component D_1 contributed to alterate the inbreeding depression in the selection schemes with S_0 (half sib and full sib) progenies, and components D_1 and D_2 contribute for selection schemes with endogamic progenies S_1 and S_2 . It was shown that inbreeding depression increases for populations with $\bar{p} \approx 0,3$; it is insignificant for $\bar{p} \approx 0,5$ and decreases for $\bar{p} \approx 0,7$ for the considered characters (grain weight, plant height and ear height). At interpopulation level only D_{112} and D_{121} were shown to alterate the inbreeding depression in the populations. For $\bar{p} > 0,5$ and $\bar{r} < 0,5$ the inbreeding depression decreases in population 1 and increases in population 2 and for $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ the inbreeding depression does not alterate.

The model used for those predictions is concerned to the condition of two alleles per locus, and the genetic load is not taken in account. On the other hand, literature data are according to those predictions.

1. INTRODUÇÃO

O fundamento genético para a obtenção de híbridos de milho (*Zea mays* L.) ou qualquer espécie que se reproduz por alogamia é a fixação dos genótipos que reúnem a melhor capacidade de combinação entre si, em relação aos caracteres agronômicos de interesse. Tais genótipos, que são os híbridos produzidos através das linhagens endogâmicas, podem ser reproduzidos anualmente permitindo-se obter, quantas vezes for necessário, híbridos selecionados cujas performances médias são superiores ao da população original.

A idéia da utilização do milho híbrido surgiu no início do século (SHULL, 1909). A partir de 1920 o milho híbrido duplo (originado da combinação de quatro linhagens endogâmicas) proposta por JONES (1918) começou a ser utilizado em escala comercial.

Entretanto, após 1940, os novos híbridos obtidos não eram muito superiores aos já existentes. Alguns pesquisadores como HULL (1945) sugeriram que a variabilidade genética aditiva para produção de grãos estava sendo esgotada e o nível máximo de produtividade estaria próximo do limite.

FISHER (1918) já tinha decomposto a variância genética em seus componentes através da covariância entre parentes, entretanto, somente com os trabalhos de COMSTOCK & ROBINSON (1948, 1952) é que foram sugeridos delineamentos genético-estatísticos para a estimação dos componentes da variação genética em populações, percebendo-se suas implicações no melhoramento. Foi então que ROBINSON *et alii*, (1955) verificaram que havia variabilidade genética aditiva suficiente para se obter progressos com seleção mesmo com esquemas simples de seleção.

Reconheceu-se, então, que para a obtenção de híbridos superiores aos já existentes era necessário melhorar as populações. Assim, aumentando-se a frequência de alelos favoráveis nas populações, conseqüentemente as linhagens originadas destas teriam também maiores frequências de alelos favoráveis em relação àquelas originadas de populações não melhoradas (COMSTOCK, 1964).

O melhoramento intrapopulacional foi sendo cada vez mais aprimorado e hoje existem vários esquemas de seleção recorrente intrapopulacional, bem como combinação destes, com a finalidade de se aumentar a frequência de alelos favoráveis em populações de milho (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987).

Com o aprimoramento das técnicas de genética quantitativa foi possível obter expressões para se estimar o ganho genético esperado nas populações através de diferentes esquemas de melhoramento bem como fazer-se comparações entre

estes esquemas em relação às suas eficiências (VENCOVSKY, 1987; RAMALHO, 1977).

O melhoramento a nível interpopulacional iniciou-se após COMSTOCK *et alii* (1949) sugerem a seleção recorrente recíproca cujo fundamento é a seleção de uma população em função da sua capacidade de combinação com uma outra população e vice-versa. A caracterização dos componentes da variância genética e da covariância entre parentes só foram entretanto realizados com os trabalhos de STUBER (1965) e STUBER & COCKERHAM (1966) verificando-se uma grande semelhança destes componentes com aqueles caracterizados a nível intrapopulacional. Também foi verificado que existe grande disponibilidade de variância genética aditiva interpopulacional para permitir-se progressos substanciais com a seleção recorrente recíproca (STUBER *et alii*, 1966; OBILANA *et alii*, 1979; MIRANDA FILHO & PATERNIANI, 1983 e outros).

O objetivo primordial dos programas atuais de melhoramento de milho é a obtenção de populações melhoradas levando, conseqüentemente, ao melhoramento das linhagens originadas destas para posterior síntese de híbridos. Para ser comercialmente útil, uma linhagem deve ter uma boa capacidade de combinação e também uma boa performance "*per se*". Esta última característica é de suma importância quando se deseja obter híbridos simples ao invés de duplos ou triplos (SOUZA JÚNIOR, 1987).

Embora existam expressões matemáticas que quantificam o progresso genético esperado em populações

quando se utiliza diferentes esquemas de melhoramento intra e interpopulacional, não existem tais expressões para quantificar estes progressos esperados nas linhagens, oriundas destas populações, com qualquer nível de endogamia. SOUZA JÚNIOR (1985) obteve expressões para quantificar o progresso genético em linhagens restringindo-se, entretanto, às gerações S_1 e S_0 e a um modelo de um loco com dois alelos por loco.

Em função destas considerações, o presente trabalho tem os seguintes objetivos:

- a) Obter expressões matemáticas para se estimar o progresso genético esperado em linhagens com qualquer nível de endogamia, através de diferentes esquemas de seleção, intra ou interpopulacional, nas populações de onde estas se originaram;
- b) Simular o progresso genético esperado em linhagens quando a seleção é feita nas populações de onde estas se originaram a nível intra e interpopulacional e com vários esquemas;
- c) Obter expressões para se estimar a alteração da depressão pela endogamia por ciclo de seleção a nível intra e interpopulacional, para os principais esquemas de melhoramento existentes;
- d) Simular a alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção para os principais esquemas de melhoramento intra e interpopulacionais.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Decomposição da Variância Genética e Covariância entre Parentes

O primeiro autor a decompor a variância genética de uma população panmítica e mostrar que a mesma se compõe de três componentes foi FISHER (1918). O autor caracterizou estes três componentes como:

1. Uma variância genética associada aos efeitos médios dos genes, denominada de variância genética aditiva (σ_A^2);
2. Uma variância genética associada aos efeitos das interações entre os alelos de um mesmo loco (interações intralélicas) denominada de variância genética dominante (σ_D^2) e;
3. Uma variância genética associada aos efeitos das interações entre alelos de diferentes locos (interações interalélicas) denominada variância genética epistática ($\sigma_{AA}^2, \sigma_{AD}^2, \sigma_{DD}^2 \dots$).

onde:

σ_{AA}^2 é a variância epistática do tipo aditiva por aditiva;

σ_{AD}^2 é a variância epistática do tipo aditiva por dominante;

σ_{DD}^2 é a variância epistática do tipo dominante por dominante.

De grande importância foi a demonstração pelo autor de que estes componentes podem ser obtidos através da covariância entre parentes com diferentes graus de parentesco. Entretanto, todos estes estudos foram feitos considerando-se a ausência de endogamia. Apenas com WRIGHT (1921) é que o efeito de endogamia foi incluído na covariância entre parentes.

A decomposição da variância genética e covariância entre parentes foi posteriormente apresentada de uma forma mais geral considerando-se também os efeitos epistáticos e ausência de ligação (COCKERHAM, 1954 e KEMPTHORNE, 1954; 1955a). Cockerham considerou dois alelos por loco e Kempthorne não fez restrições com relação ao número de alelos por loco. Estes autores apresentaram então a seguinte expressão geral para a covariância entre parentes em uma população panmítica:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) = & 2r_{XY}\sigma_A^2 + \mu_{XY}\sigma_D^2 + (2r_{XY})^2\sigma_{AA}^2 + \\ & + (\mu_{XY})^2\sigma_{DD}^2 + 2r_{XY}\mu_{XY}\sigma_{AD}^2 + \dots \end{aligned}$$

onde:

r_{xy} é o coeficiente de parentesco, ou seja a probabilidade dos indivíduos x e y terem alelos idênticos por descendência;

μ_{xy} é a probabilidade dos indivíduos x e y terem genótipos idênticos com a restrição de não serem endogâmicos.

Foi mostrado por COCKERHAM (1956a) e SCHNELL (1963) que os efeitos de ligação causam uma tendenciosidade positiva nos componentes das variâncias epistáticas, na covariância entre alguns tipos de parentes, mesmo se a população estiver em equilíbrio de ligação.

Segundo COCKERHAM (1963), na presença de endogamia, que é o caso para as espécies autógamas, intermediárias e mesmo alógamas com endogamia, os conceitos mostrados anteriormente só são válidos com restrições nos modelos, ou seja, só são válidos considerando-se a frequência dos genes segregantes igual a 0.5 ou a não existência dos efeitos de dominância.

Aspectos importantes sobre a covariância entre parentes endógamos e sobre a partição da variância genética foram acrescentados (KEMPTHORNE, 1955b; HORNER & WEBER (1956); GATES *et alii* (1957) e HANSON & WEBER, 1961).

HARRIS (1964) e GILLOIS (1964) formularam, independentemente, uma teoria geral para a covariância entre parentes e a partição da variância genética na presença ou não de indivíduos endogâmicos na população.

Após Harris e Gillois apresentarem esta teoria geral, vários trabalhos surgiram estendendo e/ou aplicando os conceitos introduzidos por estes autores. Então, a expressão geral da covariância entre parentes, incluindo efeitos de epistasia e ligação em uma população em desequilíbrio de ligação considerando-se um modelo com dois locos foi apresentada por GALLAIS (1974). Também WEIR & COCKERHAM (1976) utilizaram um modelo com dois locos para a partição da variância genética e covariância entre parentes. Para um esquema de autofecundações sucessivas, a partição da variância genética e covariância entre parentes foi apresentada por COCKERHAM (1983). Este trabalho foi ampliado por WRIGHT (1987a) incluindo-se efeitos epistáticos e sem restrição com relação ao número de alelos por loco. Para espécies intermediárias, isto é, aquelas que praticam autofecundação e cruzamento simultaneamente, vários tipos de covariância entre parentes foram apresentadas por COCKERHAM & WEIR (1984).

Os novos parâmetros que surgem além da variância genética aditiva e dominante, na partição da variância e covariância entre parentes endogâmicos, foram interpretados e aplicados por alguns autores. A expressão do progresso esperado com seleção em espécies com endogamia parcial foi obtida por WRIGHT & COCKERHAM (1985, 1986a). COCKERHAM & MATZINGER (1985) obtiveram expressões do progresso esperado com seleção em progênies endogâmicas, tanto para o caso da seleção baseada em descendente de uma

única semente (SSD) em espécies autógamas como para o caso da seleção baseada em progênies S_1 e S_2 em espécies alógamas. Estas mesmas expressões foram derivadas por SOUZA JÚNIOR (1989). WRIGHT & COCKERHAM (1986b) obtiveram expressões de progressos esperados em gerações de autofecundação quando a seleção é feita em populações de polinização livre (não endógama). As expressões dos progressos esperados quando a seleção é feita em progênies S_1 e S_2 obtidas por COCKERHAM & MATZINGER (1985), foram utilizadas por LAMKEY & HALLAUER (1987) para explicar o progresso esperado com seleção recorrente em milho.

A decomposição da variância genotípica em populações com qualquer nível de endogamia bem como a covariância genética entre parentes, também com qualquer nível de endogamia, foram mostrados também por SOUZA JÚNIOR (1989). O autor mostrou também a obtenção dos estimadores dos coeficientes de identidade por descendência em um esquema de autofecundações sucessivas, exemplos de covariância genética entre parentes endógamos bem como aplicações da covariância entre parentes no melhoramento.

Na expressão geral da partição da variância genética e da covariância genética entre parentes, surgem três novos parâmetros além das variâncias genéticas aditiva e dominante, desconsiderando-se os efeitos epistáticos. Utilizando-se a notação de SOUZA JÚNIOR (1989), para um loco k qualquer, o modelo utilizado para exprimir o valor genotípico de um indivíduo é:

$$G_{ij}^k = \mu_0^k + \alpha_i^k + \alpha_j^k + \delta_{ij}^k,$$

onde:

G_{ij}^k é o valor genotípico de um indivíduo formado pelos alelos i e j do loco k ;

α_i^k e α_j^k são os efeitos aditivos dos alelos i e j , respectivamente, do loco k e;

δ_{ij}^k é o efeito da interação entre os alelos i e j do loco k (efeito de dominância).

Considerando p_i^k e p_j^k as frequências dos alelos i e j do loco k , respectivamente, os seguintes parâmetros da variância genética são definidos:

$$\sigma_A^{2k} = 2 \sum_i p_i^k (\alpha_i^k)^2$$

que é a variância genética aditiva associada aos efeitos médios dos genes;

$$\sigma_D^{2k} = \sum_{i,j} p_i^k p_j^k (\delta_{ij}^k)^2$$

que é a variância genética dominante associada aos efeitos das interações intralélicas;

$$D_1^K = \sum_i p_i^k \alpha_i^k \delta_{ii}^k$$

que é a covariância genética entre os efeitos médios (aditivos) dos genes e os efeitos de dominância dos homozigotos;

$$D_2^K = \sum_i p_i^k (\delta_{ii}^k)^2 - (\sum_i p_i^k \delta_{ii}^k)^2$$

que é a variância genética devido aos efeitos de dominância dos homozigotos;

$$\check{H}^k = \left(\sum_i p_i^k \delta_{ii}^k \right)^2$$

que é a depressão pela endogamia elevado ao quadrado.

Para uma população em equilíbrio de Hardy-Weinberg e de ligação, e desconsiderando-se os efeitos epistáticos, a variância genética para qualquer geração de endogamia é:

$$\sigma_G^{2k} = (1+F)\sigma_A^{2k} + (1-F)\sigma_D^{2k} + 4FD_1^k + FD_2^k + F(1-F)\check{H}^k,$$

onde:

F é o coeficiente de endogamia da população.

A covariância genética entre parentes (x e y) é:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) = & 2r_{xy}\sigma_A^{2k} + \mu_{xy}\sigma_D^{2k} + 2(s_{xy} + s_{yx})D_1^k + \\ & + t_{xy}D_2^k + (t_{xy} + v_{xy} - F_x F_y)\check{H}^k; \end{aligned}$$

generalizando para qualquer número de locos tem-se:

$$\sigma_G^2 = \sum_k \sigma_G^{2k}, \quad D_1 = \sum_k D_1^k$$

$$\sigma_A^2 = \sum_k \sigma_A^{2k}, \quad D_2 = \sum_k D_2^k$$

$$\sigma_D^2 = \sum_k \sigma_D^{2k}, \quad \check{H} = \sum_k \check{H}^k$$

e a expressão para a variância genética na presença de endogamia torna-se:

$$\sigma_G^2 = (1+F)\sigma_A^2 + (1-F)\sigma_D^2 + 4FD_1 + FD_2 + F(1-F)\check{H},$$

(HARRIS, 1964 e COCKERHAM, 1983).

É interessante notar que:

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2, \quad \text{para } F = 0$$

e

$$\sigma_G^2 = 2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2, \quad \text{para } F = 1.$$

A expressão para a covariância entre os parentes x e y torna-se:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) = & 2r_{xy}\sigma_A^2 + \mu_{xy}\sigma_D^2 + 2(s_{xy} + s_{yx})D_1 + \\ & + t_{xy}D_2 + (t_{xy} + v_{xy} - F_x F_y)\check{H}; \end{aligned}$$

onde:

r_{xy} é a probabilidade de um gene, tomado ao acaso em x, ser idêntico por descendência a um outro gene tomado ao acaso em y-coeficiente de parentesco (MALECOT, 1948);

μ_{xy} é a probabilidade de dois alelos de x serem idênticos a dois alelos de y e simultaneamente os dois de alelos x e de y serem distintos (KEMPTHORNE, 1957);

s_{xy} é a probabilidade de os dois genes de x serem idênticos (x é endogâmico), e estes serem idênticos a um gene tomado ao acaso em y (HARRIS, 1964);

s_{yx} é a probabilidade de os dois genes de y serem idênticos (y é endogâmico), e estes serem idênticos a um gene tomado ao acaso em x (HARRIS, 1964);

t_{xy} é a probabilidade de os quatro genes de x e de y serem idênticos por descendência (HARRIS, 1964);

v_{xy} é a probabilidade de os dois genes de x serem idênticos por descendência, de os dois genes de y serem idênticos por descendência, mas de os genes de x não serem idênticos por descendência aos de y (HARRIS, 1964);

F_x e F_y são os coeficientes de endogamia dos indivíduos x e y, respectivamente.

Note-se que se $F_x = F_y = 0$, então:

$$\text{Cov}_g(x, y) = 2r_{xy}\sigma_A^2 + \mu_{xy}\sigma_D^2$$

COCKERHAM (1963, 1983) mostrou que em um esquema de autofecundações sucessivas a covariância entre parentes pode ser expressa por:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) = C_{tgg'} = (1+F_t)\sigma_A^2 + \left[\frac{(1-F_g)(1-F_{g'})}{1-F_t} \right] \sigma_D^2 + \\ + (F_g + F_{g'} + 2F_t)D_1 + \left[F_t + \frac{(F_g - F_t)(F_{g'} - F_t)}{2(1-F_t)} \right] D_2 + \\ + \left[\frac{F_t(1-F_g)(1-F_{g'})}{(1-F_t)} \right] \check{H} \end{aligned}$$

onde:

$C_{tgg'}$ corresponde à covariância entre os indivíduos nas gerações g e g' com o último ancestral comum na geração t.

Note-se que para $F_t = F_g = F_{g'} = 0$,

$$\text{Cov}_g(x, y) = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$$

e para $F_t = F_g = F_{g'} = 1$,

$$\text{Cov}_g(x, y) = 2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2$$

Até então só foram discutidos aspectos relacionados à variação genética e à covariância genética entre parentes a nível intrapopulacional. Houve, entretanto, necessidade de se decompor a variância genética e de se caracterizar a covariância genética entre parentes a nível interpopulacional já que na seleção recorrente recíproca proposta por COMSTOCK *et alii* (1949) o objetivo é a geração F_1 do cruzamento entre duas populações (híbrido interpopulacional) e não as populações "per se". Foi então que STUBER & COCKERHAM (1966), utilizando como modelo dois locos com dois alelos por loco e definindo os efeitos dos genes de acordo com as propriedades genéticas das populações de origem, mostraram que a variância genética do híbrido interpopulacional é:

$$\begin{aligned} \sigma_{G(12)}^2 &= \sigma_{A1}^2 + \sigma_{A2}^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{A1A1}^2 + \sigma_{A2A2}^2 \\ &+ \sigma_{A1A2}^2 + \sigma_{A1D}^2 + \sigma_{A2D}^2 + \sigma_{DD}^2 + \dots \end{aligned}$$

e a covariância genética entre parentes é:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) &= b_1 \sigma_{A1}^2 + b_2 \sigma_{A2}^2 + b_1 b_2 \sigma_D^2 + b_1 \sigma_{A1A1}^2 + \\ &+ b_2 \sigma_{A2A2}^2 + b_1 b_2 \sigma_{A1A2}^2 + \dots \end{aligned}$$

Os coeficientes b_1 e b_2 foram definidos pelos autores para algumas situações. Por exemplo, para o caso de meios irmãos relacionados pela população 1, ou seja, quando a população 1 entra como fêmea, tem-se:

$$b_1 = (1+F_1)/4 \quad \text{e} \quad b_2 = 0,$$

se relacionados pela população 2, tem-se:

$$b_2 = (1+F_2)/4 \quad \text{e} \quad b_1 = 0.$$

Para a covariância entre irmãos germanos interpopulacionais, tem-se:

$$b_1 = (1+F_1)/2 \quad \text{e} \quad b_2 = (1+F_2)/2.$$

Outros autores como OBILANA *et alii* (1979), VENCovsky (1987) e HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988) apresentaram a decomposição da variância genotípica interpopulacional como:

$$\sigma_{G(12)}^2 = \left[\frac{1}{2} \right] \left(\sigma_{A12}^2 + \sigma_{A21}^2 \right) + \sigma_{D(12)}^2$$

ou

$$\sigma_{G(12)}^2 = \sigma_{A(12)}^2 + \sigma_{D(12)}^2$$

onde:

$$\sigma_{A(12)}^2 = \left[\frac{1}{2} \right] \left(\sigma_{A12}^2 + \sigma_{A21}^2 \right)$$

Comparando-se esta decomposição com aquela mostrada por STUBER & COCKERHAM (1966) observa-se que:

$$\sigma_{A12}^2 = 2\sigma_{A1}^2, \quad \sigma_{A21}^2 = 2\sigma_{A2}^2 \quad \text{e} \quad \sigma_{A(12)}^2 = \sigma_{A1}^2 + \sigma_{A2}^2.$$

2.2. Delineamentos Genético-Estatísticos para se Estimar dos Componentes da Variância Genética

Como foi mostrado por COCKERHAM (1956b, 1963); SOUZA JÚNIOR (1989), a covariância genética entre parentes é expressa nos componentes da variância genética, e a variância genética entre progênes é função da covariância genética entre indivíduos dentro das progênes, ou seja, $\sigma_p^2 = \text{Cov dentro}$. A variância genética dentro, por sua vez corresponde à quantidade da variância genética que não se expressa entre as progênes, isto é:

$$\sigma_{pd}^2 = \sigma_G^2 - \sigma_p^2.$$

Por exemplo, para progênie de meios irmãos,

$$\sigma_p^2 = \left(\frac{1+F}{4} \right) \sigma_A^2,$$

como

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$$

então,

$$\sigma_{pd}^2 = \left(\frac{3-F}{4} \right) \sigma_A^2 + \sigma_D^2.$$

Estas relações e interpretações de variâncias genéticas entre e dentro de progênes é que possibilitaram o aparecimento de delineamentos genético-estatísticos, para a obtenção de estimativas dos componentes da variância genética. Os primeiros delineamentos genético-estatísticos que surgiram foram propostos por COMSTOCK & ROBINSON (1948,

1952). Estes autores apresentaram 3 delineamentos genético-estatísticos que envolvem diversos tipos de progênies e mostram como os componentes da variância genética são estimados a partir das variâncias entre progênies. Os delineamentos genético-estatísticos normalmente envolvem um determinado número de progênies que são avaliados em blocos casualizados ou látices conforme o número de progênies e a uniformidade da área experimental (VENCOVSKY, 1987).

O conteúdo da variância entre estas progênies depende do tipo de progênie ou da avaliação individual (SOUZA JÚNIOR, 1989). Por exemplo, considere-se um experimento de avaliação de n progênies em r repetições com k plantas por parcela, cujo modelo matemático é:

$$x_{ijk} = \mu + p_i + r_j + e_{ij} + d_{ijk}$$

A variância fenotípica das unidades avaliadas é então:

$$\sigma_F^2 = \sigma_p^2 + \frac{\sigma_e^2}{r} + \frac{\sigma_d^2}{kr}$$

onde:

σ_p^2 é a variância genética entre progênies;

σ_e^2 é a variância do erro a nível de parcela;

σ_d^2 é a variância fenotípica dentro de parcelas;

$\sigma_d^2 = \sigma_{pd}^2 + \sigma_{ed}^2$, onde σ_{pd}^2 é a variância genética entre plantas dentro das parcelas; e

σ_{ed}^2 é a variância ambiental dentro de parcelas.

A variância genética entre progênie (σ_p^2) é a covariância entre indivíduos de uma mesma progênie em diferentes repetições conforme mostrado abaixo:

$$\text{Cov}_g(x_{ijk}, x_{ijk'}) = \sigma_p^2$$

Para cada tipo de progênie, a variância (σ_p^2) é composta de diferentes componentes da variância genética, por exemplo, para progênie de meios irmãos,

$$\sigma_p^2 = \left[\frac{1}{4} \right] \sigma_A^2,$$

para progênie de irmãos germanos,

$$\sigma_p^2 = \left[\frac{1}{2} \right] \sigma_A^2 + \left[\frac{1}{4} \right] \sigma_D^2$$

e para progênie s_1 ,

$$\sigma_p^2 = \sigma_A^2 + \left[\frac{1}{4} \right] \sigma_D^2 + D_1 + \left[\frac{1}{8} \right] D_2$$

Muitos autores utilizaram os delineamentos genético-estatísticos propostos por COMSTOCK & ROBINSON (1948, 1952) para obterem estimativas de parâmetros genéticos em milho. Por exemplo, a nível intrapopulacional, tem-se (ROBINSON *et alii*, 1955; GARDNER *et alii*, 1953; GOODMAN, 1965; SENTZ, 1971; SUBANDI & COMPTON, 1974; SILVA & HALLAUER, 1975 e vários outros) e a nível interpopulacional, tem-se (STUBER *et alii*, 1966; GOODRICH *et alii*, 1975; OBILANA *et alii*, 1979; KHEHRA *et alii*, 1985 e outros). Em todas estas estimativas foi verificado que a variância genética aditiva é superior à variância genética dominante e a variância

epistática é negligenciável. Também, em uma revisão apresentada para diversas culturas (cana-de-açúcar, espécies forrageiras, tabaco, soja, sorgo, trigo, aveia milheto e algodão) foi verificado que a variância aditiva tem sempre magnitude superior à variância dominante e a variância epistática é negligenciável.

2.3. Seleção Recorrente Intrapopulacional

Por volta de 1840, Louis de Vilmorin, citado por PATERNIANI & MIRANDA FILHO (1987), já havia descoberto que a avaliação da descendência era vital para o melhoramento e criou um método de seleção que denominou de "princípio do isolamento", que consiste essencialmente em avaliar progênies e selecionar as que apresentam as melhores características de interesse. Com base neste método, foi idealizado o método "espigas por fileiras" por Hopkins (1899) citado por PATERNIANI (1969), e consiste na avaliação de espigas (progênies de meios irmãos) em fileiras individuais. A seleção era feita entre e dentro das fileiras. Este método foi aplicado inicialmente em um programa de seleção divergente para teor de óleo e proteína na variedade de milho "Burr White". Vários autores publicaram os resultados deste programa que ainda se encontra em execução (SMITH, 1909; WINTER, 1929; WOODWORTH *et alii*, 1952; LENG, 1962 e DUDLEY, 1973). Este programa apresentou resultados surpreendentes e, em 70 gerações, o

teor de óleo aumentou 215% e o de proteína 342%, quando se fez seleção para aumentar estes caracteres e, fazendo-se seleção para diminuir-los, o teor de óleo caiu para 23% e o de proteína para 14% do teor original.

Estes excelentes resultados levaram autores como WILLIAMS (1907), HARTLEY (1909), NOLL (1916), KIESSELBACH (1922) e SMITH & BRUNSON (1925) a aplicarem o método para aumentar a produtividade do milho mas os resultados foram desanimadores e não foram mais utilizados. Um método denominado "espiga por fileira modificado" foi proposto por LONNQUIST (1964) e denominado por PATERNIANI (1967) de "seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos". Neste método procura-se introduzir técnicas experimentais na avaliação das progênes e isolamento adequado ao antigo método "espiga por fileiras". Desta forma, as sementes das espigas são avaliadas em delineamentos experimentais com repetições. As sementes remanescentes das progênes que foram selecionadas são recombinadas em lote de recombinação, e dentro dos lotes de recombinação escolhe-se as melhores plantas.

Um outro método que consiste na seleção entre progênes de irmãos germanos (descendentes do cruzamento entre duas plantas) foi proposto por HARLAND (1946) que, aplicando-o a uma variedade, conseguiu bons resultados. Neste método, as sementes originadas do cruzamento entre duas plantas são plantadas em delineamentos com repetições e, baseado nos resultados dos ensaios, as sementes remanescentes

tes das progênies selecionadas são recombinadas em um lote de recombinação.

Várias modalidades de seleção recorrente intrapopulacional são citadas e discutidas em profundidade por PATERNIANI & MIRANDA FILHO (1987).

Todos os esquemas de seleção intrapopulacional promovem um determinado progresso nas populações onde estes são aplicados. Este progresso é função da intensidade de seleção, da quantidade da variância genética explorável disponível, da variância fenotípica da unidade de seleção e do número de anos gasto para se completar um ciclo de seleção. VENCovsky (1987) apresenta expressões para se estimar o progresso esperado com seleção para vários esquemas de seleção intrapopulacional.

2.4. Seleção Recorrente Interpopulacional

A seleção recorrente recíproca foi sugerida por COMSTOCK *et alii* (1949) e constitui um método para melhorar a resposta heterótica entre duas populações. Duas populações básicas A e B, são usadas. Em cada ciclo, os melhores genótipos de A, que dão maior vigor em cruzamentos com B, e os melhores genótipos de B que dão maior vigor em cruzamentos com A são recombinados entre si (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987). Portanto, visa-se o melhoramento do híbrido interpopulacional utilizando-se a capacidade geral e específica de combinação. Este método tem sido denominado também de seleção recorrente recíproca com progênies de

meios irmãos (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988; PATERNIANI & MIRANDA FILHO 1987).

Este método consiste na autofecundação de plantas de uma população e cruzamento, ao mesmo tempo, com 4 a 5 plantas de outra população. Os cruzamentos (híbridos interpopulacionais) são avaliados em ensaios e as progênies autofecundadas de cada população, correspondente aos melhores híbridos interpopulacionais, são recombinadas entre si formando-se duas novas populações também melhoradas em relação às anteriores.

Entretanto, apesar de ser considerado de boa base genética por explorar todos os tipos de ação gênica, este método não tem sido utilizado por não se mostrar satisfatório. Alguns fatores segundo PATERNIANI & MIRANDA FILHO (1987), são citados como responsáveis pelo seu pouco uso:

1. Autofecundação e cruzamento ao mesmo tempo envolve muito trabalho e reduz o número de genótipos a serem avaliados;
2. Amostragem inadequada do testador (4 a 5 plantas);
3. Recombinação inadequada das progênies S_1 . Uma recombinação adequada requereria pelo menos duas gerações de recombinação;
4. Intervalo entre ciclos é grande e, além do ganho por ano ser baixo, a seleção pode ser muito afetada pela interação genótipo por ano.

Um outro método foi sugerido por HALLAUER & EBERHART (1970) e consiste na utilização de irmãos germanos interpopulacionais ao invés de meios irmãos. Assim, plantas das duas populações são cruzadas aos pares nas espigas superiores e as inferiores são autofecundadas. Por serem exigidas plantas prolíficas na condução deste método, poderá haver ganhos adicionais em função da forte correlação entre prolificidade e produtividade de grãos (SOUZA JÚNIOR *et alii*, 1981; ROBINSON *et alii*, 1951; LONNQUIST, 1967). Uma outra característica que faz com que este método seja diferente do anterior é que neste podem ser avaliados o dobro do número de progênies em um mesmo espaço físico.

Uma nova modificação foi proposta por PATERNIANI & VENCovsky (1977) onde a seleção é baseada em testcrosses de progênies de meios irmãos. Progênies de testcrosses são utilizados para avaliação e sementes remanescentes de progênies de meios irmãos de cada população são usadas para recombinação. Este método entretanto, explora uma quantidade muito pequena da variância genética aditiva disponível devido ao fato de ser baseado em *testcrosses* de progênies de meios irmãos.

Outra modificação foi sugerida por PATERNIANI & VENCovsky (1978) utilizando-se progênies de meios irmãos obtidas de plantas prolíficas. As progênies a serem avaliadas, meios irmãos interpopulacionais, são obtidas nas espigas superiores através da polinização com uma mistura de pólen da outra população e as progênies a serem recombina-

das são obtidas através da polinização das espigas inferiores com uma mistura de pólen da mesma população. Estas progênies são obtidas em lotes isolados de despendoamento onde se polinizam manualmente apenas as espigas inferiores. Óbvio neste método também se pratica intensa seleção para prolificidade.

Recentemente foi sugerido um novo método de seleção recorrente recíproca por SOUZA JÚNIOR (1987). Este esquema é conduzido em duas fases: em uma primeira fase utiliza-se progênies de meios irmãos interpopulacionais originadas de plantas S_0 para a avaliação e de progênies S_1 's para a recombinação; na segunda fase obtém-se as progênies de meios irmãos interpopulacionais originadas de plantas S_1 's e, simultaneamente, faz-se a recombinação da primeira fase. Na segunda fase, faz-se então a avaliação de progênies de meios irmãos interpopulacionais obtidas em plantas S_1 's e a recombinação com progênies de meios irmãos intrapopulacionais. Utilizando-se plantas das progênies de meios irmãos intrapopulacionais referentes às progênies de meios irmãos interpopulacionais selecionadas, inicia-se a primeira fase novamente.

O objetivo tanto da seleção recorrente intra como interpopulacional é o aumento da frequência dos alelos favoráveis em uma população (VENCOVSKY, 1987; PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987). Entretanto, a "performance" das linhagens endogâmicas "per se" é de fundamental importância para seu uso comercial (SOUZA JÚNIOR, 1985). Além disso,

conforme demonstrado por COMSTOCK (1964), o aumento da produtividade de um híbrido só é conseguido através do melhoramento de populações pois, um híbrido nada mais é que um genótipo existente em uma população ou em um híbrido intervarietal. Entretanto, o melhoramento de populações através da seleção recorrente contribui também para o melhoramento das linhagens endogâmicas originadas dessas. Um acréscimo na frequência dos alelos que são favoráveis ao aumento da produtividade nas populações aumentará também a produtividade das linhagens.

GENTER (1971), comparou a produtividade de linhagens endogâmicas S_1 de população sob seleção e mostrou que o ganho obtido para a população CBS após 4 ciclos de seleção com progênies S_1 (1.34 t/ha) foi transmitida às linhagens S_1 (1.38 t/ha). BURTON *et alii* (1971) reportou que após 4 ciclos de seleção recorrente com progênies S_1 na população BSK o ganho obtido para as linhagens S_1 (1.45 t/ha) foi maior do que o obtido para a população (0,99 t/ha). Também, após 4 ciclos de seleção com progênies de meios irmãos, o ganho obtido para as linhagens S_1 's (0.45 t/ha) foi também maior do que o obtido para a população (0.38 t/ha). HARRIS *et alii* (1972), entretanto, reportou que o ganho obtido nas linhagens S_1 's (1.46 t/ha) foi levemente inferior ao obtido para a população (1.80 t/ha) após 9 ciclos de seleção massal estratificada. Tanner & Smith (1987) citados por HALLAUER *et alii* (1988) reportaram o ganho obtido na população BSK para 6 caracteres em milho,

após 4 e 8 ciclos de seleção com progênies de meios irmãos (BSKHI), com progênies S_1 's (BSKS) e o ganho em uma população resultante do cruzamento desta população melhorada por estes dois esquemas (BSKHI) x (BSKS). O ganho nas linhagens S_1 's destas populações e do cruzamento entre elas também foi computado. Os dados mostram que para os seis caracteres considerados, o ganho nas populações e cruzamento é capitalizado às respectivas linhagens S_1 's em maior ou menor intensidade.

2.5. Depressão por Endogamia

A depressão por endogamia se refere ao fato de haver uma alteração no valor de um caráter em uma população na medida em que se aumenta o grau de endogamia desta. Conforme mencionado por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988), este assunto já foi objeto de consideração por EAST & JONES (1918) e JONES (1918). Este fenômeno é bastante comum em milho, principalmente para o caráter produção de grãos.

HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988) reportaram estimativas de depressão por endogamia em populações de milho para vários caracteres. Observa-se que existe uma grande variação deste fenômeno de caráter para caráter e que o caráter produção de grãos é o que sofre maior depressão. Os autores reportaram também que diferentes populações exibem diferentes níveis de depressão por endogamia para um mesmo caráter.

Um aspecto importante da depressão por endogamia é que esta deve sofrer alterações na medida em que se melhora as populações. GENTER (1971); BURTON *et alii* (1971), HARRIS *et alii* (1972) e GOULAS & LONNQUIST (1976) reportaram que o melhoramento nas populações implicam em um decréscimo na depressão por endogamia.

SOUZA JÚNIOR (1985), utilizando um modelo de um loco com dois alelos e considerando este loco com dominância completa, mostrou que a depressão por endogamia só diminui com seleção quando a frequência do alelo favorável for superior a 0,5. Quando a frequência do alelo favorável for inferior a 0,5, a depressão por endogamia torna-se mais intensa, na medida em que se pratica seleção. Para locos com sobredominância, a depressão por endogamia sempre aumenta em qualquer frequência gênica, exceto em casos de fixação ou frequência gênica intermediária (0,5).

Variações na depressão por endogamia devidas à seleção foram reportadas por ODHIAMBO & COMPTON (1989). Para as populações NBS, NSS e NKS, a depressão por endogamia para o caráter produção de grãos caiu de 33,2% para 22%, de 37,5% para 20,6% e de 35,1% para 14,9%, respectivamente, após cinco ciclos de seleção com progênies S_1 's. O mesmo número de ciclos de seleção, porém com progênies de irmãos germanos entre estas populações, mostrou uma alteração na depressão por endogamia de 33,2% para 27,3 e 25,7%, para a população NBS com a seleção nos cruzamentos NBS x NSS e NBS x NKS, respectivamente; de 37,5% para 30,4% na população NSS com

seleção no cruzamento NSS x NBS; e de 35.1% para 29,3% na população NKS com seleção no cruzamento NKS x NBS. Em média, a seleção com progênies S_1 's foi mais eficiente em diminuir a depressão por endogamia (35.3% para 19,2%) do que a seleção recíproca com progênies de irmãos germanos interpopulacionais (35.3% para 28.2%).

OYERVIDES-GARCIA & HALLAUER (1986) reportaram também alterações na depressão por endogamia na população BSSS para alguns esquemas de seleção, para o caráter produção de grãos. A depressão por endogamia na primeira geração de autofecundação para a população original (BSSSCO) que era de 41.5% alterou para 25,6% após 2 ciclos de seleção recíproca com progênies de meios irmãos utilizando-se Iowa 13 como testador; após 8 ciclos de seleção recíproca com progênies de meios irmãos utilizando-se BSCB1 como testador esta depressão alterou-se para 40,7%; e após 3 ciclos com progênies S_1 's e 2 ciclos com progênies S_2 's, esta depressão alterou-se para 35,8% e 40,5%, respectivamente. Nota-se que diferentes esquemas de seleção alteram a depressão por endogamia em diferentes intensidades.

HALLAUER *et alii* (1988) reportaram alterações na depressão por endogamia para seis caracteres em milho na população BSK. Após 4 e 8 ciclos de seleção com progênies endogâmicas S_1 's, a depressão por endogamia alterou de 43.1% na população original para 37.2% e para 31.3%, respectivamente para o caráter produção de grãos. Fato interessante aconteceu com o caráter acamamento (*Root Lodging*): a

depressão por endogamia na população original era de 4,7% e passou para 34,8% e 7.7%, após 4 e 8 ciclos de seleção com progênes S_1 's, respectivamente. Utilizando-se progênes de meios irmãos, após 4 e 8 ciclos de seleção, esta depressão foi para 5.1% e 11.2%, respectivamente. Observa-se que, embora em intensidades diferentes para cada esquema de seleção, a depressão por endogamia aumentou para ambos os esquemas de seleção sugerindo que, para este caráter, as frequências gênicas médias devem estar abaixo de 0.5 conforme mostrado por SOUZA JÚNIOR (1985) considerando-se um loco com dois alelos.

3. METODOLOGIA

3.1. Modelo Genético

As expressões para se estimar o ganho genético esperado nas linhagens foram obtidas considerando-se a seleção nas populações de onde estas se originaram, tanto a nível intrapopulacional como a nível interpopulacional. Utilizou-se então dois modelos genéticos, um considerando-se a seleção a nível intrapopulacional e outro considerando-se a seleção a nível interpopulacional.

3.1.1. Modelo genético a nível intrapopulacional

O modelo genético considerado foi aquele relatado por KEMPTHORNE (1957) e também por SOUZA JÚNIOR, (1989). As condições requeridas para a validade deste modelo genético são (KEMPTHORNE, 1957; COCKERHAM, 1961):

1. Segregação diplóide normal;
2. Ausência de efeitos extracromossômicos;
3. Ausência de migração, mutação e seleção;

4. Populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg e de Ligação;
5. Tamanho infinito da população;
6. Ausência de correlação ambiental entre parentes;

Para um loco qualquer (k), o modelo toma a seguinte forma (SOUZA JÚNIOR, 1989):

$$G_{ij}^k = \mu_o^k + \alpha_i^k + \alpha_j^k + \delta_{ij}^k$$

onde:

G_{ij}^k é o valor genotípico de um indivíduo formado pelos alelos i e j do loco k ;

α_i^k e α_j^k são os efeitos dos alelos de origem materna (i) e de origem paterna (j), respectivamente, do loco k (efeitos aditivos);

$\delta_{ij}^k = (\alpha\alpha)_{ij}^k$ é o efeito da interação dos alelos i e j do loco k (efeito de dominância);

μ_o^k é a média do loco k .

Por se tratarem de parâmetros com efeitos aleatórios, as esperanças matemáticas dos efeitos dos genes (efeitos aditivos), das interações alélicas (efeitos de dominância) e da covariância entre estes efeitos é zero. Assim, sendo p_i^k e p_j^k as frequências dos alelos i e j do loco k , tem-se:

$$E(\alpha_i^k) = \sum_i p_i^k \alpha_i^k = 0;$$

$$E(\alpha_j^k) = \sum_j p_j^k \alpha_j^k = 0;$$

$$E(\delta_{ij}^k) = \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i^k p_j^k \delta_{ij}^k = 0;$$

$$E(\alpha_i^k \cdot \alpha_j^k) = \left(\sum_i p_i^k \alpha_i^k \right) \left(\sum_j p_j^k \alpha_j^k \right) = 0;$$

$$E(\alpha_i^k \cdot \delta_{ij}^k) = \left(\sum_i p_i^k \alpha_i^k \right) \left(\sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i^k p_j^k \delta_{ij}^k \right) = 0;$$

$$E(\alpha_j^k \cdot \delta_{ij}^k) = \left(\sum_j p_j^k \alpha_j^k \right) \left(\sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i^k p_j^k \delta_{ij}^k \right) = 0;$$

$$E(G_{ij}) = \mu_o^k$$

Os efeitos médios dos genes (α_i e α_j) bem como o efeito da interação entre estes (δ_{ij}) são definidos para um loco com dois alelos (B e b) como (SOUZA JÚNIOR, 1989):

$$\alpha_B = q[a + (q - p)d]$$

$$\alpha_b = -p[a + (q - p)d]$$

$$\delta_{Bb} = 2pqd$$

$$\delta_{BB} = -2q^2d$$

$$\delta_{bb} = -2p^2d$$

onde:

a é a metade da diferença entre o valor genotípico do loco BB e bb, ou seja, $a = \left(\frac{1}{2} \right) (G_{BB} - G_{bb})$ e,

d é o valor genotípico do loco Bb ($d = G_{Bb}$);

p é a frequência do alelo favorável;

q é a frequência do alelo desfavorável.

Considerando-se uma população nas mesmas condições definidas anteriormente porém endogâmica, com qualquer nível de endogamia, tem-se então uma probabilidade F de os indivíduos serem endogâmicos e $1-F$ de não serem endogâmicos. Esta probabilidade F se refere à probabilidade de um indivíduo possuir os dois alelos de um loco idênticos por descendência, ou seja, é a probabilidade de dois alelos terem se originado da duplicação de um mesmo gene. Considerando-se então o indivíduo $A_i A_j$, F é a probabilidade de A_i ser idêntico a A_j , $F = p(A_i \equiv A_j)$ e $1-F = p(A_i \neq A_j)$.

A estrutura genética desta população pode então ser definida da seguinte maneira (KEMPTHOTNE, 1957):

$$F \sum_i p_i A_i A_i + (1-F) \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j A_i A_j$$

O modelo definido anteriormente continua sendo válido em todas as suas considerações com exceção de que considera-se aqui a possibilidade de que as populações sejam endogâmicas.

A esperança matemática do valor fenotípico do indivíduo formado pelos alelos i e j do loco k passa a ser então (SOUZA JÚNIOR, 1989):

$$E(G_{ij}^k) = \mu_F = \mu_0 + F \sum_i p_i \delta_{ii}^k$$

onde:

$$\sum_i p_i^k \delta_{ii}^k = -2pqd \text{ para um loco com dois alelos.}$$

Portanto, o parâmetro $F \sum_i p_i^k \delta_{ii}^k$ se refere à depressão pela endogamia e é função da diminuição da quantidade de locos heterozigóticos na população.

Em função deste modelo e considerando-se todas as restrições relatadas, a variância genética total em uma população com qualquer nível de endogamia e para qualquer número de locos é definida em função desta endogamia e de alguns componentes da variação genética (item 2.1, pag. 11).

Considerando-se um loco com dois alelos, os parâmetros que compõem esta variância são definidos como (SOUZA JÚNIOR, 1989):

$$\sigma_A^2 = 2 \sum_i p_i (\alpha_i)^2 = 2 pq[a + (q - p)d]^2;$$

$$\sigma_D^2 = \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j (\delta_{ij})^2 = (2 pqd)^2;$$

$$D_1 = \sum_i p_i \alpha_i \delta_{ii} = 2pq (q - p) [a + (q - p)d]d;$$

$$D_2 = \sum_i p_i (\delta_{ii})^2 - (\sum_i p_i \delta_{ii})^2 = 4 pq [(q - p)d]^2;$$

$$\check{H} = (\sum_i p_i \delta_{ii})^2 = (2 pqd)^2 = \sigma_D^2.$$

Foi estabelecido um procedimento para se obter expressões matemáticas que permitem estimar o ganho genético

esperado em linhagens endogâmicas quando o melhoramento é conduzido nas populações de onde estas se originaram. Este procedimento baseou-se na relação (covariância) entre as unidades de seleção (indivíduos da população a ser melhorada) e unidades melhoradas (indivíduos da população melhorada, neste caso, as linhagens originadas desta por autofecundações). Esta relação (covariância) foi quantificada utilizando-se os alelos idênticos por descendência como elo de ligação entre os indivíduos aparentados.

Dois indivíduos só podem ser considerados aparentados se possuírem pelo menos um ancestral comum, devido à probabilidade de possuírem em comum genes idênticos por descendência; ou seja: dois indivíduos só podem ser aparentados se possuírem em comum cópias exatas, de pelo menos parte, dos seus genes de pelo menos um ancestral comum (SOUZA JÚNIOR, 1989).

Considerando-se então dois indivíduos x_{ij} e y_{ij} , com uma probabilidade de possuírem alelos ou genótipos idênticos por descendência, a expressão geral da covariância genética entre estes indivíduos é função dos componentes da variação genética, dos coeficientes de parentesco entre estes dois indivíduos e do nível de endogamia destes (item 2.1, pag. 12).

Progresso esperado com seleção

Considere-se agora que genótipos (indivíduos ou progênies) de uma população são avaliados para um caráter

qualquer, e que os genótipos superiores desta população são selecionados e os descendentes destes genótipos selecionados originarão a população melhorada e esta por sua vez é submetida a autofecundação para produzir linhagens. Denominando-se de x um indivíduo originado dos genótipos (indivíduos ou progênes) da população a ser avaliada e de y_{sn} um indivíduo originado da população melhorada através de n gerações de autofecundação, o progresso esperado nas linhagens y_{sn} , para um caráter qualquer, é função da covariância genética entre o indivíduo x e o indivíduo y_{sn} . Esta covariância é de natureza genética pelo fato de os indivíduos x e y_{sn} pertencerem a diferentes gerações. Considerando-se a expressão para a covariância genética entre dois indivíduos x_{ij} e y_{ij} dada anteriormente, a covariância genética entre x e y_{sn} é:

$$\begin{aligned} \text{COV}_g(x, y_{sn}) = & 2r_{xy_{sn}} \sigma_A^2 + \mu_{xy_{sn}} \sigma_D^2 + 2(s_{xy_{sn}} + s_{y_{sn}x}) D_1 + \\ & + t_{xy_{sn}} D_2 + (t_{xy_{sn}} + v_{xy_{sn}} - F_x F_{y_{sn}}) \check{H} \end{aligned}$$

A expressão para o progresso esperado nas linhagens y_{sn} é (SOUZA JÚNIOR, 1989):

$$Gs = K \frac{\text{COV}_g(x, y_{sn})}{\sigma_F}$$

onde:

K é o diferencial de seleção estandardizado;

σ_F é o desvio padrão genotípico da unidade de seleção x , que é de natureza fenotípica por envolver componentes genéticos e ambientais.

Esta expressão foi então utilizada para se obter as expressões do progresso esperado na população formada pelos indivíduos y_{sn} quando a seleção é praticada na população formada pelos indivíduos x , para um determinado caráter.

Estas expressões foram obtidas considerando-se qualquer nível de endogamia da população onde se pratica a seleção (F_p) e qualquer nível de endogamia da população melhorada (F_y). Foram considerados os esquemas de seleção intrapopulacionais comumente mais divulgados (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987).

3.1.2. Modelo genético a nível interpopulacional

O modelo genético, as considerações e restrições são os mesmos para o nível intrapopulacional citado anteriormente sendo, evidentemente, modificado para se adaptar às condições pertinentes ao cruzamento entre duas populações.

Considerando então um loco (k) qualquer, o modelo toma a seguinte forma (STUBER & COCKERHAM, 1966):

$$G_{ij(12)}^k = \mu^k + \alpha_{i12}^k + \alpha_{j21}^k + \delta_{ij(12)}^k$$

onde:

- $G_{ij(12)}^k$ refere-se ao valor genotípico de um indivíduo do híbrido interpopulacional, formado pelos alelos i e j do loco k , das populações 1 e 2, respectivamente;
- μ^k refere-se à média do loco k do híbrido interpopulacional;
- α_{i12}^k refere-se ao efeito do alelo i do loco k oriundo da população 1;
- α_{j21}^k refere-se ao efeito do alelo j do loco k oriundo da população 2;
- $\delta_{ij(12)}^k$ refere-se ao efeito da interação dos alelos i e j do loco k , oriundos da população 1 e 2, respectivamente.

Os efeitos dos alelos α_{i12}^k e α_{j21}^k referem-se aos efeitos médios ou aditivos dos alelos i e j e os índices i e j referem-se à origem e não ao estado. O efeito da interação $\delta_{ij(12)}^k$ refere-se ao efeito da interação intraalélica. Todos estes efeitos são populacionais, portanto, denominando-se de p_i^k e p_j^k as frequências dos alelos i e j do loco k , as esperanças destes efeitos são também iguais a zero.

$$E(\alpha_{i12}^k) = \sum_i p_i^k \alpha_{i12}^k = 0$$

$$E(\alpha_{j21}^k) = \sum_j p_j^k \alpha_{j21}^k = 0$$

$$E(\delta_{ij(12)}^k) = \sum_{\substack{i, j \\ i \neq j}} p_i^k p_j^k \delta_{ij(12)}^k = 0$$

$$E(\alpha_{i12}^k \cdot \alpha_{j21}^k) = \left(\sum_i p_i^k \alpha_{i12}^k \right) \left(\sum_j p_j^k \alpha_{j21}^k \right) = 0$$

$$E(\alpha_{i12}^k \cdot \delta_{j(12)}^k) = \left(\sum_i p_i^k \alpha_{i12}^k \right) \left(\sum_{\substack{i, j \\ i \neq j}} p_i^k p_j^k \delta_{ij(12)}^k \right) = 0$$

$$E(\alpha_{j21}^k \cdot \delta_{ij(12)}^k) = \left(\sum_j p_j^k \alpha_{j21}^k \right) \left(\sum_{\substack{i, j \\ i \neq j}} p_i^k p_j^k \delta_{ij(12)}^k \right) = 0$$

$$E(G_{ij(12)}^k) = \mu^K$$

Os efeitos médios dos genes (α_{i12} e α_{j21}) bem como o efeito da interação entre estes $\delta_{ij(12)}$ são definidos para um loco com dois alelos (B e b) como:

$$\alpha_{B12} = q[a + (s - r)d]$$

$$\alpha_{B21} = s[a + (q - p)d]$$

$$\alpha_{b12} = -p[a + (s - r)d]$$

$$\alpha_{b21} = -r[a + (q - p)d]$$

$$\delta_{BB} = -2qsd$$

$$\delta_{Bb1} = 2qrd$$

$$\delta_{Bb2} = 2psd$$

$$\delta_{bb} = -2prd$$

onde:

p e q são as frequências dos alelos B e b da população 1;
r e s são as frequências dos alelos B e b da população 2.

A variância genética interpopulacional, desconsiderando-se os efeitos epistáticos, é (VENCOVSKY, 1987):

$$\sigma_{D(12)}^2 = \left[\frac{1}{2} \right] \left[\sigma_{A12}^2 + \sigma_{A21}^2 \right] + \sigma_{D(12)}^2,$$

para vários locos e para um loco com dois alelos o autor define:

$$\sigma_{A12}^2 = 2pq[a + (s - r) d]^2;$$

$$\sigma_{A21}^2 = 2rs[a + (q - p) d]^2;$$

$$\sigma_{D(12)}^2 = 2pqrsd^2;$$

onde:

σ_{A12}^2 é a variância genética aditiva interpopulacional utilizando-se a população 1 como referência;

σ_{A21}^2 é a variância genética aditiva interpopulacional utilizando-se a população 2 como referência;

$\sigma_{D(12)}^2$ é a variância genética dominante interpopulacional.

A covariância genética entre indivíduos da interpopulação e os indivíduos das duas populações que deram origem a esta interpopulação, considerando-se a existência de endogamia nestas populações, foi deduzida e encontra-se no Apêndice B.

Denominando-se o indivíduo (híbrido interpopulacional) originado do cruzamento das populações 1 e 2 de x e os indivíduos originados das populações 1 e 2 de y_1 e y_2 , respectivamente, as covariâncias genéticas entre x e y_1 entre x e y_2 deduzidas foram (Apêndice B):

$$COV_g(x, y_1) = a_1 \sigma_{A1A2} + s_{y_1 x} D_{112},$$

$$COV_g(x, y_2) = a_2 \sigma_{A2A1} + s_{y_2 x} D_{121},$$

onde:

a_1 refere-se à probabilidade de um gene, tomado ao acaso, em x ser idêntico por descendência ao gene tomado ao acaso em y_1 ;

$$a_1 = \left[\frac{1}{2} \right] \left[p(x_i \equiv y_{1i}) + p(x_i \equiv y_{1j}) \right]$$

$s_{y_1 x}$ refere-se à probabilidade de os dois genes de y_1 serem idênticos por descendências e estes serem idênticos a um gene tomado ao acaso em x ;

$$s_{y_1 x} = p(x_i \equiv y_{1i} \equiv y_{1j})$$

$s_{y_2 x}$ refere-se à probabilidade de os dois genes de y_2 serem idênticos por descendências e estes serem idênticos a um gene tomado ao acaso em x ;

$$s_{y_2 x} = p(x_i \equiv y_{2i} \equiv y_{2j})$$

σ_{A1A2} refere-se à covariância entre os efeitos médios dos genes do indivíduo x e os efeitos médios destes genes no indivíduo y_1 ;

$$\sigma_{A1A2} = \sum_i p_i \alpha_{i12}^x \alpha_{i1}^y$$

D_{112} refere-se à covariância entre os efeitos médios dos genes do indivíduo x e os efeitos de dominância dos homozigotos no indivíduo y_1 ;

$$D_{112} = \sum_i p_i \alpha_{i12}^x \delta_{i11}^y$$

σ_{A2A1} refere-se à covariância entre os efeitos médios dos genes do indivíduo x e os efeitos médios destes genes no indivíduo y_2 ;

$$\sigma_{A2A1} = \sum_j p_j \alpha_{j21}^x \alpha_{j2}^y$$

D_{121} refere-se à covariância entre os efeitos médios dos genes do indivíduo x e os efeitos de dominância dos homozigotos no indivíduo y_2 ;

$$D_{121} = \sum_j p_j \alpha_{j21}^x \delta_{jj2}^y$$

O expoente k, referente ao loco (k), foi eliminado para facilidade de manipulação.

Considerando-se um loco com dois alelos, os parâmetros σ_{A1A2} , σ_{A2A1} , D_{112} e D_{121} são definidos no (Apêndice C).

$$\sigma_{A1A2} = 2pq[a + (s - r)d] [a + (q - p)d]$$

$$\sigma_{A2A1} = 2rs[a + (q - p)d] [a + (s - r)d]$$

$$D_{112} = 2pq(q - p) [a + (s - r)d]d$$

$$D_{121} = 2rs(s - r) [a + (q - p)d]d$$

Progresso esperado com seleção

Considere-se agora que progênies interpopulacionais resultante do cruzamento entre duas populações (1 e

2) são avaliados para um caráter qualquer, e que os indivíduos da população 1 e 2, selecionados em função do comportamento de seus cruzamentos com cada população recíproca, constituam as populações melhoradas. Estas populações melhoradas são então autofecundadas para darem origem às linhagens. Denominando-se de x^{12} e x^{21} os indivíduos originados das progênes interpopulacionais a serem avaliadas, e de y_{sn}^1 e y_{sn}^2 os indivíduos (linhagens) originados das populações melhoradas através de n gerações de autofecundação, o progresso esperado nestas linhagens para um caráter qualquer, é função da covariância genética entre os indivíduos x^{12} e x^{21} e os indivíduos y_{sn}^1 e y_{sn}^2 . Esta covariância é também de natureza genética pois os indivíduos x^{12} e x^{21} não pertencem à mesma geração de y_{sn}^1 e y_{sn}^2 .

Considerando-se, então, a expressão obtida para a covariância entre x e y_1 e entre x e y_2 , tem-se:

$$COV_g(x^{12}, y_{sn}^1) = a_1 \sigma_{A1A2} + sy_{sn}^1 x^{12} D_{112}$$

$$COV_g(x^{21}, y_{sn}^2) = a_2 \sigma_{A2A1} + sy_{sn}^2 x^{21} D_{121}$$

Considerando-se estas covariâncias, o progresso esperado com seleção nas linhagens y_{sn}^1 e y_{sn}^2 quando a seleção é feita nos híbridos interpopulacionais x^{12} e x^{21} , para qualquer caráter é:

$$G_{s1} = K_1 \frac{Cov(x^{12}, y_{sn}^1)}{\sigma_{F12}},$$

para as linhagens y_{1sn} , e

$$G_{s2} = K_2 \frac{\text{Cov}(x^{21}, y_{sn}^2)}{\sigma_{F21}},$$

para as linhagens y_{2sn} ,

onde:

K_1 e K_2 referem-se aos diferenciais de seleção estandarizados nos híbridos interpopulacionais x^{12} , x^{21} , respectivamente;

σ_{F12} e σ_{F21} referem-se ao desvio padrão fenotípico das unidades de seleção dos híbridos interpopulacionais x^{12} , x^{21} , respectivamente.

As expressões para este progresso esperado foram obtidas então para três diferentes esquemas de seleção recorrente recíproca propostos por alguns autores: o método original proposto por COMSTOCK *et alii* (1949); o método proposto por HALLAUER & EBERHART (1970) e o método proposto por PATERNIANI & VENCovsky (1978).

3.2. Obtenção de Valores Esperados para os Componentes da Variância Genética Considerando-se Vários Locos.

As expressões dos componentes da variação genética foram definidos no item 2.1.1. a nível intrapopulacional e no item 2.1.2. a nível interpopulacional. Entre-

tanto tais expressões se restringem a um loco com dois alelos. Tal interpretação fica restrita à frequência gênica considerada e não representa uma avaliação do parâmetro a nível populacional, onde as frequências gênicas são variáveis para os diversos locos que controlam um caráter quantitativo. Admitindo-se que as frequências dos diversos genes representam uma distribuição definida na população, os diversos componentes da variação genética são interpretados em termos de valores esperados dentro dos limites de variação das frequências gênicas, ou seja, de 0 a 1. Para a obtenção dos valores esperados para os componentes da variação genética, supôs-se que as frequências gênicas obedecem a uma distribuição Beta, cujo campo de domínio está compreendido entre os valores 0 e 1. Tal suposição foi utilizada por HO (1973), MIRANDA FILHO (1978) e RAMALHO (1977).

3.2.1. Obtenção de valores esperados para os componentes da variação genética a nível intrapopulacional

Supondo-se então que as frequências (p), dos diversos genes seguem uma distribuição Beta, esta distribuição será então definida para a variável (p) e para os parâmetros α e β (RAMALHO, 1977; MIRANDA FILHO, 1978a):

$$f(p) = \frac{\Gamma(\alpha + \beta + 2)}{\Gamma(\alpha + 1) \Gamma(\beta + 1)} p^{\alpha} (1 - p)^{\beta}$$

onde:

p refere-se à variável, $0 < p < 1$;

α e β referem-se aos parâmetros da função;

a média da variável p é dada por:

$$\bar{p} = \frac{\alpha + 1}{\alpha + \beta + 2}$$

portanto, define-se neste caso, os valores de α e β em função de $\bar{p}$.

Foram definidos então várias funções $f(p)$ para níveis de $\bar{p}$ variando de 0,1 a 0,9. A Tabela 1 mostra os valores dos parâmetros α e β para frequências médias gênicas ($\bar{p}$) variando de 0,1 a 0,9, bem como a função $f(p)$.

A variável $\bar{p}$ se refere à frequência do gene ou alelo favorável, portanto, na medida em que $\bar{p}$ se torna menor que 0,5, as populações são consideradas menos melhoradas e na medida em que $\bar{p}$ se torna $> 0,5$, as populações são consideradas mais melhoradas para o caráter controlado pelos genes com frequência média $\bar{p}$.

Desta forma foi possível obter-se os valores esperados para os componentes da variação genética intrapopulacional para um número n de locos qualquer. Como na presente situação trabalhou-se apenas com quocientes, ou seja, a razão entre um componente em diversos níveis de $\bar{p}$ e este mesmo componente em um $\bar{p}$ fixo, ou a razão entre diferentes componentes, considerou-se $n = 1$.

A maneira para se obter os valores esperados dos componentes será ilustrada através de um exemplo.

Tomando como exemplo então a variância aditiva (σ_A^2), a expressão da esperança deste parâmetro, ou seja, do seu valor esperado é obtida, considerando por exemplo $\bar{p} = 0,6$, $\alpha = 2$ e $\beta = 1$ (Tabela 1), integrando-se a função $f(p)$ para estes parâmetros α e β e para este $\bar{p}$:

$$\begin{aligned} E(\sigma_A^2) &= \int_0^1 \sigma_A^2 f(p) dp = \\ &= \int_0^1 2p(1-p) [a+(1-2p)d]^2 12p^2(1-p) dp \end{aligned}$$

onde:

$2p(1-p) [a+(1-2p)d]^2$ é a σ_A^2 a nível de dois alelos por loco;

$12p^2(1-p)$ é $f(p)$ para $\bar{p} = 0,6$, $\alpha = 2$ e $\beta = 1$.
(Tabela 1).

3.2.2. Obtenção de valores esperados para os componentes da variação genética a nível interpopulacional

Conforme descrito para a obtenção dos valores esperados dos componentes da variação genética intrapopulacional, o mesmo processo foi utilizado para se obter estes componentes a nível interpopulacional. A distribuição Beta foi então definida em função de p e r que são as frequências dos alelos favoráveis das duas populações consideradas. Foi considerado também que os genes com

frequência p e r possuem distribuição independente, isto é, $f(p, r) = f(p) \cdot f(r)$. Estes procedimentos foram utilizados por MIRANDA FILHO (1978) e SOUZA JÚNIOR (1987).

Considerando-se a independência destas distribuições gênicas, as funções de densidade na distribuição conjunta podem ser obtidas a partir do produto entre as funções de distribuição definidas para cada população em função de $\bar{p}$ e $\bar{r}$. A Tabela 1 mostra as funções de densidade para cada valor de $\bar{p}$ variando de 0,1 a 0,9. Para a outra população estas funções são as mesmas só que em função de $\bar{r}$. Assim, foram definidas populações com diversos níveis de $\bar{p}$ e $\bar{r}$ e obtidas as funções das distribuições conjuntas para as combinações entre os diversos níveis de $\bar{p}$ e $\bar{r}$ (Tabela. 3).

Será ilustrado também um exemplo da obtenção do valor esperado de um componente da variação genética a nível interpopulacional. Considerando-se então o componente $\sigma_{A_1A_2}^2$, o valor esperado deste componente para n locos, considerando por exemplo $\bar{p} = \bar{r} = 0,4$ é:

$$E(\sigma_{A_1A_2}^2) = \int_0^1 \int_0^1 \sigma_{A_2A_1}^2 \cdot f(p, r) dp dr =$$

$$= \int_0^1 \int_0^1 2pq[a+(s-r)d] [a+(q-p)d] \cdot 144 p(1-p)^2(1-r) dp dr.$$

onde:

$2pq[a+(s-r)d] [a+(q-p)d]$ refere-se ao valor de $\sigma_{A_1A_2}^2$ para um loco com dois alelos;

144 $p(1-p)^2(1-r)$ refere-se $f(p,r) = f(p) \cdot f(r)$
(Tabela 3).

Assim, foram obtidos todos os valores esperados para os diversos componentes da variância genética interpoblacional para n locos, considerando-se várias combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$.

3.3. Obtenção de Quocientes entre os Componentes da Variação Genética a Nível Intrapoblacional

Conforme foi mencionado no item 3.1.1, foram obtidas diversas relações (quocientes) entre pares de um mesmo componente em diferentes níveis de frequência gênica ($\bar{p}$) e para vários graus de dominância (gd), bem como entre pares de diferentes componentes em um mesmo $\bar{p}$ também para vários graus de dominância.

3.3.1. Obtenção de quocientes entre pares de um mesmo componente em diferentes níveis de frequência gênica ($\bar{p}$) e para vários graus de dominância (gd)

Estes quocientes entre pares de um mesmo componente foram obtidos para os componentes σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 , D_2 e $\check{H}$. Por exemplo, considerando-se, apenas para ilustrar, o valor esperado do componente σ_A^2 para $\bar{p} = 0,1$, foram obtidos

os quocientes entre σ_A^2 nos níveis de $\bar{p}$ de 0,2 a 0,9 e σ_A^2 no nível de $\bar{p} = 0,1$, para graus de dominância variando de $d = 0$ a $d = 1,5a$, com um intervalo de 0,25 entre cada grau de dominância. Por exemplo, dividindo-se a σ_A^2 no nível de $\bar{p} = 0,5$ pela σ_A^2 no nível de $\bar{p} = 0,1$ para um $gd = 1$, tem-se o valor de 0,888. Isto significa que este componente é menor em um nível de frequência gênica intermediária ($\bar{p} = 0,5$) em relação a um nível de frequência gênica baixa ($\bar{p} = 0,1$), para um $gd = 1$.

Seguindo-se o mesmo raciocínio, foram obtidos os quocientes entre os pares das somas dos componentes ($\sigma_A^2 + \sigma_D^2$) e ($2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2$) nos diferentes níveis de $\bar{p}$ e gd considerados. Isto foi feito considerando-se que a soma ($\sigma_A^2 + \sigma_D^2$) são os componentes da variância genética em uma população não endogâmica, desconsiderando-se os efeitos epistáticos e que ($2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2$) são os componentes da variância genética em uma população totalmente endogâmica ($F = 1$).

3.3.2. Obtenção de quocientes entre pares de diferentes parâmetros para cada nível de frequência gênica ($\bar{p}$) e para cada grau de dominância (gd)

Como existem quatro componentes (σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 e D_2), foram então obtidos os quocientes σ_A^2/σ_D^2 , σ_A^2/D_1 , σ_A^2/D_2 , D_1/σ_D^2 , D_1/D_2 e σ_D^2/D_2 , para cada nível de $\bar{p}$ e para cada gd . O

componente $\check{H}$ não precisou ser considerado pois este tem a mesma expressão da σ_D^2 para locos com dois alelos. Mediante este procedimento, obtiveram-se indiretamente, as estimativas de D_1 e D_2 , a partir de estimativas de σ_A^2 encontradas na literatura. Por exemplo, se se tem uma estimativa de σ_A^2 para produção de grãos cujo grau de dominância é aproximadamente 1, obtem-se indiretamente as estimativas de D_1 e D_2 através dos quocientes σ_A^2/D_1 e σ_A^2/D_2 para o grau de dominância 1 e $\bar{p}$ desejado.

3.4. Obtenção de Quocientes entre os Componentes da Variação Genética a Nível Interpopulacional

Não foram consideradas todas as combinações possíveis entre $\bar{p}$ e $\bar{r}$ para a obtenção dos quocientes em vista do grande número destas possíveis combinações. Para tal propósito, então, foram consideradas apenas as combinações entre duas populações intermediárias com relação às frequências gênicas ($\bar{p} = \bar{r} = 0,5$) e duas populações contrastantes ($\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$).

Os quocientes obtidos para cada uma destas duas combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$ e para graus de dominância variando de $d = 0,25a$ a $d = 1,5a$ foram $\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}$, $\sigma_{A21}^2/\sigma_{A2A1}$, σ_{A12}^2/D_{112} , e σ_{A21}^2/D_{121} . Estes quocientes foram obtidos com a finalidade de se obter estimativas indiretas de σ_{A1A2}^2 , σ_{A2A1}^2 , D_{112} e D_{121} , da mesma maneira que foi comentado anteriormente, já que se dispõe de bastante

estimativas de σ_{A12} e σ_{A21}^2 na literatura, muito poucas estimativas de σ_{A1A2} e σ_{A2A1} e nenhuma estimativa de D_{112} e D_{121} .

3.5. Alteração na Depressão pela Endogamia

A derivação de uma expressão para se quantificar a alteração na depressão pela endogamia mediante seleção recorrente foi feita considerando-se inicialmente uma população original cuja média é $\bar{x}_0$ e cuja média das linhagens endogâmicas originadas desta por autofecundações é $\bar{x}_{L0}$. Após um ciclo de seleção esta população torna-se melhorada em relação à anterior ficando com média $\bar{x}_n$ e as linhagens originadas desta por autofecundações com média $\bar{x}_{Ln}$.

A depressão por endogamia na população original é:

$$DE_0 = (\bar{x}_0 - \bar{x}_{L0})$$

onde:

$\bar{x}_0$ é a média da população original;

$\bar{x}_{L0}$ é a média das linhagens originadas da população original;

DE_0 é a depressão por endogamia na população original.

A depressão por endogamia na população melhorada é:

$$DE_n = (\bar{x}_n - \bar{x}_{Ln})$$

onde:

$\bar{x}_n$ é a média da população melhorada;

$\bar{x}_{Ln}$ é a média das linhagens originadas da população melhorada;

DE_n é a depressão por endogamia na população melhorada.

Consequentemente, a alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção é:

$$\Delta D = DE_n - DE_o = (\bar{x}_n - \bar{x}_{Ln}) - (\bar{x}_o - \bar{x}_{Lo})$$

Mas a população com média $\bar{x}_n$ foi originada da população original com média $\bar{x}_o$ através de um determinado esquema de seleção. Substituindo tem-se:

$$\bar{x}_n = \bar{x}_o + Gs_p$$

onde:

Gs_p é o progresso genético esperado na população.

Ao se fazer melhoramento na população há um progresso também nas linhagens obtidas desta, consequentemente tem-se:

$$\bar{x}_{Ln} = \bar{x}_{Lo} + Gs_L$$

onde:

Gs_L é o progresso esperado nas linhagens quando se faz melhoramento na população de onde estas se originaram.

Substituindo-se então na expressão de ΔD as variáveis $\bar{x}_n$ e $\bar{x}_{Ln}$ tem-se:

$$\Delta D = (\bar{x}_n - \bar{x}_{Ln}) - (\bar{x}_0 - \bar{x}_{Lo}),$$

$$\Delta D = (\bar{x}_0 + Gs_p - \bar{x}_{Lo} - Gs_L) - (\bar{x}_0 - \bar{x}_{Lo}),$$

chegando-se então à expressão final para a alteração da depressão pela endogamia por ciclo de seleção que é:

$$\Delta D = Gs_p - Gs_L.$$

Esta expressão é válida tanto para seleção a nível intrapopulacional como para seleção a nível interpopulacional.

3.6. Obtenção de Estimativas de Parâmetros Relacionados ao Progresso Esperado em Linhagens com Seleção Intrapopulacional

3.6.1. Seleção com médias de Progenies

A Estimativa do progresso genético esperado em linhagens via seleção nas populações de onde estas se originaram envolve estimativas dos parâmetros σ_A^2 , D_1 , D_2 e da variância fenotípica da unidade de seleção σ_F^2 , conforme mencionado no item 3.1.1.

Estimativas de σ_A^2 e σ_F^2 para os caracteres produção de grãos, altura de planta e altura de espiga são bastante frequentes na literatura tanto para populações mais antigas como para compostos e populações mais recentes.

Foram considerados então três grupos de populações: um grupo formado por populações antigas, consequentemente, pouco melhoradas; um grupo formado por compostos, supostamente intermediários com relação ao seu grau de melhoramento, e um terceiro grupo constituído de populações recentes sendo portanto com maior grau de melhoramento. Para o grupo constituído de populações pouco melhoradas, só foi possível obter-se as estimativas dos parâmetros relacionados ao caráter produção de grãos.

Naturalmente que foi necessário atribuir um valor de $\bar{p}$ para cada um destes três grupos de populações. Tal atribuição foi feita hipoteticamente pois não se tem uma relação precisa da associação do grau de melhoramento de uma população com o seu nível de frequência de alelos favoráveis ($\bar{p}$). As atribuições foram as seguintes:

$\bar{p} = 0,3$ para o grupo de populações pouco melhoradas;

$\bar{p} = 0,5$ para o grupo de compostos (populações intermediárias);

$\bar{p} = 0,7$ para as populações melhoradas.

Considerando-se então as relações esperadas (σ_A^2/D_1 e σ_A^2/D_2), foram estimados indiretamente os componentes D_1 e D_2 , para os 3 grupos de populações, considerando-se um grau de dominância igual a 1 para o caráter produção de grãos e igual a 0,5 para os caracteres altura de planta e altura de espiga.

Como foram considerados esquemas de seleção onde as unidades de seleção foram progênies de meios irmãos, irmãos germanos e progênies endogâmicas S_1 e S_2 , algumas considerações foram feitas para as variâncias fenotípicas, para cada caráter.

a) Caráter produção de grãos

Para os esquemas de seleção cujas unidades de seleção foram progênies de meios irmãos, foi utilizada a média das variâncias fenotípicas encontradas para cada um dos três grupos definidos, já que todas foram originadas de progênies de meios irmãos.

Nos esquemas de seleção cujas unidades de seleção foram progênies de irmãos germanos, as variâncias fenotípicas foram obtidas multiplicando-se as variâncias fenotípicas originadas das progênies de meios irmãos por $(1,18)^2$ (SOUZA JÚNIOR, 1983; JONES, 1971), para cada um dos três grupos. Isto foi feito devido ao pequeno volume da literatura a respeito de progênies de irmãos germanos.

Para os esquemas de seleção cujas unidades de seleção foram progênies endogâmicas S_1 e S_2 , foi utilizada a média das variâncias fenotípicas de apenas algumas populações sem se levar em consideração o nível de $\bar{p}$ de cada uma. Consequentemente, a mesma variância fenotípica foi usada para cada um dos 3 grupos ($\bar{p} = 0,3$, $\bar{p} = 0,5$ e $\bar{p} = 0,7$).

b) Caracteres altura de planta e altura de espiga

Para estes dois caracteres foi considerada a mesma variância fenotípica para cada um dos três grupos definidos pois, no grupo considerado de populações pouco melhoradas não se encontrou estimativas destas variâncias para estes caracteres.

Nos esquemas de seleção cujas unidades de seleção foram progênies de irmãos germanos as variâncias fenotípicas foram obtidas multiplicando-se as variâncias fenotípicas originados de progênies de meios irmãos por $(1,4)^2$ (SOUZA JÚNIOR, 1983).

Já nos esquemas de seleção cujas unidades de seleção foram progênies endogâmicas S_1 e S_2 , as variâncias fenotípicas usadas foram as médias de algumas variâncias fenotípicas encontradas em literatura para estes tipos de progênies.

3.6.2. Seleção massal

Para este método de seleção foram considerados apenas os caracteres altura de planta e altura de espiga e o grupo de populações consideradas intermediárias ($\bar{p} = 0,5$) e melhoradas ($\bar{p} = 0,7$).

As variâncias fenotípicas deverão ser, logicamente, a nível de plantas. Foi tomada então a média das variâncias fenotípicas a nível de plantas individuais para algumas populações e utilizada esta média para os estudos do

progresso esperado em linhagens com seleção massal na população de onde estas se originaram. Aqui também utilizou-se a mesma variância fenotípica para os dois grupos definidos.

3.7. Obtenção de Estimativas de Parâmetros Relacionados ao Progresso Esperado em Linhagens com Seleção Interpopulacional

Para a seleção interpopulacional, a estimativa do progresso esperado em linhagens via seleção nos híbridos interpopulacionais originados do cruzamento entre as populações 1 e 2, das quais foram originadas estas linhagens, envolvem as estimativas dos componentes σ_{A1A2}^2 , σ_{A2A1}^2 , D_{112} , D_{121} , σ_{F12}^2 e σ_{F21}^2 , conforme mencionado no item 3.1.2.

Conforme mencionado no item 3.7.1., foi possível, para os estudos intrapopulacionais, dividir as populações em três grupos: um constituído de populações pouco melhoradas, ou outro de populações intermediárias e um terceiro de populações melhoradas. Para os estudos interpopulacionais isto entretanto não foi possível devido à falta de dados disponíveis na literatura.

Foram obtidas na literatura estimativas de σ_{A12}^2 , σ_{A21}^2 , σ_{F12}^2 , σ_{F21}^2 , $\bar{x}_1$ (média da população 1) e $\bar{x}_2$ (média da população 2), para alguns cruzamentos interpopulacionais, para os caracteres produção de grãos, altura de planta e altura de espiga. A média para cada uma destas estimativas foi então computada.

a) Caráter produção de grãos

Para este caráter, verifica-se que a razão observada entre as médias das estimativas σ^2_{A12} e σ^2_{A21} da Tabela 24 é 1,96. A razão esperada entre estes parâmetros, considerando-se um grau de dominância igual a 1 e $\bar{p} = 0,6$, $\bar{r} = 0,4$ é 2,0 (Tabela 4). Portanto, as médias destas estimativas (σ^2_{A12} e σ^2_{A21}) foram consideradas como sendo originadas de uma interpopulação originada do cruzamento entre duas populações contrastantes, uma com $\bar{p} = 0,6$ e outra com $\bar{p} = 0,4$. Para simular uma interpopulação originada do cruzamento entre duas populações com $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$, considerou-se $\sigma^2_{A12} = \sigma^2_{A21} = \left(\frac{1}{2}\right) \cdot (\sigma^2_{A12} + \sigma^2_{A21})$, já que, para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$, a razão esperada entre σ^2_{A12} e σ^2_{A21} para um grau de dominância igual a 1 é 1,0.

b) Caráter altura de planta

Para este caráter, a razão observada entre σ^2_{A12} e σ^2_{A21} da Tabela 24 é 1,09. A razão esperada para estes parâmetros, considerando-se um grau de dominância igual a 0,5 e $\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$ é 1,47 e considerando-se $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ é 1,0 (Tabela 4). Portanto, para este caráter, considerou-se σ^2_{A12} e σ^2_{A21} como sendo originados de uma interpopulação originada do cruzamento entre duas populações com $p = r = 0,5$.

c) Caráter altura de espiga

Na Tabela 24 observa-se que a razão entre σ^2_{A12} e σ^2_{A21} para este caráter é 1,68 e a razão esperada entre

estes dois parâmetros, para um grau de dominância igual a 0,5, $p = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$ é de 1,47. Diante da semelhança entre estes dois valores, considerou-se então estas estimativas como sendo originadas de uma interpopulação originada do cruzamento entre duas populações, uma com $\bar{p} = 0,6$ e outra com $\bar{p} = 0,4$. Para simular uma interpopulação originada de duas populações com $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$, procedeu-se como para o caráter produção de grãos, ou seja, considerou-se

$$\sigma_{A12}^2 = \sigma_{A21}^2 = \left(\frac{1}{2} \right) (\sigma_{A12}^2 + \sigma_{A21}^2).$$

Nos esquemas de seleção recorrente interpopulacional mencionados no item 3.1.2. as unidades de seleção foram progênies de meios irmãos e progênies de irmãos germanos. Como só se dispõe das variâncias fenotípicas σ_{F12}^2 e σ_{F21}^2 para progênies de meios irmãos, adotou-se então o seguinte critério: multiplicou-se a variância fenotípica entre progênies de meios irmãos por $(1,18)^2$ para se obter as variâncias fenotípicas entre progênies de irmãos germanos para o caráter de produção de grãos, e por $(1,4)^2$ para os caracteres altura de planta e altura de espiga (SOUZA JÚNIOR, 1983, 1987).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Quocientes Entre os Componentes da Variação Genética Intrapopulacional

4.1.1. Quocientes entre pares de um mesmo componente em diferentes níveis de frequência gênica ($\bar{p}$) e para vários graus de dominância (gd)

A Tabela 5 se refere ao quociente entre a σ_A^2 nos níveis de $\bar{p}$ variando de 0,2 a 0,9 e a σ_A^2 no nível $\bar{p} = 0,1$ para vários graus de dominância. A Tabela 6 se refere ao mesmo quociente para D_1 , a Tabela 7 para os componentes σ_D^2 , D_2 e $\check{H}$, e as Tabelas 8 e 9 para a soma dos componentes $(\sigma_A^2 + \sigma_D^2)$ e $(2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2)$ respectivamente.

Estas Tabelas mostram informações importantes. Observando-se a Tabela 5 verifica-se que na ausência de dominância ($d = 0$), os maiores valores da σ_A^2 se encontram entre $\bar{p} = 0,4$, e $\bar{p} = 0,6$. Portanto, neste grau de dominância, na medida em que as populações tendem a se tornar menos melhoradas ($\bar{p} < 0,4$) ou mais melhoradas ($\bar{p} > 0,6$), a σ_A^2 tende a diminuir. Portanto, os progressos esperados com seleção se tornam mais difíceis nos extremos, ou seja, não só quando

as populações não muito melhoradas mas também quando estas têm um $\bar{p}$ muito baixo. O grau de dominância entretanto altera esta situação. Para todos os graus de dominância considerados na Tabela 5 observa-se que os maiores valores da σ_A^2 se encontram entre $\bar{p} = 0,2$ a $\bar{p} = 0,4$ e, dentro de um mesmo grau de dominância, a σ_A^2 aumenta até algum ponto entre $\bar{p} = 0,2$ e $\bar{p} = 0,4$ e depois diminui.

Uma interpretação diferente cabe à Tabela 6 já que os valores de D_1 são negativos para $\bar{p} < 0,5$ e negativos nulos ou positivos para $\bar{p} > 0,5$, dependendo do grau de dominância. Portanto, nesta tabela, todos os quocientes cujos sinais são positivos se referem a D_1 's negativos e vice-versa, devido ao fato de os D_1 's para $\bar{p} = 0,1$ serem negativos.

Existe portanto, tendências de os parâmetros D_1 também se modificarem em função de $\bar{p}$ e do grau de dominância. A Tabela 6 mostra que os quocientes para $\bar{p} = 0,2$ são superiores a 1,0 com um leve decréscimo na medida em que o grau de dominância aumenta. Para $\bar{p} < 0,5$, todos os quocientes são positivos e tendem também a diminuir com o aumento do grau de dominância exceto para $\bar{p} = 0,4$. Para $\bar{p} > 0,5$, não existe nenhum quociente positivo em valor absoluto e a tendência destes quocientes, em função do grau de dominância, é também de diminuir em valor absoluto. Para $\bar{p} = 0,6$ e grau de dominância igual a 1, $D_1 = 0$ e aumenta a partir daí com o aumento do grau de dominância.

Do ponto de vista do melhoramento pode-se concluir que, em presença de endogamia, o parâmetro D_1 só irá contribuir positivamente para populações mais melhoradas, ou seja, para populações com $\bar{p} > 0,5$. Existem entretanto, alguns casos particulares em que mesmo com $\bar{p} > 0,5$, D_1 é negativo, por exemplo, para $\bar{p} = 0,6$ e $gd = 1,5a$, entretanto, para a maioria dos caracteres conhecidos em milho, o gd não chega a atingir este valor (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988).

A Tabela 7 mostra o comportamento da σ_D^2 , D_2 e $\check{H}$. Como, para um loco com dois alelos, $\sigma_D^2 = \check{H}$, então seus comportamentos são idênticos em função de $\bar{p}$. Observa-se que para a σ_D^2 os quocientes aumentam até $\bar{p} = 0,4$, permanecem com o mesmo valor até $\bar{p} = 0,6$ e voltam a diminuir para $\bar{p} > 0,6$. O componente D_2 tem um comportamento oposto, diminuindo até $\bar{p} = 0,4$, mantendo-se até $\bar{p} = 0,6$ e aumentando novamente a partir deste ponto.

Em esquemas de seleção que exploram também a σ_D^2 , por exemplo para híbridos, populações com frequência intermediárias ($0,4 < \bar{p} < 0,6$) permitem uma melhor capitalização deste parâmetro no melhoramento.

Em esquemas de seleção com progênie endogâmicas que exploram D_2 , como é o caso do esquema relacionado à genealogia da Figura 4 (Apêndice A), as populações com frequências intermediárias devem permitir uma menor capitalização deste parâmetro no melhoramento em comparação com frequências mais extremas.

O comportamento da soma ($\sigma_A^2 + \sigma_D^2$) em função dos vários níveis de $\bar{p}$ e dos graus de dominância (Tabela 8) é semelhante ao comportamento da σ_A^2 (Tabela 5) com apenas um pequeno aumento nos quocientes para graus de dominância acima de zero. Este acréscimo se deve à contribuição da variância dominante.

O estudo do comportamento desta soma ($\sigma_A^2 + \sigma_D^2$) da Tabela 8 é importante no sentido de que estes são os dois componentes da variância genética de uma população não endogâmica, desconsiderando-se os efeitos epistáticos. Por exemplo, quando se faz seleção em uma população de híbridos simples, tendo-se em mão as linhagens que deram origem a cada um deles, toda a σ_A^2 e σ_D^2 da população é explorada (SOUZA JÚNIOR, 1989). Na Tabela 8 pode-se observar que para este esquema de seleção, as populações com $\bar{p}$ entre 0,2 e 0,4 permitem maior exploração destes dois parâmetros conjuntamente.

Já o comportamento da soma ($2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2$) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (Tabela 9), que se refere aos componentes da variância de uma população totalmente endogâmica, é inteiramente igual ao comportamento da σ_A^2 para vários níveis de $\bar{p}$ e para $d = 0$ (Tabela 5) em se tratando dos quocientes. Observa-se que para um nível de $\bar{p} = 0,1$ e um grau de dominância igual a zero, a $\sigma_A^2 = 0,171a^2$ (Tabela 5) e neste mesmo $\bar{p}$ e grau de dominância, $\sigma_A^2 = 0,343a^2$ (Tabela 9), portanto o dobro. Mas isto é lógico pois uma população totalmente endogâmica a σ_A^2 é o

dobro da σ_A^2 de uma população totalmente não endogâmica, e $D_1=D_2=0$ para $d=0$. Entretanto, o conjunto $(2\sigma_A^2+4D_1+D_2)$ tem o mesmo valor para qualquer grau de dominância (Tabela 9). Acontece que a soma $(2\sigma_A^2+4D_1+D_2)$ para um loco com dois alelos é $4pq a^2$, portanto, não sendo função de d . Consequentemente, os quocientes entre estas somas nos diferentes níveis de F não devem se alterar em função do aumento do grau de dominância.

Entretanto, em relação aos diversos níveis de $\bar{p}$, a soma $(2\sigma_A^2+4D_1+D_2)$ tem o mesmo comportamento da σ_A^2 para $d=0$, ou seja, aumenta até $\bar{p}$ entre 0,4 e 0,6 e diminui novamente a partir deste ponto, para qualquer grau de dominância. Isto implica que, para populações totalmente endogâmicas, frequências gênicas intermediárias ($0,4 < \bar{p} < 0,6$) permitem maior exploração da variância genética, quando submetida à seleção.

4.1.2. Quocientes entre pares de diferentes parâmetros para cada nível de frequência genica ($\bar{p}$) e para cada grau de dominância (gd)

Os quocientes σ_A^2/σ_D^2 , σ_A^2/D_1 , σ_A^2/D_2 , D_1/σ_D^2 , D_1/D_2 e σ_D^2/D_2 são mostrados nas Tabelas 10, 11, 12, 13, 14 e 15, respectivamente, em função de vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância.

Em todas estas tabelas observa-se que os quocientes entre os diferentes parâmetros variam muito em função dos níveis de $\bar{p}$ e dos graus de dominância.

Considerando-se apenas as frequências gênicas, o comportamento de cada quociente muda de tabela para tabela. Por exemplo, o quociente σ_A^2/σ_D^2 (Tabela 10) tende sempre a diminuir na medida em que se aumenta $\bar{p}$. O quociente σ_A^2/D_1 (Tabela 11) aumenta em valor absoluto, para cada g.d., até $\bar{p} = 0,5$ e depois diminui. O quociente σ_A^2/D_2 (Tabela 12) parece ter também um ponto de máximo em torno de $\bar{p} = 0,4$. Já o quociente D_1/σ_D^2 tem um comportamento inverso (Tabela 13), diminuindo, em valor absoluto, até $\bar{p} = 0,5$ e depois aumentando novamente e o quociente D_1/D_2 aumenta até $\bar{p} = 0,3$ e depois diminui novamente, para um dado grau de dominância.

Entretanto, considerando-se apenas os graus de dominância há, de uma maneira geral, uma tendência em diminuir estes quocientes na medida em que o grau de dominância aumenta, para todas as tabelas. Naturalmente que o componente (a) - metade da diferença entre o valor genotípico do homozigoto dominante e do homozigoto recessivo - tem maior peso no numerador que no denominador para todos estes quocientes. Se se tomassem o inverso destes quocientes haveria um aumento nos mesmos à medida em que o grau de dominância aumentasse. O que estes quocientes mostram de importante é que são bastante variáveis em função dos diferentes graus de melhoramento das populações bem como do grau de dominância e, conseqüentemente, aqueles que contribuem efetivamente no progresso com seleção, terão também diferentes contribuições em função do grau de melhoramento da população e grau de dominância do caráter.

Uma outra importância destes quocientes é que, tendo-se uma idéia do grau de melhoramento de uma população, que está associado à frequência de alelos favoráveis, e do grau de dominância do caráter, pode-se ter uma idéia da relação entre dois parâmetros para essa frequência de alelos favoráveis e grau de dominância. Supondo que se tenha a estimativa de um dos parâmetros pode-se até ter-se estimativas aproximadas do outro. Tais estimativas indiretas foram obtidas a partir destas relações (item 3.6.).

A validade destes quocientes obtidos teoricamente entre os diversos parâmetros pode, até mesmo ser evidenciada em alguns casos. Por exemplo, estimativas médias de σ_A^2/σ_D^2 são citadas por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988) para vários caracteres em milho. Estes autores mostram por exemplo que os quocientes σ_A^2/σ_D^2 para a produção de grãos, altura de planta e altura de espiga são 1,64; 5,88 e 4,31, respectivamente. O grau de dominância para produção de grãos está em torno de 1,0 e para altura de planta e altura de espiga em torno de 0,5.

Observando-se a Tabela 10, nota-se que a relação esperada do quociente σ_A^2/σ_D^2 para grau de dominância entre 1 e 1,25 e $\bar{p}$ entre 0,5 e 0,6, inclui o quociente σ_A^2/σ_D^2 de 1,64 mencionado pelos autores para o caráter produção de grãos. Também nesta tabela, o quociente esperado σ_A^2/σ_D^2 para graus de dominância entre 0,5 e 0,75 e $\bar{p}$ entre 0,5 e 0,6 inclui os quocientes σ_A^2/σ_D^2 de 5,88 e 4,31 mencionados pelos autores para os caracteres altura de planta e altura de espiga

respectivamente. Outros caracteres tais como teor de óleo, número de fileiras de grãos, diâmetro e comprimento de espigas cujas estimativas do grau de dominância e dos quocientes σ_A^2/σ_D^2 foram mostradas por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988), também têm estes quocientes aproximadamente iguais aos previstos pela Tabela 10.

Conforme foi mencionado, a Tabela 10 mostra que na medida em que as populações se tornam mais melhoradas, a σ_A^2 vai se tornando menor em relação à σ_D^2 a ponto de tornar-se inferior a esta para $\bar{p}$'s mais elevados. A população BSSS (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988) é considerada uma população bastante melhorada e a média do quociente σ_A^2/σ_D^2 para o caráter produção de grãos para esta população é 0,9. Portanto, a σ_A^2 já é inferior à σ_D^2 nesta população, conforme o previsto pela Tabela 10.

4.2. Quocientes Entre os Componentes da Variação Genética Interpopulacional

A Tabela 16 mostra os quocientes $\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}^2$, $\sigma_{A21}^2/\sigma_{A2A1}^2$, σ_{A12}^2/D_{112} e σ_{A21}^2/D_{121} para duas combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$, uma para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ e outra para $\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$. Observa-se que para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ os quocientes $\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}^2$ e $\sigma_{A21}^2/\sigma_{A2A1}^2$ são bem próximos de 1 para graus de dominância baixos e tendem a crescer levemente com o aumento destes e; além disso, os dois quocientes para um mesmo gd são iguais. Já para $\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$, o quociente $\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}^2$ tende sem-

pre a aumentar com o aumento do grau de dominância e $\sigma_{A21}^2 / \sigma_{A2A1}$ diminui até $d \cong a$ e aumenta novamente. Os componentes D_{112} e D_{121} são nulos para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ (Tabela 4). Para $\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$ os quocientes σ_{A12}^2 / D_{112} e σ_{A21}^2 / D_{121} são bem superiores, em valor absoluto, aos outros, indicando que D_{112} e D_{121} devem ser bem pequenos em relação a σ_{A12}^2 e σ_{A21}^2 , portanto, devem ter pouca contribuição no progresso esperado em linhagens originadas das populações 1 e 2. Nota-se também que σ_{A12}^2 / D_{112} e σ_{A21}^2 / D_{121} tendem a diminuir, em valor absoluto, na medida em que o grau de dominância aumenta.

A implicação da Tabela 16 no progresso esperado em linhagens originadas das populações 1 e 2 pode ser resumida da seguinte maneira: para duas populações 1 e 2, com iguais frequência gênicas ($\bar{p} = \bar{r} = 0,5$), os componentes σ_{A1A2} e σ_{A2A1} contribuem igualmente para as linhagens originadas de ambas as populações e o progresso esperado é o mesmo independente do grau de endogamia destas pois D_{112} e D_{121} são nulos; para duas populações contrastantes ($\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$), os componentes σ_{A1A2} e σ_{A2A1} contribuem diferentemente para as linhagens de cada população, o componente D_{112} contribui positivamente para as linhagens da população 1 e o componente D_{121} negativamente. Portanto, nestas condições, os progressos esperados nas linhagens da população 1 ($\bar{p} = 0,6$) tornam-se superiores à medida em que seus graus de endogamia aumentam, e para as linhagens da população 2 ($\bar{p} = 0,4$) ocorre o inverso, pois D_{121} é negativo. Observa-se que o progresso nas linhagens da população 2 depende da contri-

buição relativa de $\sigma_{A_2A_1}$ e D_{121} e, como $D_{121} < 0$, dependendo de sua magnitude, o progresso genético esperado nas linhagens poderá ser muito pequeno. Observa-se também que a contribuição relativa de D_{112} e D_{121} varia muito com o grau de dominância. Por exemplo, a contribuição relativa destes componentes, em valor absoluto, para um grau de dominância $d/a = 0,5$ é bem inferior à contribuição dos mesmos para um grau de dominância igual a 1,0. Ver também na Tabela 25 a contribuição de D_{112} e D_{121} para os caracteres peso de grãos ($gd = 1,0$) e altura de espiga ($gd = 0,5$).

4.3. Alguns Exemplos de Progressos Esperados em Linhagens Via Seleção nas Populações de onde Estas se Originaram

A partir das estimativas dos parâmetros relacionados ao progresso com seleção a nível intra e interpopulacional, cuja forma de obtenção foi citada no item 3.6., obtiveram-se, então, as estimativas dos progressos esperados em linhagens endogâmicas considerando-se alguns esquemas de seleção intra e interpopulacional, cujas expressões foram derivadas nos itens A.1.1.1 a A.1.1.4, A.1.2 e A.2.1 a A.2.3 do Apêndice A.

Deve-se salientar para o fato de que, para os diversos esquemas de seleção considerados tanto a nível intra como interpopulacional, o progresso esperado foi obtido para cada ciclo de seleção e não por ano. Portanto,

existem diferenças com relação ao progresso esperado entre cada esquema mas não significa, necessariamente, diferença de eficiência entre eles. Para se comparar esquemas de seleção o progresso deverá ser em função do tempo considerado e também de outros aspectos, tais como tamanho efetivo, trabalho envolvido, etc. (RAMALHO, 1977; VENCovsky, 1987). Como o objetivo aqui não é comparar esquemas de seleção, resolveu-se considerar apenas o progresso esperado por ciclo de seleção. A intensidade de seleção para todos os esquemas foi de 10%, o que equivale a um $k=1,75$.

Outro aspecto a ser considerado é que, nos diversos esquemas de seleção, está se considerando apenas seleção entre progênies e não dentro das progênies. Portanto, o progresso esperado para todos os esquemas considerados se refere àquele obtido através de seleção apenas entre progênies.

4.3.1. Seleção intrapopulacional

As expressões obtidas para o progresso genético esperado nas linhagens via seleção intrapopulacional foram (Apêndice A, item A.1.1.1 a A.1.1.4 e item A.1.2):

- a) para seleção e recombinação com progênies de meios irmãos:

$$G_{sL} = k \left[\frac{(1/4)(1+Fp)(\sigma_A^2 + FyD_1)}{\sigma_F} \right]$$

nos dois sexos;

b) para seleção e recombinação com progênes de irmãos germanos:

$$G_{sL} = k \left[\frac{(1/2)(1+Fp)(\sigma_A^2 + FyD_1)}{\sigma_F} \right]$$

nos dois sexos;

c) para seleção com progênes de meios irmãos e recombinação com progênes endogâmicas S_1 :

$$G_{sL} = k \left[\frac{(1/2)(1+Fp)(\sigma_A^2 + FyD_1)}{\sigma_F} \right]$$

nos dois sexos;

d) para seleção e recombinação com progênes endogâmicas:

$$G_{sL} = k \left\{ \frac{(1+Fp)\sigma_A^2 + [Fx+Fy+Fp(1+Fy)]D_1 + (1/2)Fy(Fx+Fp)D_2}{\sigma_F} \right\}$$

nos dois sexos;

e) para seleção massal:

$$G_{sL} = k \left\{ \frac{(1+Fp)\sigma_A^2 + [2Fp(1+Fy)]D_1 + FyFpD_2}{\sigma_F} \right\}.$$

Para todas estas expressões, Fp é o coeficiente de endogamia nas populações originais, ou seja, nas populações onde são retiradas as progênies; Fx é o coeficiente de endogamia nas unidades de seleção e recombinação; e Fy o coeficiente de endogamia nas linhagens. Os desvios padrões fenotípicos (σ_F) são entre progênies de meios irmãos para os itens (a) e (c), entre progênies irmãos germanos para item (b), entre progênies endogâmicas para o item (d) e entre plantas individuais para o item (e).

Considerando-se todas estas expressões obtidas para estimar o progresso esperado em linhagem via seleção nas populações, a nível intrapopulacional, nota-se que outros componentes, além da variância genética aditiva (σ_A^2), contribuem para o progresso com seleção. Quando existe endogamia na população melhorada ou nas unidades de seleção o componente D_1 também contribui para o progresso esperado e existindo endogamia em ambas (população melhorada e unidades de seleção) contribuem ambos os componentes D_1 e D_2 . A σ_A^2 obviamente contribui efetivamente em todos os esquemas.

Portanto, considerando-se Fp o coeficiente de endogamia das unidades melhoradas, contribuirão D_1 e D_2 para

o progresso genético se F_p e F_y forem maiores que zero, D_1 se F_p ou F_y for maior que zero e nenhum destes se $F_y = F_p = 0$.

Entretanto, considerando-se que as unidades de recombinação nem sempre podem ser considerados como populações de tamanho infinito, existe então, em função disto, a possibilidade de haver endogamia nas populações melhoradas.

A estimativa aproximada da endogamia devido ao tamanho finito de uma população é (FALCONER, 1960):

$$F \approx \frac{1}{2N_e}$$

onde:

N_e se refere ao tamanho efetivo populacional.

Os seguintes valores são atribuídos a N_e , para cada tipo de progênie (FALCONER, 1964; VENCovsky, 1987):

$N_e \approx 1S$ para progênies autofecundadas;

$N_e \approx 2S$ para progênies de irmãos germanos;

$N_e \approx 4S$ para progênies de meios irmãos;

Sendo S o número de progênies selecionadas.

Portanto, a endogamia nas populações melhoradas será função do tipo e número de progênies utilizadas para a seleção. Altas intensidades de seleção poderão causar endogamia e até mesmo perda de alelos por deriva genética (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987; VENCovsky, 1987).

Assim, substituindo-se F_y nas expressões anteriores por $\frac{1}{2N_e}$, tem-se uma estimativa mais realista do

progresso esperado com seleção. Há que se lembrar que N_e é função do número de progênie selecionadas que é, por sua vez, função da intensidade (K) de seleção e do tipo de progênie, conforme já mencionada.

As estimativas da variância aditiva (σ_A^2) da média ($\bar{x}$) e das variâncias fenotípicas (σ_F^2) corrigidas para 3 repetições, para os três grupos de populações ($\bar{p} = 0,3$ para o grupo 1, $\bar{p} = 0,5$ para o grupo 2 e $\bar{p} = 0,7$ para o grupo 3) encontram-se nas Tabelas 17, 18 e 19, respectivamente. Na Tabela 17 tem-se apenas o caráter produção de grãos, altura de planta e altura de espiga. Na Tabela 21 encontram-se as médias das variâncias fenotípicas para os caracteres produção de grãos, altura de planta e espiga, com as especificações definidas no item 3.6.1., letras a e b. Na Tabela 22 encontram-se as médias das variâncias fenotípicas a nível de plantas individuais para os caracteres altura da planta e altura de espiga com as especificações definidas no item 3.6.2.

A Tabela 26 se refere ao progresso esperado em linhagens com endogamia F_y , por ciclo de seleção nas populações utilizando-se progênie de meio irmãos (Figura 1) para populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres peso de grãos, altura de planta e altura de espiga.

Observa-se que para populações pouco melhoradas ($\bar{p} = 0,3$) há um decréscimo no progresso esperado nas

linhagens na medida em que o grau de endogamia destas aumenta, pois D_1 é negativo e tem uma contribuição relativamente grande (Tabela 20). Já para populações intermediárias ($\bar{p} = 0,5$), o grau de endogamia das linhagens quase não altera o progresso esperado em relação à população porque D_1 , apesar de ser negativo, tem uma contribuição quase insignificante (Tabela 20). Para populações melhoradas ($\bar{p} = 0,7$), sendo D_1 positivo (Tabela 20), o progresso esperado nas linhagens aumenta na medida em que aumenta-se o grau de endogamia destas.

Estas são as tendências esperadas em função do que se observa na Tabela 6. Nesta tabela, D_1 é negativo para $\bar{p} < 0,6$ e positivo para $\bar{p} > 0,6$, para graus de dominância menores que 1. Observa-se também, pela Tabela 11, que o componente D_1 tem menor contribuição, em valor absoluto, para populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) intermediárias que extremas, em relação à σ_A^2 .

As Tabelas 27, 28, 29 e 30 se referem aos esquemas de seleção entre progênies de irmãos germanos, progênies endogâmicas S_1 , progênies endogâmicas S_2 e seleção massal. O que se pode observar nestas tabelas é que a tendência (não as estimativas em si) do progresso esperado nas linhagens em função dos seus graus de endogamia e dos níveis de frequências gênicas ($\bar{p}$) consideradas para as populações, são as mesmas. Para populações com $\bar{p} = 0,3$ há um decréscimo considerável no progresso das linhagens na medida em que o grau de endogamia destas aumenta; para $\bar{p} = 0,5$, este decrés-

cimo é quase não significativo e para $\bar{p} = 0,7$ há um aumento.

Conforme foi comentado no início deste item, o objetivo aqui não é comparar esquemas de seleção mesmo porque todos os progressos mostrados nestas tabelas se referem ao progresso esperado por ciclo de seleção, havendo esquemas que envolvem diferentes números de anos para se completar um ciclo.

Entretanto, os esquemas relativos à seleção com progênies endogâmicas considerados nas tabelas 28 e 29 envolvem mais um componente além da σ_A^2 e D_1 que é D_2 (item 4.2.2, letra d). Nos esquemas cujas unidades de seleção são progênies não endogâmicas, o progresso nas linhagens envolve os componentes σ_A^2 e D_1 e naqueles cujas unidades de seleção são progênies endogâmicas o progresso envolve também o componente D_2 . Sendo D_2 sempre positivo, este deverá alterar um pouco o comportamento do progresso nas linhagens na medida em que o grau de endogamia destas aumenta e também em função do grau de melhoramento ($\bar{p}$) das populações. Isto realmente é observado nas Tabelas 28 e 29: para populações com $\bar{p} = 0,3$, o decréscimo no progresso das linhagens na medida em que o grau de endogamia destas aumenta é menor devido à contribuição positiva de D_2 ; para populações com $\bar{p} = 0,5$, o acréscimo no nível de endogamia das linhagens quase não altera o progresso esperado nestas pois, D_2 também tem pequena contribuição (Tabela 20); para populações com $\bar{p} = 0,7$, D_2 tem também uma pequena contribuição (Tabela 20) em relação à σ_A^2 , do que D_2 para populações com $\bar{p} = 0,5$

(Tabela 12), portanto, sendo D_2 e D_1 positivo, o acréscimo do progresso nas linhagens é maior do que nos esquemas onde apenas D_1 participa.

Há que se considerar ainda que as grandes estimativas de progressos esperados das Tabelas 28 e 29 em relação às Tabelas 26 e 27, se deve ao fato de que seleção em progênie endogâmicas explora-se uma maior quantidade de σ_A^2 . Entretanto, gasta-se um maior número de gerações para se completar um ciclo de seleção, não sendo portanto, necessariamente, os métodos mais eficientes.

A Tabela 30 se refere ao progresso esperado em linhagens via seleção massal. Os caracteres incluídos são apenas altura de planta e altura de espiga já que comumente não se usa muito fazer seleção massal para produção de grãos em função de sua baixa herdabilidade. As tendências do progresso esperado nas linhagens em função do grau de endogamia destas para as populações com $\bar{p} = 0,5$ e $\bar{p} = 0,7$ são idênticas às das Tabelas 26 e 27.

É oportuno comentar que, para o caso de seleção massal, na maioria das vezes, $F_p = Q$. Entretanto, em certas situações, como no melhoramento de linhagens pelo método de pedigree, usa-se muito fazer seleção massal para caracteres de alta herdabilidade, principalmente durante as gerações iniciais de autofecundação. Neste caso, ao se fazer seleção a partir de S_2 , F_p será diferente de zero, e consequentemente, D_2 também estará contribuindo para o progresso destas linhagens.

4.3.2. Seleção interpopulacional

As expressões obtidas para o progresso genético esperado nas linhagens via seleção interpopulacional foram (Apêndice A, itens A.2.1, A.2.2 e A.2.3):

a) esquema de seleção recorrente recíproca proposto por PATERNIANI & VENCovsky (1978):

$$G_{s1} = k_1 \left[\frac{(1/4)(1+F_p)(\sigma_{A1A2} + F_y D_{112})}{\sigma_{F12}} \right]$$

nos dois sexos, para a população 1; e

$$G_{s2} = k_2 \left[\frac{(1/4)(1+F_p)(\sigma_{A2A1} + F_y D_{121})}{\sigma_{F21}} \right]$$

nos dois sexos para a população 2;

b) esquema de seleção recorrente recíproca proposto por HALLAUER & BERHART (1970):

$$G_{s1} = k_1 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)(\sigma_{A1A2} + F_y D_{112})}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

nos dois sexos para a população 1; e

$$G_{s2} = k_2 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)(\sigma_{A2A1} + F_y D_{121})}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

nos dois sexos para a população 2;

c) esquema de seleção recorrente recíproca proposto por COMSTOCK *et alii* (1949):

$$G_{s1} = k_1 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)(\sigma_{A1A2}^2 + F_y D_{112})}{\sigma_{F12}^2} \right]$$

nos dois sexos para a população 1; e

$$G_{s2} = k_2 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)(\sigma_{A1A2}^2 + F_y D_{112})}{\sigma_{F12}^2} \right]$$

nos dois sexos para a população 2.

Os desvios padrões fenotípicos (σ_{F12}^2 e σ_{F21}^2) dos itens (a) e (c) são entre progênies de meios irmãos interpopulacionais e os do item (b) são entre progênies de irmãos germanos. F_p é a endogamia na população original de referência e F_y a endogamia nas linhagens originadas da população melhorada.

Considerando-se estas expressões para a estimativa do progresso genético em linhagens via seleção recorrente interpopulacional, observa-se que os componentes D_{112} e D_{121} participam deste progresso além de σ_{A1A2}^2 , σ_{A2A1}^2 , quando F_y é maior que zero.

Portanto, as mesmas observações feitas para o caso da seleção recorrente intrapopulacional são válidas aqui. Assim, as populações melhoradas poderão ser endogâmicas devido ao tamanho finito destas e então F_y poderá ser substituído por $\frac{1}{2N_e}$. Verifica-se portanto que, também neste caso, uma estimativa mais real do progresso genético po-

derá ser obtida levando-se em consideração o tipo de progênie das unidades de recombinação e a intensidade de seleção.

Na Tabela 23 encontram-se as estimativas dos parâmetros σ_{A12}^2 , σ_{A21}^2 , σ_{F12}^2 , σ_{F21}^2 , $\bar{x}_1$ (média da população 1) e $\bar{x}_2$ (média da população 2), para alguns cruzamentos interpopulacionais, para os caracteres produção de grãos, altura de planta e altura de espiga. A média para cada uma destas estimativas encontra-se na Tabela 24. As estimativas de σ_{A1A2} , σ_{A2A1} , D_{112} e D_{121} , cuja forma de obtenção foi especificada no item 3.7., encontram-se na Tabela 25.

A Tabela 31 se refere ao progresso esperado em populações P_1 ou P_2 através de alguns esquemas de seleção interpopulacional. Observa-se que não existe a caracterização das linhagens com relação ao seus níveis de endogamia e nem com relação às suas origens (População 1 ou 2). Tal procedimento é justificado pois sendo as populações 1 e 2 consideradas não contrastantes com $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ as esperanças dos parâmetros σ_{A1A2} e σ_{A2A1} são iguais e as esperanças para D_{112} e D_{121} , que são os parâmetros que alterariam o progresso esperado na presença de endogamia destas populações, são nulos (Tabela 25). Consequentemente o ganho genético nas linhagens com qualquer nível de endogamia, nestas condições, depende apenas de σ_{A1A2} e σ_{A2A1} que são iguais por esperança. A única variação que se percebe na Tabela 31 é portanto em função dos diferentes caracteres e esquemas de seleção considerados.

A Tabela 32 ilustra uma situação diferente pois, o ganho genético esperado nas linhagens varia em função do grau de endogamia destas e em função de suas origens (população 1 ou 2). Considerando-se então os caracteres peso de grãos e altura de espiga, observa-se para as linhagens originadas da população 1 ($\bar{p} = 0,6$) que há uma tendência de aumento no progresso esperado na medida que o grau de endogamia destas aumenta devido ao fato de D_{112} ser positivo (Tabela 25). Observando-se a população 2 (Tabela 32) verifica-se que o seu progresso esperado ($F_y = 0$) é quase idêntico ao da população 1, entretanto, nas linhagens originadas da população 2 há uma tendência em diminuir, apesar de relativamente pouco, o progresso na medida em que o grau de endogamia destas aumenta, fazendo com que a divergência entre os progressos esperados seja maior nas linhagens totalmente endogâmicas.

Os resultados da Tabela 25 se restringem a duas combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$. Pode-se entretanto, com base no comportamento de D_{112} e D_{121} da Tabela 4 fazer-se algumas inferências além destes limites. Considerando-se por exemplo apenas populações contrastantes, verifica-se que quando $\bar{p} = \bar{r} < 0,5$, D_{112} e D_{121} são sempre negativos (Tabela 4) como acontece também nas populações quando $\bar{p} \leq 0,5$ (Tabela 2). Para $\bar{p} = \bar{r} > 0,5$, D_{112} e D_{121} são nulos ou negativos apenas para graus de dominância muito superiores a 1 (Tabela 4) o que não se coaduna com os caracteres considerados (CHALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988). Também para as populações, D_1

poderá ser nulo ou negativo dependendo do grau de dominância do caráter e de $\bar{p}$ e, em particular, será nulo para um grau de dominância igual a 1 e $\bar{p} = 0,5$. Outra diferença é que para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$, D_{112} e D_{121} são nulos ao passo que nas populações D_1 é negativo para $\bar{p} = 0,5$.

Pode-se inferir então que a participação dos componentes D_{112} e D_{121} nos progressos das linhagens com seleção nas populações, varia em função da divergência das populações com relação às frequências gênicas de cada uma delas e do grau de endogamia das linhagens originadas destas. De uma maneira geral, se as duas populações (P_1 e P_2) não são contrastantes ($\bar{p} = \bar{r}$) estes componentes contribuem negativamente para o progresso nas linhagens quando $\bar{p} = \bar{r} < 0,5$ e positivamente quando $\bar{p} = \bar{r} > 0,5$. Para populações contrastantes ($\bar{p} > 0,5$ e $\bar{r} < 0,5$), o componente D_{112} contribuirá positivamente para as linhagens originadas da população P_1 e o componente D_{121} contribuirá negativamente para as linhagens da população P_2 , considerando $\bar{p}$ a frequência gênica média da população P_1 e $\bar{r}$ as frequências gênicas médias da população P_2 .

Conclui-se então que tanto a nível intra como a nível interpopulacional, a seleção nas populações leva a um progresso genético nas linhagens endogâmicas, conforme reportado por GENTER (1971), BURTON *et alii* (1971), HARRIS *et alii* (1972) e HALLAUER *et alii* (1988). Além disso, foi mostrado que o progresso genético nas linhagens endogâmicas pode ser maior ou menor que nas populações, dependendo do

grau de melhoramento destas. Dados obtidos em milho mostram que, de fato, o progresso genético nas linhagens pode ser maior que nas populações (BURTON *et alii*, 1971; GENTER, 1971) ou menor (HARRIS *et alii*, 1972). Os resultados estão também de acordo com os resultados obtidos por SOUZA JÚNIOR (1985). Este autor, trabalhando com um modelo de um loco com dois alelos, mostrou que o progresso nas populações é transmitido às linhagens na primeira (S_1) e sexta (S_6) gerações de autofecundação.

4.4. Alguns Exemplos de Alteração na Depressão pela Endogamia por Ciclo de Seleção

No item anterior as estimativas dos parâmetros relacionados ao progresso com seleção a nível inter e intrapopulacional, cuja forma de obtenção foi citada no item 3.7., foram usadas para se dar exemplos de progressos esperados em linhagens endogâmicas considerando-se alguns esquemas de seleção intra e interpopulacional.

A expressão geral para se estimar a alteração da depressão pela endogamia foi mostrada no item 3.6. e as expressões foram obtidas para cada esquema de seleção intra e interpopulacional (item 4.4.). Essas expressões foram então utilizadas para se dar exemplos de alteração da depressão pela endogamia por ciclo de seleção, considerando-se as mesmas estimativas dos parâmetros relacionados ao progresso com seleção a nível intra e interpopulacional con-

siderados no item anterior. Estes exemplos foram mostrados considerando-se seleção a nível intra e interpopulacional.

4.4.1. Seleção intrapopulacional

As expressões obtidas para se estimar a alteração da depressão pela endogamia por ciclo de seleção nos dois sexos, a nível intrapopulacional foram (Apêndice A, itens A.3.1.1, A.3.1.2, A.3.1.3, A.3.1.4 e A.3.1.5):

a) seleção e recombinação com progênes de meios irmãos:

$$\Delta D = -k \left[\frac{(1/4)(1+F_p)F_y D_1}{\sigma_F} \right] ;$$

b) seleção entre progênes de meios irmãos e recombinação com progênes S_1 's:

$$\Delta D = -k \left[\frac{(1/2)(1+F_p)F_y D_1}{\sigma_F} \right] ;$$

c) seleção e recombinação com progênes de irmãos germânos:

$$\Delta D = -k \left[\frac{(1/2)(1+F_p)F_y D_1}{\sigma_F} \right] ;$$

d) seleção e recombinação com progênes endogâmicas:

$$\Delta D = -k \left\{ \frac{F_y(1+F_p)D_1 + (1/2)(F_x+F_y)D_2}{\sigma_F} \right\}$$

e) seleção massal:

$$\Delta D = -k \left\{ \frac{F_y(1+F_p)D_1 + F_p D_2}{\sigma_F} \right\}$$

O desvio padrão fenotípico (σ_F) para o item (a) é entre progênies de meios irmãos, para os itens (b) e (d) entre progênies endogâmicas, para o item (c) entre progênies de irmãos germanos e para o item (e) entre plantas individuais. F_p é a endogamia na população original, F_x nas unidades de seleção e F_y nas unidades melhoradas.

As expressões mostradas anteriormente indicam que a nível intrapopulacional, os únicos componentes quadráticos da variação genética que participam da alteração da depressão pela endogamia via seleção endogâmicas, ou seja, D_1 e D_2 . O componente D_1 contribui para esta alteração em todos os esquemas de seleção e o componente D_2 naqueles onde a seleção é feita com progênies endogâmicas.

A Tabela 33 mostra estimativas de alteração da depressão pela endogamia por ciclo de seleção em uma população com frequência ($\bar{p}$) = 0,3, considerando-se alguns níveis de endogamia das linhagens (F_y) e alguns esquemas de seleção intrapopulacional, para o caráter peso de grãos. As Tabelas 34 e 35 mostram estas estimativas para população com $p = 0,5$ e 0,7, respectivamente, para os caracteres produção de grãos, altura de planta e altura de espiga.

A Tabela 33 mostra que a alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção é positiva. Isto implica que para populações pouco melhoradas, ao se praticar melhoramento, a depressão por endogamia aumenta. A razão disto é que a expressão que estima esta alteração tem sinal negativo para qualquer esquema de seleção. Como D_1 , o único parâmetro que pode mudar de sinal em função da frequência gênica ($\bar{p}$) da população, tem sinal negativo para $\bar{p} \leq 0,5$, então a alteração na depressão por endogamia para populações com $\bar{p} = 0,3$, que é o caso da Tabela 33, é positiva. Este fato pode ser justificado pois, ao se aumentar a frequência gênica ($\bar{p}$) em uma população com $\bar{p} < 0,5$, aumenta-se a frequência de indivíduos heterozigotos na população, atingido-se o máximo de heterozigosidade em $\bar{p} = 0,5$ e, quanto maior a heterozigosidade maior deverá ser a depressão por endogamia.

Observa-se também que os diferentes esquemas de seleção alteram a depressão por endogamia em diferentes intensidades, por cada ciclo de seleção.

Considerando-se ainda a Tabela 33, os esquemas com seleção e recombinação com progênies endogâmicas (SEPES₁ e SEPES₂), envolvem também o parâmetro positivo D_2 , consequentemente, contribui para diminuir, em valor absoluto, a depressão por endogamia em populações com $\bar{p} \leq 0,5$. Poder-se-ia argumentar então que se D_2 fosse suficientemente maior que D_1 , as estimativas da alteração seriam negativas mesmo com $\bar{p} \leq 0,5$. Entretanto, como pode ser observado pela Tabela

14, para $\bar{p} \leq 0,5$ e grau de dominância < 1 , D_1 é sempre maior que D_2 , em valor absoluto, pois D_1/D_2 é, em valor absoluto, sempre maior que 1. Portanto por esperança, D_2 é sempre inferior a D_1 para esta situação, impossibilitando, pelo menos teoricamente, de se obter decréscimo na depressão por endogamia ao se relacionar populações com frequência gênicas inferiores a 0,5.

Na Tabela 34 observa-se que as estimativas da alteração da depressão pela endogamia diminuíram bastante em relação à Tabela 33 porém ainda continuam positivas pois D_1 , apesar de ser pouco significativo, ainda é negativo (Tabela 20). Entretanto, com relação aos esquemas $SEPES_1$ e $SEPES_2$ há uma inversão na situação, pois estes esquemas que provocam as maiores alterações da depressão por endogamia da Tabela 33 não o fazem na Tabela 34. Além disso, o esquema $SEPES_1$ provoca menores alterações que $SEPES_2$ na Tabela 33 e maiores na Tabela 34. Isto se deve ao fato de D_2 ter maior contribuição relativa para $\bar{p} = 0,5$. Observando-se a Tabela 20 verifica-se que D_2 é menor que D_1 para $\bar{p} = 0,3$ e maior que D_1 para $\bar{p} = 0,5$, em valor absoluto, fazendo com que D_2 tenha maior contribuição relativa para populações com $\bar{p} = 0,5$. O fato de $SEPES_2$ provocar menores alterações do que $SEPES_1$ (Tabela 34) é porque o coeficiente que multiplica D_2 no primeiro é menor que no segundo.

Na Tabela 35 a situação muda completamente, ou seja, a depressão pela endogamia começa a decrescer. Como na Tabela 33, os esquemas $SEPES_1$ e $SEPES_2$ promovem as maiores

alterações, em valor absoluto, em relação aos outros esquemas. A diferença é que, na Tabela 35 a depressão por endogamia está diminuindo e não aumentando.

Com relação ao nível de endogamia das linhagens, as Tabelas 33, 34 e 35 têm o mesmo comportamento, ou seja, as estimativas da alteração da depressão para endogamia por ciclo de seleção aumentam na medida em que o grau de endogamia (F_y) das linhagens aumenta.

De uma maneira geral conclui-se que a depressão pela endogamia aumenta na medida em que se faz melhoramento em populações poucos melhoradas até se atingir um $\bar{p} \cong 0,5$. Neste nível de $\bar{p}$, as alterações são pequenas. A partir de $\bar{p} \cong 0,6$ a depressão por endogamia começa então a diminuir até atingir, então, o limite mínimo, que é em $\bar{p} = 1,0$. Os esquemas de seleção que utilizam progênies endogâmicas são os que alteram com mais intensidade a depressão pela endogamia em populações com estas frequências gênicas. Já para populações intermediárias ($\bar{p} \cong 0,5$), a relação entre D_1 e D_2 pode alterar esta situação; tornando-se estes esquemas inferiores em relação aos demais. Em populações com frequências de alelos favoráveis mais altas ($\bar{p} > 0,6$), portanto melhoradas, os esquemas de seleção com progênies endogâmicas superaram os demais, em valor absoluto, no decréscimo da endogamia.

Não se deve esquecer, entretanto, que todas estas estimativas se referem a um ciclo de seleção e que os esquemas que utilizam progênies endogâmicas como unidade de

seleção envolvem mais tempo para se completar um ciclo de seleção. Não se deve esquecer, também, que os esquemas de seleção com progênies endogâmicas são mais eficientes em diminuir a carga genética que existe em função da existência de alguns alelos que, em dose dupla, são deletérios e/ou letais.

4.4.2. Seleção interpopulacional

As expressões obtidas para se estimar a alteração da depressão pela endogamia por ciclo de seleção nos dois sexos, a nível interpopulacional foram (Apêndice A, itens A.3.2.1, A.3.2.2 e A.3.2.3):

a) esquema de seleção recorrente recíproca proposto por PATERNIANI VENCovsky (1978):

$$\Delta D^1 = -k_1 \left[\frac{(1/4)(1+F_p)FyD_{112}}{\sigma_{F12}} \right]$$

para a população 1; e

$$\Delta D^2 = -k_2 \left[\frac{(1/4)(1+F_p)FyD_{121}}{\sigma_{F21}} \right]$$

para a população 2;

b) esquema de seleção recorrente recíproca proposto por HALLAUER & EBERHART (1970):

$$\Delta D^1 = -k_1 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)F_y D_{112}}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

para a população 1; e

$$\Delta D^2 = -k_2 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)F_y D_{121}}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

para a população 2;

c) esquema de seleção recorrente recíproca proposto por COMSTOCK (1964):

$$\Delta D^1 = -k_1 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)F_y D_{112}}{\sigma_{F12}} \right]$$

para a população 1; e

$$\Delta D^2 = -k_2 \left[\frac{(1/2)(1+F_p)F_y D_{121}}{\sigma_{F21}} \right]$$

para a população 2.

Os desvios padrões fenotípicos (σ_{F12} e σ_{F21}) para os itens (a) e (c) são de progênies de meios irmãos interpopulacionais e para o item (b) de progênies de irmãos germanos interpopulacionais. F_p se refere à endogamia da população original de referência e F_y à endogamia na população melhorada.

As expressões mostradas anteriormente mostram que a nível interpopulacional, apenas os componentes D_{112} e D_{121} participam da alteração da depressão pela endogamia

quando se faz seleção nos híbridos interpopulacionais. O componente D_{112} contribui para esta alteração na população 1 e o componente D_{121} na população 2.

A Tabela 36 mostra a alteração da depressão pela endogamia por ciclo de seleção para os caracteres produção de grãos (PG), altura de plantas (AP) e altura de espiga (AE) para alguns níveis de endogamia das linhagens originadas das populações 1(P_1) e 2(P_2) consideradas contrastantes ($\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$) através de alguns esquemas de seleção interpopulacional.

Observando-se esta tabela verifica-se que a alteração da depressão pela endogamia da população 1 ($\bar{p} = 0,6$) é negativa. Isto significa que a depressão pela endogamia está diminuindo. Como foi mostrado para a seleção intrapopulacional em populações melhoradas há uma tendência em se diminuir a depressão pela endogamia na medida em que são submetidas a seleções. Na seleção interpopulacional, para o caso de populações contrastantes, com $\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$, há uma tendência em se diminuir a depressão pela endogamia na população 1 ($\bar{p} = 0,6$) e aumentar na população 2 ($\bar{r} = 0,4$). Além disso, verifica-se que os diferentes esquemas considerados alteram a depressão pela endogamia em diferentes intensidades.

As estimativas da Tabela 36 referem-se a uma situação hipotética onde $\bar{p} = 0,6$ e $\bar{r} = 0,4$. Pode-se também fazer algumas inferências com relação a outras situações. Por exemplo, observando-se a Tabela 4 verifica-se que D_{112} e

D_{121} são negativos para $\bar{p} = \bar{r} < 0,5$ e positivos para $\bar{p} = \bar{r} > 0,5$ e grau de dominância menor que 1. Portanto, é de se esperar que a depressão pela endogamia aumente nas populações 1 e 2 quando se pratica seleção interpopulacional se estas forem pouco melhoradas, ($\bar{p}$ e $\bar{r} < 0,5$) e que diminuam se forem melhoradas ($\bar{p}$ e $\bar{r} > 0,5$). Se as populações forem contrastantes com $\bar{p} > 0,5$ e $\bar{r} < 0,5$, a depressão diminui nas populações com $\bar{p} > 0,5$ e aumenta nas populações com $\bar{r} < 0,5$.

Conforme foi comentado no item 2.5, vários autores (GENTER, 1971; BURTON *et alii*, 1971; HARRIS *et alii*, 1972 e GOULAS & LONQUIST, 1976) reportaram que o melhoramento nas populações implica em um decréscimo na depressão pela endogamia. Entretanto, SOUZA JÚNIOR (1985), utilizando um modelo de um loco com dois alelos e considerando este loco com dominância completa ($d=a$), mostrou que a depressão por endogamia só diminui com seleção quando a frequência do alelo favorável for superior a 0,5. Quando esta frequência for inferior a 0,5 a depressão por endogamia torna-se mais intensa na medida em que se pratica seleção. Os resultados discutidos no presente trabalho, que se referem a qualquer número de locos com a restrição apenas de que existam dois alelos por loco, mostram exatamente as mesmas tendências.

A alteração da depressão por endogamia com a seleção foi reportada também por alguns autores. Na maioria dos casos reportados, para o caráter produção de grãos, houve uma diminuição na depressão por endogamia com a seleção

CODHIAMBO & COMPTON, 1989; OYERVIDES-GARCIA & HALLAUER, 1986; HALLAUER *et alii*, 1988). Em um caso, entretanto, para o caráter acamamento "*stalk lodging*", a depressão por endogamia aumentou após a seleção, tanto intrapopulacional como interpopulacional (HALLAUER *et alii*, 1988).

Considerando que a obtenção de linhagens endogâmicas cada vez mais vigorosas é de grande interesse, já que de posse destas pode-se obter híbridos simples, estes resultados mostram que o grau de melhoramento de uma população, além de outros fatores, deve ser levado em consideração para se obter linhagens da mesma. Pois como foi visto, em populações melhoradas ($\bar{p} > 0,5$), há uma tendência de os progressos nas linhagens serem maiores que nas populações e, conseqüentemente, de a depressão por endogamia diminuir, na medida em que se pratica seleção.

4.5. Delineamentos Genético-Estatísticos para se Estimar Parâmetros Relacionados às Populações Endogâmicas

Os delineamentos genético-estatísticos são utilizados para se estimar os componentes da variação genética de populações ou híbridos interpopulacionais. Existem vários processos para se estimar estes componentes (COCKERHAM, 1963; HALLAUER e MIRANDA FILHO, 1988). Entretanto, os delineamentos utilizados até então se prestam para estimar apenas os componentes da variação que surgem em populações não endogâmicas. Considerando-se estes fatos,

foram propostos delineamentos genético-estatísticos para se estimar os componentes da variação genética que surgem na presença de endogamia nas populações.

4.5.1. Delineamentos genético-estatísticos para se estimar os componentes da variação genética intrapopulacional na presença de endogamia

4.5.1.1. Obtenção das progênes

O passo inicial é a obtenção de progênes apropriadas para se estimar tais componentes. Para tal propósito são necessários três tipos de progênes: progênes de meios irmãos; progênes de irmãos germanos e progênes S_1 's. O processo para a obtenção destas progênes depende de a planta ter ou não duas espigas. Considerando-se estes dois casos separadamente tem-se então duas situações.

a) Plantas de milho com duas espigas (prolíficas).

A espiga inferior é autofecundada inicialmente devido aos problemas inerentes à dominância apical, obtendo-se progênes S_1 's. A espiga superior é utilizada para se obter progênes de meios irmãos e irmãos germanos. Para se obter as progênes de meios irmãos utiliza-se uma amostra de pólen de pelo menos 50 plantas excluindo-se o pólen da própria planta a ser polinizada. As progênes de irmãos germanos são obtidas através de pólen de uma única outra

planta da qual não esteja sendo retirada nenhuma progênie para garantir a independência das progênies. Portanto, de cada planta prolífica obtém-se dois tipos de progênies: meios irmãos e S_1 's e irmãos germanos e S_1 's.

b) Plantas de milho com uma única espiga

Neste caso, as plantas deverão ser autofecundadas ao acaso na população para se obter as sementes que darão origem às progênies S_1 's. Uma parte destas sementes que darão origem a cada progênie S_1 é plantada e nestas progênies são obtidas progênies de meios irmãos e irmãos germanos. Para a obtenção das progênies de meios irmãos toma-se também uma mistura de pólen de pelo menos 50 progênies da população excluindo-se a própria progênie e poliniza-se as progênies S_1 's. A amostra de pólen não pode ser tomada da mesma progênie que está sendo polinizada. As progênies de irmãos germanos são obtidas cruzando-se as progênies S_1 's aos pares, independentemente.

As estimativas dos parâmetros genéticos são obtidas através da variância genética entre as progênies S_0 (meios irmãos e irmãos germanos), da covariância entre estas e suas respectivas progênies S_1 's e da variância entre as progênies S_1 's obtidas nas análises de variâncias e covariâncias.

4.5.1.2. Avaliação das progê[^]nies

As progê[^]nies de meios irmãos, irmãos germanos e suas respectivas progê[^]nies S_1 's são avaliadas em experimentos com repetições em blocos ao acaso ou látices. Para evitar problemas de competição devido à depressão pela endogamia, os delineamentos são dispostos em faixas.

A seguir será dado um exemplo onde são avaliadas p progê[^]nies de meios irmãos com suas respectivas progê[^]nies S_1 's e p progê[^]nies de irmãos germanos com suas respectivas progê[^]nies S_1 's.

Para tornar-se comum o erro ambiental entre e dentro de parcelas, montam-se dois experimentos, cada um com metade de progê[^]nies de meios irmãos e suas respectivas progê[^]nies S_1 's e metade de progê[^]nies de irmãos germanos e suas respectivas progê[^]nies S_1 's. Por exemplo, se se tem 100 progê[^]nies de meios irmãos e 100 de irmãos germanos, com suas respectivas progê[^]nies S_1 's, em cada experimento ensaia-se 50 progê[^]nies de meios irmãos e 50 de irmãos germanos, com suas respectivas progê[^]nies S_1 's.

A análise de variância geral é feita seguindo-se um delineamento em faixas conforme mostrado na Tabela 37. O delineamento é considerado em faixas porque as subparcelas não são aleatorizadas dentro da parcela devido a problemas de competição entre as progê[^]nies S_0 's e S_1 's. É feita também uma análise de variância para cada tipo de progê[^]nie (meios irmãos, irmãos germanos e progê[^]nies S_1 's) e

através das esperanças dos quadrados médios para cada tipo de progênie estima-se os componentes da variação genética pertinentes (Tabela 38). Finalmente faz-se uma análise de covariância entre as progênes S_0 's (meios irmãos e irmãos germanos) e suas respectivas progênes S_1 's, e através das esperanças dos produtos médios estima-se também os componentes da variação genética pertinentes (Tabela 39).

4.5.1.3. Interpretação genética dos componentes da variância e covariância genética (σ_p^2 e Cov_p)

Os conteúdos genéticos de σ_p^2 e Cov_p obtidas das análises das Tabelas 38 e 39 para os diversos tipos de progênes são (SOUZA JÚNIOR, 1989):

a) Progênes de Meios Irmãos (MI)

$$\sigma_{pMI}^2 = \left[\frac{1}{4} \right] \sigma_A^2$$

$$Cov_{pMI S_1} = \left[\frac{1}{2} \right] \sigma_A^2 + \left[\frac{1}{4} \right] D_1$$

onde:

σ_{pMI}^2 é a variância genética entre progênes de meios irmãos;

$Cov_{pMI S_1}$ é a covariância genética entre progênes de meios irmãos e suas respectivas progênes S_1 ;

b) Progenies de Irmãos Germanos (IG)

$$\sigma_{PIG}^2 = \left(\frac{1}{2}\right)\sigma_A^2 + \left(\frac{1}{4}\right)\sigma_D^2$$

$$\text{Cov}_{PIG S_1} = \left(\frac{1}{2}\right)\sigma_A^2 + \left(\frac{1}{4}\right)D_1$$

onde:

σ_{PIG}^2 é a variância entre progênies de irmãos germanos;

$\text{Cov}_{PIG S_1}$ é a covariância entre progênies de irmãos germanos e suas respectivas progênies S_1 ;

c) Progenies Endogâmicas S_1

$$\sigma_{PS_1}^2 = \sigma_A^2 + \frac{1}{4}\sigma_D^2 + D_1 + \frac{1}{8}D_2$$

Tem-se então um sistema de cinco equações para se estimar quatro parâmetros. Entretanto as covariâncias $\text{Cov}_{PMI S_1}$ e $\text{Cov}_{PIG S_1}$ estimam as mesmas quantidades dos mesmos parâmetros, portanto, os 2p pares de progênies $S_0 S_1$ podem ser analisados numa só análise de covariância.

A partir de estimativas de σ_{PMI}^2 , σ_{PIG}^2 , $\sigma_{PS_1}^2$ e $\text{Cov}_{PS_0 S_1}$, pode-se então estimar os parâmetros σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 e D_2 através de um sistema de equações conforme mostrado abaixo:

$$Y = X\hat{\beta}$$

$$\begin{bmatrix} \sigma^2_{PMI} \\ \sigma^2_{PIG} \\ \sigma^2_{PS_1} \\ \text{Cov}_{PS_0S_1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1/4 & 0 & 0 & 0 \\ 1/2 & 1/4 & 0 & 0 \\ 1 & 1/4 & 1 & 1/8 \\ 1/2 & 0 & 1/4 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \hat{\sigma}^2_A \\ \hat{\sigma}^2_D \\ \hat{D}_1 \\ \hat{D}_2 \end{bmatrix}$$

para se estimar o vetor $\hat{\beta}$ procede-se da seguinte forma:

$$(X'X)\hat{\beta} = (X'Y) \quad \text{e} \quad \hat{\beta} = (X'X)^{-1}(X'Y)$$

onde:

$\hat{\beta}$ é um vetor composto pelas estimativas dos parâmetros genéticos;

X é a matriz dos coeficientes que multiplicam as estimativas dos parâmetros genéticos;

Y é um vetor composto pelas estimativas das variâncias e covariâncias entre as progênies consideradas.

4.5.2. Delineamentos genético-estatísticos para se estimar os componentes da variação genética interpopulacional na presença de endogamia das populações

Foi mostrado anteriormente os vários componentes da variância genética interpopulacional relacionados com a seleção recorrente interpopulacional, sendo eles σ^2_{A12} , σ^2_{A21} , σ_{A1A2} , σ_{A2A1} , D_{112} e D_{121} . Ainda não foram especifi-

cados delineamentos genético-estatísticos apropriados para se estimar estes parâmetros. Neste sentido, foi proposto um delineamento próprio para tal propósito.

4.5.2.1. Obtenção das progênies

Tomando-se duas populações P_1 e P_2 obtêm-se progênies S_1 's ao acaso de plantas dentro de cada população. Planta-se então parte destas sementes S_1 's, em progênies, para a obtenção de progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais.

São formados então quatro campos não isolados com progênies de S_1 's das duas populações. Em um campo de progênies S_1 's da população P_1 são obtidas progênies de meios irmãos interpopulacionais através da polinização com uma mistura de pólen de pelo menos 50 progênies da população P_2 . Em outro campo também de progênies S_1 's da população P_1 obtêm-se progênies de meios irmãos intrapopulacionais procedendo-se analogamente porém com pólen da mesma população. De maneira análoga obtém-se progênies de meios irmãos interpopulacionais e intrapopulacionais da população P_2 .

Para facilidade de manipulação, as progênies de meios irmãos interpopulacionais originadas das populações 1 e 2 como fêmeas serão denominadas MI^{12} e MI^{21} respectivamente. As progênies de meios irmãos intrapopulacionais e as progênies S_1 's das populações 1 e 2 serão denominadas MI^1 , MI^2 , S_1^1 , S_1^2 , respectivamente.

4.5.2.2. Avaliação das progênes

De posse então das progênes de MI^{12} , MI^{21} , MI^1 , MI^2 , S_1^1 , S_1^2 , estas duas últimas obtidas das sementes remanescentes das que foram utilizadas para a obtenção das progênes de meios irmãos, pode-se montar um delineamento apropriado para se estimar os parâmetros desejados.

O delineamento a ser utilizado deve também ser em faixas. As progênes MI^{12} , MI^1 , e suas respectivas progênes S_1^1 são avaliadas em um experimento e as progênes MI^{21} , MI^2 e suas respectivas progênes S_1^2 em outro experimento. Assim, por exemplo, tendo-se 100 progênes de cada tipo, colocam-se 100 progênes MI^{12} , 100 MI^1 e 100 S_1^1 em um experimento e 100 MI^{21} , 100 MI^2 e 100 S_1^2 em outro experimento.

Para se uniformizar o erro ambiental, deve-se colocar metade das progênes relativas a cada população em cada experimento, assim, no experimento 1 teria-se, para o exemplo anterior, na primeira metade 50 MI^{12} , 50 MI^1 e 50 S_1^1 e na outra metade 50 MI^{21} , 50 MI^2 e 50 S_1^2 ; no outro experimento 2 o resto das progênes dispostas na mesma forma.

Os esquemas das análises seguem o mesmo padrão mostrado nas Tabelas 37, 38 e 39, tendo-se uma análise de variância geral, outra análise para cada tipo de progênie e uma análise de covariância entre cada tipo de progênie S_0 e suas respectivas progênes S_1 .

4.5.2.3. Interpretação genética dos componentes da variância e covariância genética (σ_p^2 e Cov_p)

Os conteúdos de σ_p^2 e Cov_p obtidos das análises de variâncias e covariâncias para os diversos tipos de progênies são:

$$\sigma_{\text{PMI}^{12}}^2 = \left(\frac{1}{4} \right) \sigma_{A_{12}}^2$$

$$\sigma_{\text{PMI}^{21}}^2 = \left(\frac{1}{4} \right) \sigma_{A_{21}}^2$$

$$\text{Cov}_{\text{PMI}^{12}, \text{PMI}^1} = \left(\frac{1}{4} \right) \sigma_{A_1 A_2}$$

$$\text{Cov}_{\text{PMI}^{21}, \text{PMI}^2} = \left(\frac{1}{4} \right) \sigma_{A_2 A_1}$$

$$\text{Cov}_{\text{PMI}^{12}, \text{PS}_1^1} = \left(\frac{1}{2} \right) \sigma_{A_1 A_2} + \left(\frac{1}{4} \right) D_{112}$$

$$\text{Cov}_{\text{PMI}^{21}, \text{PS}_1^2} = \left(\frac{1}{2} \right) \sigma_{A_2 A_1} + \left(\frac{1}{4} \right) D_{121}$$

onde:

$$\sigma_{\text{PMI}^{12}}^2 \text{ e } \sigma_{\text{PMI}^{21}}^2$$

são as variâncias entre progênies de meios irmãos interpopulacionais;

$$\text{Cov}_{\text{PMI}^{12}, \text{PMI}^1} \text{ e } \text{Cov}_{\text{PMI}^{21}, \text{PMI}^2}$$

são as covariâncias entre progênies de meios irmãos inter e intrapopulacionais;

$$\text{Cov}_{\text{PMI}^{12}, \text{PS}_1^1} \text{ e } \text{Cov}_{\text{PMI}^{21}, \text{PS}_2^2}$$

são as covariâncias entre progênie de meios irmãos interpulacionais e progênie S_1 ;

$$\sigma_{A12}^2, \sigma_{A21}^2, \sigma_{A1A2}, \sigma_{A2A1}, D_{112} \text{ e } D_{121}$$

foram definidos no item 3.1.2.

A partir das estimativas das variâncias e covariâncias, obtém-se as estimativas dos parâmetros genéticos da seguinte maneira:

$$\hat{\sigma}_{A12}^2 = 4\hat{\sigma}_{\text{PMI}^{12}}^2$$

$$\hat{\sigma}_{A21}^2 = 4\hat{\sigma}_{\text{PMI}^{21}}^2$$

$$\hat{\sigma}_{A1A2} = 4\hat{\text{Cov}}_{\text{PMI}^{12}, \text{PMI}^1}$$

$$\hat{\sigma}_{A2A1} = 4\hat{\text{Cov}}_{\text{PMI}^{12}, \text{PMI}^2}$$

$$\hat{D}_{112} = 4(\hat{\text{Cov}}_{\text{PMI}^{12}, \text{PS}_1^1} - 2\hat{\text{Cov}}_{\text{PMI}^{12}, \text{PMI}^1})$$

$$\hat{D}_{121} = 4(\hat{\text{Cov}}_{\text{PMI}^{21}, \text{PS}_2^2} - 2\hat{\text{Cov}}_{\text{PMI}^{21}, \text{PMI}^2})$$

Finalmente é interessante ressaltar que o modelo considerado neste trabalho é restrito às condições de dois alelos por loco e não leva em consideração a carga genética das populações e nem os efeitos epistáticos. Desta maneira os resultados são restritos às limitações do modelo. Entretanto os resultados teóricos se aproximam de muitas das simulações realizadas indicando que o modelo utilizado se adequa bem para estudos desta natureza.

5. CONCLUSÕES

Nas condições do presente trabalho, as interpretações dos resultados obtidos permitem concluir:

Predições teóricas mostram que o componente σ_A^2 diminui, a partir de um determinado nível de frequência gênica média ($\bar{p}$) $\approx 0,3$, para qualquer caráter com grau de dominância maior que zero. O componente D_1 é alterado não só em magnitude mas também em sinal, na medida em que se varia $\bar{p}$. Para $\bar{p} \leq 0,5$ é negativo e para $\bar{p} > 0,5$ é positivo e, em particular, para $\bar{p} = 0,5$ e grau de dominância igual a 1, é zero. A magnitude varia também em função de $\bar{p}$, atingindo um máximo, em valor absoluto, em $\bar{p} \approx 0,2$ e em $\bar{p} \approx 0,8$. O componente D_2 , sendo função apenas do valor genotípico dos locos heterozigotos (d); tem, conseqüentemente, o mesmo comportamento para qualquer grau de dominância. Tem menor amplitude para $\bar{p}$'s intermediários ($0,4 < \bar{p} < 0,6$) e maior em $\bar{p}$'s extremos ($0,6 < \bar{p} < 0,4$).

O quociente σ_A^2/σ_D^2 tem uma tendência a diminuir com o aumento de $\bar{p}$ e do grau de dominância, atingindo-se situações, por exemplo, para casos de altas frequências gênicas ($\bar{p} > 0,7$) e/ou maiores graus de dominância ($gd > 1$), em que a σ_A^2 torna-se menor que a σ_D^2 , ou seja, $\sigma_A^2/\sigma_D^2 < 1$.

Portanto, para qualquer caráter com grau de dominância superior a zero, a σ_A^2 tem maior contribuição para o progresso com seleção em populações com $\bar{p} \approx 0,3$; o componente D_1 tem sua maior contribuição negativa para $\bar{p}$'s mais inferiores ($\bar{p} \approx 0,2$) e sua maior contribuição positiva para $\bar{p}$'s mais superiores ($\bar{p} \approx 0,8$); o componente D_2 tem maiores contribuições em $\bar{p}$'s extremos e sempre positivas.

Considerando-se as expressões obtidas para o progresso com seleção intrapopulacional verificou-se que os componentes da variação genética intrapopulacional (D_1 e D_2) contribuem, além da σ_A^2 , para o progresso genético esperado nas linhagens. A contribuição do componente σ_A^2 varia em função de $\bar{p}$, do nível de endogamia da população original (F_p) e do esquema de seleção utilizado.

A contribuição do componente D_1 varia, além do esquema de seleção utilizado, de $\bar{p}$ e F_p , do nível de endogamia das linhagens (F_y) e só contribuirá se F_p ou $F_y \neq 0$. O componente D_2 varia também em função do esquema de seleção utilizado, de $\bar{p}$, F_p e F_y , além disso, só contribui quando F_p e $F_y \neq 0$, portanto, apenas nos esquemas de seleção com progênies endogâmicas.

Considerando-se as expressões obtidas para se estimar a alteração da depressão pela endogamia verificou-se que o componente D_1 contribui para alterar esta depressão em qualquer esquema de seleção e o componente D_2 apenas naqueles onde se faz seleção com progênies endogâmicas.

Através das expressões obtidas para o progresso com seleção, simulações permitiram concluir que o progresso esperado nas linhagens é menor que nas populações para $\bar{p} \simeq 0,3$, praticamente igual para $\bar{p} \simeq 0,5$ e maior para $\bar{p} \simeq 0,7$. Consequentemente, a depressão pela endogamia aumenta para $\bar{p} \simeq 0,3$, quase não altera para $\bar{p} \simeq 0,5$ e diminui para $\bar{p} \simeq 0,7$. A contribuição relativa dos parâmetros D_1 e D_2 foi maior, em valor absoluto, para o caráter peso de grãos (grau de dominância $\simeq 1$) do que para os caracteres altura de planta e altura de espiga (grau de dominância $\simeq 0,5$).

Com relação às interpopulações, predições teóricas mostram que os componentes σ_{A1A2} e σ_{AZA1} são iguais quando as populações P_1 e P_2 (com frequências gênicas $\bar{p}$ e $\bar{r}$, respectivamente) têm $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$ e que $\sigma_{A1A2} > \sigma_{AZA1}$ quando $\bar{p} > 0,5$ e $\bar{r} < 0,5$. D_{112} e D_{121} são nulos quando $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$, D_{112} é positivo para $\bar{p} > 0,5$ e D_{121} é negativo para $\bar{r} < 0,5$.

Considerando-se as expressões obtidas para o progresso com seleção interpopulacional, verificou-se que os componentes D_{112} e D_{121} contribuem, além de σ_{A1A2} e σ_{AZA1} , para o progresso de linhagens oriundas das populações P_1 e P_2 . A contribuição de σ_{A1A2} e σ_{AZA1} varia em função do nível de endogamia das populações originadas (F_p) e do esquema de seleção utilizado ao passo que a contribuição de D_{112} e D_{121} varia, além do esquema de seleção e de F_p , do nível de endogamia (F_y) das linhagens.

Considerando-se as expressões obtidas para se estimar a alteração da depressão pela endogamia, verificou-

-se que apenas os componentes D_{112} e D_{121} contribuem para alterar a depressão por endogamia nas populações P_1 e P_2 .

Através das expressões para o progresso com seleção, foi possível concluir, em algumas simulações, que através da seleção interpopulacional há um progresso maior nas linhagens que na população para a população P_1 e menor para a população P_2 , quando $\bar{p} > 0,5$ e $\bar{r} < 0,5$. Para $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$, o progresso nas linhagens é igual ao progresso das respectivas populações de onde se originaram. A alteração na depressão pela endogamia diminui, conseqüentemente, na população P_1 , aumenta na população P_2 quando $\bar{p} > 0,5$ e $\bar{r} < 0,5$ e não altera quando $\bar{p} = \bar{r} = 0,5$. A contribuição relativa dos componentes D_{112} e D_{121} foi menor para o caráter altura de espiga (grau de dominância $\approx 0,5$) do que para o caráter peso de grãos (grau de dominância ≈ 1).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BURTON, J.W.L.; PENNY, L.H.; HALLAUER, L.H.; EBERHART, S.
Evaluation of synthetic populations developed from maize variety (BSK) by two methods of recurrent selection. *Crop Science*, Madison, **11**: 361-5, 1971.
- CANTON, T. Avaliação de oito ciclos de seleção recorrente na população de milho (*Zea mays* L.) SUWAN DMR. Piracicaba, 1988, 112 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).
- COCKERHAM, C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. *Genetics*, Chapel Hill, **39**: 859-82, 1954.
- COCKERHAM, C.C. Effects of linkage on the covariances between relatives. *Genetics*, Chapel Hill, **41**: 138-141, 1956a.
- COCKERHAM, C.C. Analysis of quantitative gene action. *Genetics in Plant Breeding. Brookhaven Symposium Biology*, **9**: 53-68, 1956b.
- COCKERHAM, C.C. Implications of genetic variances in a hybrid breeding program. *Crop Science*, Madison, **1**: 47-52, 1961.
- COCKERHAM, C.C. Estimation of genetic variances. In: HANSON, W.D. & ROBINSON, H.F., ed. *Statistical genetics and plant*

breeding. Washington. National Academic of Sciences, 1963. p. 53-94.

COCKERHAM, C.C. Covariances of relatives from self-fertilization. *Crop Science*, Madison, 23: 1177-80, 1983.

COCKERHAM, C.C. & MATZINGER, D.F. Selection response based on selfed progenies. *Crop Science*, Madison, 25: 483-8, 1985.

COCKERHAM, C.C. & WEIR, B.S. Covariances of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. *Biometrics*, Washington, 40: 157-64, 1984.

COMSTOCK, R.E. Selection procedures in corn improvement. In: ANNUAL HYBRID CORN INDUSTRY RESEARCH CONFERENCE, 19, CHICAGO, 1964. *Proceedings*. Washington, American Seed Trade Association, 1964. p. 87-94.

COMSTOCK, R.E. & ROBINSON, H.F. The components of genetic variance in populations. *Biometrics*, Washington, 4: 254-66, 1948.

COMSTOCK, R.E. & ROBINSON, H.F. Estimation of average dominance of genes. In: GOWEN, J.W., ed. *Heterosis*, Iowa, Iowa State College Press, 1952. p. 494-516.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F.; HARVEY, P.H. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agronomy Journal*, Madison, 41: 360-7, 1949.

CRISÓSTOMO, J.R. Estimaco de parmetros genticos visando seleo em dois compostos de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1978, 71 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de So Paulo).

- DUDLEY, J.W. Seventy generation of selection for oil and protein in the corn Kernel. In: ANNUAL HYBRID CORN INDUSTRY RESEARCH CONFERENCE, 28, CHICAGO, 1973. Proceedings. Washington, American Seed Trade Association, 1973. p. 123-36.
- EAST, E.M. & JONES, D.F. Inbreeding and outbreeding. Lippincott, Philadelphia, 1918.
- FALCONER, D.S. Introduction to quantitative genetics. 8^a ed. New York, Ronald Press Company, 1960. 365p.
- FISHER, R.A. The correlations between relatives on the supposition of mendelian inheritance. Transation Royal Society, 52: 399-433, 1918.
- GALLAIS, A. Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. Biometrics, Washington, 30: 429-46, 1974.
- GARDNER, C.O.; HARVEY, P.H.; COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. Dominance of genes controlling quantitatives characters in maize. Agronomy Journal, Madison, 45: 186-191, 1953.
- GATES, C.E.; COMSTOCK, R.E. & ROBINSON, H.F. Generalized genetic variance and covariance formulae for self-fertilized crops assuming linkage. Genetics, Chapell Hill, 42: 749-63, 1957.
- GENTER, C.F. Yelds of s_1 lines from original and advanced synthetic varieties of maize. Crop Science, Madison, 11: 821-4, 1971.
- GHINI, R. & MIRANDA FILHO, J.B. Herdabilidade da altura da planta e da espiga no segundo ciclo de seleção da população ESALQ PB-1 de milho. Relatório Científico do Departamento de Genética, Piracicaba, 13: 130-7, 1979.

- GILLOIS, M. La relation d'identité en génétique. Paris, 1964. 293p. (Docteur - Faculté des Sciences/Université de Paris).
- GOODMAN, M.M. Estimates of genetic variance in adapted and exotic populations of maize. *Crop Science*, Madison, 5: 87-90, 1965.
- GOODRICH, C.L.; STUCKER, R.E.; COMPTON, W.A. Average gene frequency estimates in two open-pollinated cultivars of corn. *Crop Science*, Madison, 15: 746-749, 1975.
- GOULAS, K.C. & LONQUIST, J.H. Combined half-sib and s_1 family selection in a maize composite population. *Crop Science*, Madison, 16: 461-4, 1976.
- HALLAUER, A.R. & EBERHART, S.A. Reciprocal full sib selection. *Crop Science*, Madison, 10: 315-16, 1970.
- HALLAUER, A.R. & MIRANDA FILHO, J.B. Hereditary variance: Experimental estimates. In: _____. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Ames, Iowa State University Press, 1988, p. 115-58.
- HALLAUER, A.R. & MIRANDA FILHO, J.B. Inbreeding. In: _____. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*, Ames, Iowa State University Press, 1988. p. 300-36.
- HALLAUER, A.R.; RUSSEL, W.A.; LANKEY, K.R. Corn Breeding. In: SPRAGUE, G.F. & DUDLEY, J.W., ed. *Corn and corn improvement*. New York, 1988. p. 463-564.
- HANSON, W.D. & WEBER, C.R. Resolution of genetic variability in self-pollinated with an application to the soybean. *Genetics*, Chapell Hill, 46: 1425-1434, 1961.

- HARLAND, S.C. A new method of maize improvement. *Tropical Agriculture, Surrey*, 23: 114-115, 1946.
- HARRIS, D.L. Genotypic covariances between inbred relatives. *Genetics, Chapell Hill*, 50: 1319-48, 1964.
- HARRIS, R.E.; GARDNER, C.O.; COMPTON, W.A. Effects of mean selection and irradiation in corn measured by random s_1 lines and their crosses. *Crop Science, Madison*, 12: 594-8, 1972.
- HARTLEY, C.P. Progress in methods of producing higher yielding strains of corn. *Yearbook of Agriculture - 1909*, Washington, 309-324, 1909.
- HO, Y.T. Genetic improvement by combining superior alleles from different populations in a naturally crossfertilizing species. Minnesota, 1973. (PhD - University of Minnesota).
- HORNER, T.W. & WEBER, C.R. Theoretical and experimental study of self fertilized populations. *Biometrics, Washington*, 12: 404-14, 1956.
- HULL, F.H. Recurrent selection and specific combining ability in corn. *Journal American Society Agronomy, Washington*, 37: 134-45, 1945.
- JONES, D.F. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. *Connecticut Agriculture Experimentation Station Bulletin*, 207: 5-100. 1918.
- JONES, L.P.; COMPTON, W.A.; GARDNER, C.O. Comparison of full and half sib reciprocal recurrent selection. *Theoretical and Applied Genetics, New York*, 41: 36-41, 1971.

- KEMPTHORNE, O. The correlation between relatives in a random mating population. *Proceeding Royal Society London*, 143: 103-13, 1954.
- KEMPTHORNE, O. The theoretical values of correlations between relatives in random mating populations. *Genetics*, Chapell Hill, 40: 153-67, 1955a.
- KEMPTHORNE, O. The correlations between relatives in inbred populations. *Genetics*, Chapell Hill, 40: 681-691, 1955b.
- KEMPTHORNE, O. An introduction to genetic statistics. New York, John Wiley & Sons, 1957. 545 p.
- KHERA, A.S.; SINGH, H.; OHILLON, B.S. Genetic architecture of a heterotic cross between two populations of maize. *Theoretical and Applied of Genetics*, New York, 69: 259-61, 1985.
- KIESSELBACH, T.A. Corn Investigations. Nebraska Agricultural Experimentation Station Research Bulletin, (20), 1922.
- LAMKEY, K.R. & HALLAUER, A.R. Heritability estimated from recurrent selection experiments in maize, *Maydica*, Bergamo, 32: 61-78, 1987.
- LENG, E.R. Results of long term selection for chemical composition in maize and their significance in evaluating breeding systemns. *Zeitschrift fur Pflanzenzeuchtung*, Berlin, 47: 67-91, 1962.
- LEZCANO, R.S. Seleção entre e dentro de famílias de Meios Irmãos no milho (*Zea mays* L.) composto Flint Branco. Piracicaba, 1976, 51 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

- LONNQUIST, J.H. A modification of the ear-to-row procedure for the improvement of maize population. *Crop Science*, Madison, 4: 227-8, 1964.
- LONNQUIST, J.H. Mass selection for prolificacy in maize. *Der Zuchter*, 37: 185-8, 1967.
- MALECOT, G. *Les mathématiques de L'hérédité*. Paris, Masson, 1948, 80 p.
- MARQUES, J.R.B. Seleção recorrente com endogamia em duas populações de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1988, 145 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).
- MARTINS, C.S. Potencial genético de linhagens e híbridos de duas populações de milho (*Zea mays* L.) braquíticos. Piracicaba, 1986, 135 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).
- MIRANDA FILHO, J.B. Avaliação de famílias de Meios Irmãos na população ESALQ-PB-1. Relatório Científico do Departamento de Genética, Piracicaba, 11: 90-4, 1977.
- MIRANDA FILHO, J.B. Avaliação do potencial genético de um método de seleção de híbridos. Piracicaba, 1978a, 93 p. (Livre Docência - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).
- MIRANDA FILHO, J.B. & HALLAUER, A.R. Correlation between population means in different generations under selfing and full-sibbing. One population. *Revista Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto, 1: 121-44, 1978b.
- MIRANDA FILHO, J.B. & PATERNIANI, E. Intra and interpopulation parameter estimates and implication in selection.

Revista Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, 6: 15-27, 1983.

MIRANDA FILHO, J.B.; VENCovsky, R.; PATERNIANI, E. Variância genética aditiva da produção de grãos em dois compostos de milho e sua implicação no melhoramento. Relatório Científico do Departamento de Genética, Piracicaba, 6: 67-73, 1972.

MIRANDA FILHO, J.B. & VIEGAS, G.P. Milho híbrido. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G.P., ed. Melhoramento e produção de milho. Campinas, Fundação Cargill, 1987. p. 275-340.

MOTA, M.G.C. Comportamento de progênies de meios irmãos e s_1 na variedade de milho (*Zea mays* L.) Centralmex. Piracicaba, 1974. 73 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

NOLL, C.F. Experiments with corn - Pennsylvania Agricultural Experimentation Station Bulletin, (139), 1916.

OBILANA, A.B.; HALLAUER, A.R.; SMITH, O.S. Estimated genetic variability in a maize interpopulation. *Journal of Heredity*, Washington, 70: 127-216, 1979.

ODHIAMBO, M.O. & COMPTON, W.A. Five cycles of reciprocal s_1 vs. reciprocal full-sib index selection in maize. *Crop Science*, Madison, 29: 314-9, 1989.

OYERVIDES-GARCIA, M. & HALLAUER, A.R. Selection-induced differences among strains of Iowa Stiff Stalk Syntetic Maize. *Crop Science*, Madison, 26: 506-511, 1986.

PATERNIANI, E. Avaliação do método de seleção entre e dentro de famílias de Meios Irmãos no melhoramento do milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1967, 92 p. (Catedrático - Escola

Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

PATERNIANI, E. Melhoramento genético de populações de milho. In: KERR, W.E. Org. Melhoramento e Genética. São Paulo, Edições Melhoramento, 1969, p. 39-57.

PATERNIANI, E. Selection among and within half sib families in a brazilian population of maize (*Zea mays* L.). Crop Science, Madison, 7: 212-16. 1968.

PATERNIANI, E. & MIRANDA FILHO, J.B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G.P., ed. Melhoramento e produção do milho. Campinas, Fundação Cargill, 1987. p. 217-74.

PATERNIANI, E. & VENCovsky, R. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on testcross of half-sib families. Maydica, Bergamo, 22: 141-152, 1977.

PATERNIANI, E. & VENCovsky, R. Reciprocal recurrent selection on half-sib and prolific plants in maize (*Zea mays* L.) on testcross of half-sib families. Maydica, 23: 209-19, 1978.

RAMALHO, M.A.P. Eficiência relativa de alguns processos de seleção intrapopulacional no milho baseados em famílias não endógamas. Piracicaba, 1977, 122 p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E.; HARVEY, P.H. Genetic variances in open pollinated varieties of corn. Genetics, Chapell Hill, 40: 45-60, 1955.

ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E. & HARVEY, P.H. Genotypic and phenotypic correlations in corn and their implications in selection. *Agronomy Journal*, Madison, 43: 282-7, 1951.

SAMPAIO, N.F. Propriedades genéticas e potencial para o melhoramento dos compostos de milho (*Zea mays* L.) ESALQ PB-4 e ESALQ PB-5. Piracicaba, 1986. 105 pg. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

SANTOS, M.X. Estudo do potencial genético de duas raças brasileiras de milho (*Zea mays* L.) para fins de melhoramento. Piracicaba, 1985, 186 p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

SCHNELL, F.W. The covariance between relatives in the presence of linkage. In: HANSON, W.D. & H.F. ROBINSON, eds. *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Washington, NAS-NRC, 1963. p.468-83.

SENTZ, J.C. Genetic variances in a synthetic variety of maize estimated by two mating designs. *Crop Science*, Madison, 11: 234-8, 1971.

SHULL, G.H. A pure line method of corn breeding. *American Breeders Association Reports*, 5: 51-9, 1909.

SILVA, J. Seleção entre e dentro de famílias de Meios Irmãos no milho Cateto Colômbia Composto. Piracicaba, 1969, 74 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

SILVA, J.C. & HALLAUER, A.R. Estimation of epistatic variance in Iowa Stiff Stalk Synthetic maize. *Journal of Heredity*, Washington, 66: 290-6, 1975.

SMITH, L.H. The effect of selection upon certain physical characters in the corn plant. Agronomy Experimental Station Bulletin, 132: 48-62, 1909.

SMITH, L.H. & BRUNSON, A.M. An experiment in selecting corn for yield by the method of ear to row breeding plot. Agronomy Experimental Station Bulletin, 127: 1925.

SOUZA JÚNIOR, C.L. Variabilidade genética em milho (*Zea mays* L.) e relações com a seleção recorrente intra e interpoblacional. Piracicaba, 1983. 151 p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

SOUZA JÚNIOR, C.L. Procedures for estimating expected genetic progress in inbred lines via recurrent intrapopulation selection. Revista Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, 8: 239-42, 1985.

SOUZA JÚNIOR, C.L. Reciprocal recurrent selection with half-sib progenies obtained alternately from non inbred (s_0) and inbred (s_1) plants in maize (*Zea mays* L.). Maydica, Bergamo, 22: 19-31, 1987.

SOUZA JÚNIOR, C.L. Componentes da Variância Genética e suas Implicações no Melhoramento Vegetal. Piracicaba, FEALQ, 1989. 134 p.

SOUZA JÚNIOR, C.L.; GERALDI, I.O.; ZINSLY, J.R. Influência do tamanho do pendão na expressão da prolificidade em milho (*Zea mays* L.). Relatório Científico do Departamento de Genética, Piracicaba, 15: 248-257. 1981.

SOUZA JÚNIOR, C.L. & MIRANDA FILHO, J.B. Avaliação do potencial genético das populações de milho (*Zea mays* L.) ESALQ PB-4 e ESALQ PB-5 para o melhoramento interpoblacional.

CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 17. Anais. (no prelo).

SOUZA JÚNIOR, C.L.; SANTOS, M.X.; MAGNAVACA, R.; GOMES e GAMA, E.E. Estimativas de parâmetros genéticos na interpopulação de milho (*Zea mays* L.) BR 105 x BR 106 e suas implicações no melhoramento. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 16, Belo Horizonte, 1986. Anais. Belo Horizonte, 1986.

SPRAGUE, G.F. & EBERHART, S.A. Corn Breeding. In: G.F. SPRAGUE ed. Corn and corn improvement. New York, Academic Press, 1977. p. 305-62.

STUBER, C.W. Characterization and estimation of genetic parameters in the interpopulation formed by crossing two populations of maize, 1965. 105 p. (Ph.D. - North Carolina State University)

STUBER, C.W. & COCKERHAM, C.C. Gene effects and variances in hybrid populations. Genetics, Chapell Hill, 54: 1279-86, 1966.

STUBER, C.W.; NOLL, R.H. & HANSON, W.D. Genetic variances and relationships of six traits in a hybrid population of *Zea mays* L. Crop Science, Madison, 6: 455-8, 1966.

SUBANDI & COMPTON, W.A. Genetic studies in an exotic population of corn grown under two plant densities. I. Estimates of genetic parameters. Theoretical and Applied Genetics, New York, 44: 145-9, 1974.

TORRES, L.B. Avaliação de progênies de Irmãos Germanos obtidos por cruzamentos em cadeia em duas populações de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1986. 102 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G.P., ed. Melhoramento e Produção do Milho. Campinas, Fundação Cargill, 1987. p. 137-216.
- WEIR, B.S. & COCKERHAM, C.C. Two-locus theory in quantitative genetics. Proceeding of The International Conference on Quantitative Genetics. Ames, 1976. p. 247-69.
- WILLIAMS, C.G. Corn Breeding and registration. Ohio Agricultural Experimentation Station Bulletin, 66: 1907.
- WINTER, F.L. The mean and variability as affected by continuous selection for composition in corn. Journal of Agronomy Research, 39: 451-76, 1929.
- WOODWORTH, C.M.; LENG, E.R. & JUGENHEIMER, R.W. Fifty generations of selection for oil and protein content in corn. Agronomy Journal, Madison, 44: 60-5, 1952.
- WRIGHT, S. Systems of mating. Genetics, Chapell Hill, 6: 111-178, 1921.
- WRIGHT, A.J. Covariance of inbred relatives with special reference to selfing. Genetics, Chapell Hill, 115: 545-52, 1987a.
- WRIGHT, A.J. Additive variance and average effect with partial selfing. Genetical Research, Cambridge, 50: 63-8, 1987b.
- WRIGHT, A.J. & COCKERHAM, C.C. Selection with partial selfing. I. Mass selection. Genetics, Chapell Hill, 109: 585-597, 1985.
- WRIGHT, A.J. & COCKERHAM, C.C. Selection with partial selfing; II. Family selection. Crop Science, Madison, 26: 261-8, 1986a.

WRIGHT, A. J. & COCKERHAM, C. C. Covariances of relatives and selection in response in generations of selfing from an outcrossed base population. *Theoretical Applied of Genetics*, New York, 72: 689-94, 1986b.

ZANOTTO, N. D. Variabilidade genética e endogamia em duas populações de milho (*Zea mays* L.) contrastantes para teor de óleo. Piracicaba, 1986. 62 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

ZINSKY, J. R. Estudo comparativo entre a seleção massal e a seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos em milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1969, 52 p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/Universidade de São Paulo).

Tabela 1 - Função Beta, $f(p)$, e valores dos parâmetros α e β definidos para frequências médias de alelos favoráveis (p) variando de 0,1 a 0,9.

$\bar{p}$	β	α	$f(p) = \frac{(\alpha+\beta+1)!}{(\alpha)!(\beta)!} p^\alpha (1-p)^\beta$
0,1	17	1	$342p(1-p)^{17}$
0,2	7	1	$72p(1-p)^7$
0,3	6	2	$252p^2(1-p)^6$
0,4	2	1	$12p(1-p)^2$
0,5	1	1	$6p(1-p)$
0,6	1	2	$12p^2(1-p)$
0,7	2	6	$252p^6(1-p)^2$
0,8	1	7	$72p^7(1-p)$
0,9	1	17	$342p^{17}(1-p)$

Tabela 2 - Esperança matemática dos componentes da variância genética intrapopulacional para a n^+ locos, em alguns níveis de frequência gênica ($\bar{p}$).

$\bar{p}$	σ_A^2	σ_D^2	D_1	D_2	$\bar{H}$
0.1	$(6/35)a^2 + (96/385)ad + (834/8855)d^2$	$(342/8855)d^2$	$-[(48/385)ad + (834/8855)d^2]$	$(1668/8855)d^2$	$(342/8855)d^2$
0.2	$(16/55)a^2 + (16/55)ad + (64/715)d^2$	$(72/715)d^2$	$-[(8/55)ad + (64/715)d^2]$	$(128/715)d^2$	$(72/715)d^2$
0.3	$(21/95)a^2 + (14/95)ad + (49/715)d^2$	$(112/715)d^2$	$-[(7/95)ad + (49/715)d^2]$	$(98/715)d^2$	$(112/715)d^2$
0.4	$(2/5)a^2 + (4/35)ad + (2/35)d^2$	$(6/35)d^2$	$-[(2/35)ad + (2/35)d^2]$	$(4/35)d^2$	$(6/35)d^2$
0.5	$(2/5)a^2 + (2/35)d^2$	$(6/35)d^2$	$-(2/35)d^2$	$(4/35)d^2$	$(6/35)d^2$
0.6	$(2/5)a^2 - (4/35)ad + (2/35)d^2$	$(6/35)d^2$	$[(2/35)ad - (2/35)d^2]$	$(4/35)d^2$	$(6/35)d^2$
0.7	$(21/95)a^2 - (14/95)ad + (49/715)d^2$	$(112/715)d^2$	$[(7/95)ad - (49/715)d^2]$	$(98/715)d^2$	$(112/715)d^2$
0.8	$(16/55)a^2 - (16/55)ad + (64/715)d^2$	$(72/715)d^2$	$[(8/55)ad - (64/715)d^2]$	$(128/715)d^2$	$(72/715)d^2$
0.9	$(6/35)a^2 - (96/385)ad + (834/8855)d^2$	$(342/8855)d^2$	$[(48/385)ad - (834/8855)d^2]$	$(1668/8855)d^2$	$(342/8855)d^2$

* Os valores de $\bar{H}$ são iguais aos de σ_D^2 para cada $\bar{p}$, pois, para locos com dois alelos, tem a mesma expressão:

$$E(\sigma_D^2) = E(\bar{H}) = \int_0^1 4p^2(1-p)^2 f(p) dp.$$

+ n é um número arbitrário de locos. Caso se queira saber o valor da esperança do parâmetro para 350 locos, então $n = 350$ e basta multiplicar o valor da esperança por 350. Por exemplo, $\sigma_A^2 = 140a^2 + 40ad + 20d^2$ para $n = 350$ e $\bar{p} = 0,4$.

Tabela 3 - Função Beta Conjunta, $f(p,r) = f(p).f(r)$, para diferentes combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$.

$\bar{p}$	$\bar{r}$	$f(p,r) = f(p).f(r)$
0,3	0,3	$63.504p^2r^2(1-p)^6(1-r)^6$
0,4	0,4	$144p^2r^2(1-p)^2(1-r)^2$
0,5	0,5	$36p^2r^2(1-p)(1-r)$
0,6	0,6	$144p^2r^2(1-p)(1-r)$
0,7	0,7	$63.504p^6r^6(1-p)(1-r)$
0,3	0,7	$63.504p^2r^6(1-p)^6(1-r)^2$
0,7	0,3	$63.504p^6r^2(1-p)^2(1-r)^6$
0,4	0,5	$72p^2r^2(1-p)^2(1-r)$
0,5	0,4	$72p^2r^2(1-p)(1-r)^2$
0,4	0,6	$144p^2r^2(1-p)^2(1-r)$
0,6	0,4	$144p^2r^2(1-p)(1-r)^2$
0,5	0,6	$72p^2r^2(1-p)(1-r)$
0,6	0,5	$72p^2r^2(1-p)(1-r)$

Tabela 4 - Esperança matemática dos componentes da variância genética interpolacional para n^+ locos, em diferentes combinações de frequências gênicas ($\bar{p}$ e $\bar{r}$).

$\bar{p}$	$\bar{r}$	σ_{A12}^2	σ_{A21}^2	σ_{A1A2}^2	σ_{AA1A2}^2	D_{112}	D_{121}
0.3	0.3	-	-	-	-	$-(17/99)ad+(14/279)d^2$	$-(17/99)ad+(14/279)d^2$
0.4	0.4	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(24/175)ad+(2/175)d^2$	$(2/9)a^2+(24/175)ad+(2/175)d^2$	$-(12/39)ad+(2/175)d^2$	$-(12/39)ad+(2/175)d^2$
0.5	0.5	$(2/9)a^2+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2$	$(2/9)a^2$	0	0
0.6	0.6	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(24/175)ad+(2/175)d^2$	$(2/9)a^2+(24/175)ad+(2/175)d^2$	$(12/39)ad-(12/175)d^2$	$(12/39)ad-(24/175)d^2$
0.7	0.7	-	-	-	-	$(17/99)ad-(14/279)d^2$	$(17/99)ad-(14/279)d^2$
0.5	0.4	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(2/29)ad$	$(2/9)a^2+(2/29)ad$	0	$-(2/39)ad$
0.6	0.5	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(2/29)ad$	$(2/9)a^2+(2/29)ad$	0	$(2/39)ad$
0.6	0.4	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(4/29)ad+(2/29)d^2$	$(2/9)a^2+(4/175)ad-(2/175)d^2$	$(2/9)a^2-(4/175)ad+(2/175)d^2$	$(12/39)ad+(2/175)d^2$	$-(12/39)ad+(2/175)d^2$
0.7	0.3	-	-	-	-	$(17/99)ad+(14/279)d^2$	$-(17/99)ad+(14/279)d^2$

Obs.: Estas expressões foram obtidas integrando-se a função para cada parâmetro em diferentes combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$. por exemplo, para $\bar{p} = 0,5$ e $\bar{r} = 0,4$, tem-se que:

$$\sigma_{A12}^2 = \int_0^1 \int_0^1 72 pr(1-p)(1-r)^2 \cdot 2pq [a + (b-r)d]^2 dp dr$$

Tabela 5 - Quociente entre σ_A^2 em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e σ_A^2 no nível de $\bar{p} = 0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$) para graus de dominância (d/a) variando de 0 a 1,5.

$\bar{p}_i/\bar{p}_{0,1}$	GRAU DE DOMINÂNCIA (d/a)						
	0	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
$\bar{p}_{0,1}$	$0,171a^2$	$0,240a^2$	$0,320a^2$	$0,411a^2$	$0,515a^2$	$0,630a^2$	$0,757a^2$
$\bar{p}_{0,2}/\bar{p}_{0,1}$	1,697	1,540	1,435	1,360	1,304	1,260	1,226
$\bar{p}_{0,3}/\bar{p}_{0,1}$	2,227	1,895	1,646	1,486	1,369	1,280	1,211
$\bar{p}_{0,4}/\bar{p}_{0,1}$	2,333	1,803	1,472	1,259	1,110	1,003	0,924
$\bar{p}_{0,5}/\bar{p}_{0,1}$	2,333	1,684	1,296	1,050	0,888	0,776	0,698
$\bar{p}_{0,6}/\bar{p}_{0,1}$	2,333	1,566	1,117	0,842	0,665	0,550	0,472
$\bar{p}_{0,7}/\bar{p}_{0,1}$	2,227	1,346	0,850	0,558	0,380	0,271	0,203
$\bar{p}_{0,8}/\bar{p}_{0,1}$	1,697	0,933	0,525	0,299	0,173	0,106	0,073
$\bar{p}_{0,9}/\bar{p}_{0,1}$	1,000	0,480	0,220	0,091	0,032	0,011	0,012

Tabela 6 - Quociente entre D_1 em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e D_1 no nível de $\bar{p} = 0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$) para graus de dominância (d/a) variando de 0 a 1,5.

$\bar{p}_i / \bar{p}_{0,1}$	GRAU DE DOMINÂNCIA (d/a)						
	0	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
$\bar{p}_{0,1}$	-	$-0,037a^2$	$-0,089a^2$	$-0,146a^2$	$-0,219a^2$	$-0,303a^2$	$-0,399a^2$
$\bar{p}_{0,2} / \bar{p}_{0,1}$	-	1,132	1,107	1,088	1,074	1,062	1,052
$\bar{p}_{0,3} / \bar{p}_{0,1}$	-	0,974	0,940	0,915	0,895	0,878	0,865
$\bar{p}_{0,4} / \bar{p}_{0,1}$	-	0,482	0,499	0,511	0,522	0,530	0,537
$\bar{p}_{0,5} / \bar{p}_{0,1}$	-	0,096	0,166	0,219	0,261	0,294	0,322
$\bar{p}_{0,6} / \bar{p}_{0,1}$	-	-0,289	-0,166	-0,073	0,000	0,059	0,107
$\bar{p}_{0,7} / \bar{p}_{0,1}$	-	-0,743	-0,541	-0,388	-0,268	-0,172	-0,092
$\bar{p}_{0,8} / \bar{p}_{0,1}$	-	-0,830	-0,586	-0,401	-0,256	-0,138	-0,042
$\bar{p}_{0,9} / \bar{p}_{0,1}$	-	-0,682	-0,452	-0,277	-0,139	-0,029	0,062

Tabela 7 - Quociente entre σ_D^2 , D_2 e $\bar{Y}$ em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e σ_D^2 , D_2 e $\bar{Y}$ no nível de $\bar{p} = 0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$), respectivamente.

$\bar{p}_i / \bar{p}_{0,1}$	σ_D^2	D_2	$\bar{Y}$
$\bar{p}_{0,1}$	$0,038d^2$	$0,188d^2$	$0,038d^2$
$\bar{p}_{0,2} / \bar{p}_{0,1}$	2,607	0,950	2,607
$\bar{p}_{0,3} / \bar{p}_{0,1}$	4,056	0,728	4,056
$\bar{p}_{0,4} / \bar{p}_{0,1}$	4,438	0,607	4,438
$\bar{p}_{0,5} / \bar{p}_{0,1}$	4,438	0,607	4,438
$\bar{p}_{0,6} / \bar{p}_{0,1}$	4,438	0,607	4,438
$\bar{p}_{0,7} / \bar{p}_{0,1}$	4,056	0,728	4,056
$\bar{p}_{0,8} / \bar{p}_{0,1}$	2,607	0,950	2,607
$\bar{p}_{0,9} / \bar{p}_{0,1}$	1,000	1,000	1,000

Tabela 8 - Quociente entre $(\sigma_A^2 + \sigma_D^2)$ em vários níveis de $\bar{p}$ ($\bar{p}_i$) e $(\sigma_A^2 + \sigma_D^2)$ no nível de $\bar{p} = 0,1$ ($\bar{p}_{0,1}$) para graus de dominância (d/a) variando de 0 a 1,5.

$\bar{p}_i / \bar{p}_{0,1}$	GRAU DE DOMINÂNCIA (d/a)						
	0	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
$p_{0,1}$	$0,171a^2$	$0,242a^2$	$0,329a^2$	$0,433a^2$	$0,553a^2$	$0,691a^2$	$0,844a^2$
$p_{0,2}/p_{0,1}$	1,697	1,551	1,649	1,422	1,395	1,378	1,368
$p_{0,3}/p_{0,1}$	2,227	1,898	1,717	1,615	1,556	1,523	1,505
$p_{0,4}/p_{0,1}$	2,333	1,829	1,562	1,418	1,342	1,303	1,286
$p_{0,5}/p_{0,1}$	2,333	1,712	1,388	1,220	1,135	1,096	1,083
$p_{0,6}/p_{0,1}$	2,333	1,593	1,215	1,022	0,929	0,889	0,800
$p_{0,7}/p_{0,1}$	2,227	1,377	0,944	0,733	0,637	0,602	0,600
$p_{0,8}/p_{0,1}$	1,697	0,949	0,586	0,415	0,344	0,325	0,335
$p_{0,9}/p_{0,1}$	1,000	0,484	0,242	0,136	0,099	0,097	0,113

Tabela 10 - Quociente entre σ_A^2 e σ_D^2 (σ_A^2/σ_D^2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a).

$\bar{p}$	GRAU DE DOMINÂNCIA (d/a)					
	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
0,1	99,281	33,105	18,937	13,333	10,444	8,715
0,2	58,667	18,222	9,876	6,667	5,049	4,099
0,3	45,935	13,437	6,937	4,500	3,297	2,604
0,4	40,333	11,000	5,370	3,333	2,360	1,815
0,5	37,667	9,667	4,482	2,667	1,827	1,370
0,6	35,000	8,333	3,592	2,000	1,293	0,926
0,7	32,937	6,937	2,604	1,250	0,697	0,437
0,8	35,555	6,667	2,173	0,888	0,427	0,247
0,9	47,632	7,280	1,721	0,421	0,114	0,107

Tabela 11 - Quociente entre σ_A^2 e D_1 (σ_A^2/D_1) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a).

$\bar{p}$	GRAU DE DOMINÂNCIA (d/a)					
	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
0,1	-6,467	-3,722	-2,809	-2,353	-2,080	-1,898
0,2	-8,800	-4,823	-3,509	-2,857	-2,469	-2,213
0,3	-12,457	-6,515	-4,561	-3,600	-3,032	-2,660
0,4	-24,200	-11,000	-6,905	-5,000	-3,933	-3,267
0,5	-113,000	-29,000	-13,444	-8,000	-5,480	-4,111
0,6	35,000	25,000	32,333	∞	-19,400	-8,333
0,7	11,711	5,842	4,032	3,333	3,282	4,200
0,8	7,272	3,333	2,095	1,600	1,600	3,333
0,9	4,548	1,812	0,923	0,533	0,795	-0,734

Tabela 12 - Quociente entre σ_A^2 e D_2 (σ_A^2/D_2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a).

$\bar{p}$	GRAU DE DOMINANCIA (d/a)					
	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
0,1	20,356	6,788	3,883	2,734	2,141	1,787
0,2	33,000	10,250	5,555	3,750	2,840	2,305
0,3	52,500	15,355	7,928	5,143	3,768	2,976
0,4	60,500	16,500	8,055	5,000	3,540	2,722
0,5	56,500	14,500	6,722	4,000	2,740	2,056
0,6	52,500	12,500	5,389	3,000	1,940	1,389
0,7	37,643	7,976	2,976	1,428	0,797	0,500
0,8	20,000	3,750	1,222	0,500	0,240	0,139
0,9	9,767	1,490	0,353	0,086	0,023	0,022

Tabela 13 - Quociente entre D_1 e σ_D^2 (D_1/σ_D^2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a).

$\bar{p}$	GRAU DE DOMINÂNCIA (d/a)					
	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
0,1	-15,351	-8,895	-6,743	-5,667	-5,021	-4,591
0,2	-6,667	-3,778	-2,815	-2,333	-2,044	-1,852
0,3	-3,687	-2,063	-1,521	-1,250	-1,087	-0,979
0,4	-1,667	-1,000	-0,778	-0,667	-0,600	-0,555
0,5	-0,333	-0,333	-0,333	-0,333	-0,333	-0,333
0,6	1,000	0,333	0,111	0,000	-0,067	-0,111
0,7	2,813	1,187	0,646	0,375	0,121	0,104
0,8	4,889	2,000	1,037	0,556	0,267	0,074
0,9	10,473	4,017	1,825	0,789	0,143	-0,286

Tabela 14 - Quociente entre D_1 e D_2 (D_1/D_2) para vários níveis de $\bar{p}$ e vários graus de dominância (d/a).

$\bar{p}$	GRAU DE DOMINANCIA (d/a)					
	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
0,1	-3,147	-1,823	-1,382	-1,162	-1,029	-0,941
0,2	-3,750	-2,125	-1,583	-1,313	-1,150	-1,042
0,3	-4,214	-2,375	-1,738	-1,429	-1,243	-1,119
0,4	-2,500	-1,500	-1,167	-1,000	-0,900	-0,833
0,5	-0,500	-0,500	-0,500	-0,500	-0,500	-0,500
0,6	1,500	0,500	0,167	0,000	-0,100	-0,167
0,7	3,214	1,357	0,738	0,429	0,242	0,119
0,8	2,750	1,125	0,583	0,312	0,150	0,042
0,9	2,147	0,824	0,382	0,162	0,029	-0,058

Tabela 15 - Quociente entre σ_D^2 e D_z (σ_D^2/D_z) para vários níveis de $\bar{p}$.

$\bar{p}$	(σ_D^2/D_z)
0,1	0,205
0,2	0,563
0,3	1,143
0,4	1,500
0,5	1,500
0,6	1,500
0,7	1,143
0,8	0,563
0,9	0,205

Tabela 16 - Quociente esperado para $\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}$, $\sigma_{A21}^2/\sigma_{A2A1}$, σ_{A12}^2/D_{112} e σ_{A21}^2/D_{121} para alguns graus de dominância (d/a) e para duas combinações de $\bar{p}$ e $\bar{r}$ ($\bar{p}, \bar{r}$).

$\bar{p}, \bar{r}$	QUOCIENTE	GRAU DE DOMINÂNCIA (d/a)					
		0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5
$\bar{p}=\bar{r}=0,5$	$\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}$	1,0125	1,0500	1,1125	1,2000	1,3125	1,4500
	$\sigma_{A21}^2/\sigma_{A2A1}$	1,0125	1,0500	1,1125	1,2000	1,3125	1,4500
	σ_{A12}^2/D_{112}	-	-	-	-	-	-
	σ_{A21}^2/D_{121}	-	-	-	-	-	-
$\bar{p}=0,6$ e $\bar{r}=0,4$	$\sigma_{A12}^2/\sigma_{A1A2}$	1,0988	1,2238	1,3756	1,5556	1,7652	2,0070
	$\sigma_{A21}^2/\sigma_{A2A1}$	0,9274	0,8815	0,8634	0,8750	0,9192	1,0000
	σ_{A12}^2/D_{112}	29,6667	15,9091	11,4638	9,3333	8,1200	7,3590
	σ_{A21}^2/D_{121}	-26,8949	-13,2222	-8,9216	-7,0000	-6,0667	-5,6667

Tabela 17 - Estimativas dos parâmetros σ_A^2 , σ_F^2 de progênies de meios irmãos e $\bar{x}$ para o caráter produção de grãos em algumas populações supostas pouco melhoradas ($\bar{p} = 0,3$) obtidos de algumas literaturas.

POPULAÇÃO	NF	σ_A^{2*}	σ_F^{2*}	$\bar{x}^+$	REFÊRENCIAS
Dente Paulista original	227	753	286	90	PATERNIANI (1967)
Piramex original	100	758	279	130	PATERNIANI (1968)
Dente Paulista	194	552	316	99	ZINSKY (1969)
Cateto Colombia	188	458	324	116	SILVA (1969)
Média	-	630	301	109	-

NF = número de famílias;

* = a unidade para σ_A^2 e σ_F^2 é (g/pl)²;

+ = a unidade para $\bar{x}$ é (g/pl).

Obs.: em todas as tabelas, (g/pl) significa (gramas/planta) e (cm/pl) significa (centímetro/planta).

Tabela 18 - Estimativa dos parâmetros σ_A^2 , σ_F^2 de progênes de meios irmãos e $\bar{x}$ para os caracteres peso de grãos (PG), altura da planta (AP) e altura de espiga (AE) em algumas populações supostas intermediárias com relação ao grau de melhoramento ($\bar{p}$: 0,5), obtidos de algumas literaturas.

POPULAÇÕES	NF	σ_A^2			σ_F^2			$\bar{x}$			REFERÊNCIAS
		PG	AP	AE	PG	AP	AE	PG	AP	AE	
Composto Dentado Amarelo	96	407	458	397	309	174	146	202	281	171	SILVA (1969)
Composto Dentado Branco	96	327	668	548	292	113	180	201	281	171	SILVA (1969)
Composto Dentado	700	440	-	-	253	-	-	142	-	-	MIRANDA FILHO et alii (1972)
Composto Flint	800	198	-	-	176	-	-	128	-	-	MIRANDA FILHO et alii (1972)
Composto Flint Branco	500	298	-	-	183	-	-	128	-	-	LEZCANO (1978)
Composto A	100	428	229	354	222	83	113	175	312	203	CRISOSTOMO (1978)
Composto B	100	384	436	309	178	194	65	154	290	179	CRISOSTOMO (1978)
Média	-	355	448	402	226	141	126	161	291	181	

NF = número de famílias;

* = as unidades para σ_A^2 e σ_F^2 são (g/pl)² para PG e (cm/pl)² para AP e AE;

+ = as unidades para $\bar{x}$ são (g/pl) para PG e (cm/pl) para AP e AE.

Tabela 19 - Estimativa dos parâmetros σ_A^2 , σ_F^2 de progênes de meios irmãos (σ_{FMI}^2), e $\bar{x}$ para os caracteres peso de grãos (PG), altura da planta (AP) e altura de espiga (AE) para algumas populações supostas intermediárias com relação ao grau de melhoramento ($\bar{p} = 0,7$), obtidos de algumas literaturas.

POPULAÇÕES	NF	σ_A^2				σ_{FMI}^2				$\bar{x}$				REFERÊNCIAS
		PG	AP	AE	PG	AP	AE	PG	AP	AE	PG	AP	AE	
ESALQ-PB4	343	272	320	194	129	104	65	82	193	104				SAMPAIO (1986)
ESALQ-PB5	245	156	203	152	101	81	55	101	209	113				SAMPAIO (1986)
ESALQ-PB1	1.000	285	218	119	245	122	64	246	218	123				MIRANDA FILHO (1977) e SANTOS (1986)
SWAN	100	254	176	224	86	87	80	-	116	108				SOUZA JUNIOR et alii (1980)
SWAN	-	348	-	-	202	-	-	125	-	-				CANTON (1988)
Média		263	229	172	153	99	66	138	184	112				

POPULAÇÕES (Progenies S_1 e S_2)	$\sigma_F^2 (S_1)^*$				$\sigma_F^2 (S_2)^*$				REFERÊNCIAS
	PG	AP	AE	PG	AP	AE	PG	AP	
ESALQ-PB2	276	-	-	559	339	214			MARQUES (1988)
ESALQ-PB3	260	-	-	410	280	138			MARQUES (1988)
ESALQ-VF1 (original)	340	229	129	-	-	-			ZANOTTO (1980)
ESALQ-VF1 (Embrião grande)	569	211	120	-	-	-			ZANOTTO (1980)
CENTRALMEX	736	460	191	-	-	-			NOTA (1974)
BSSS (3 ciclos)	-	-	-	579	-	-			HALLAUER & MIRANDA FILHO (1978)
Média	436	300	156	516	309	176			

NF = número de famílias;
 * = as unidades para σ_A^2 , σ_{FMI}^2 , $\sigma_F^2 (S_1)$ e $\sigma_F^2 (S_2)$ são (g/pl)² para PG e (cm/pl)² para AP e AE;
 + = as unidades para $\bar{x}$ são (g/pl) para PG e (cm/pl) para AP e AE.

Tabela 20 - Estimativas dos parâmetros (σ_A^2 , D_1 , D_2 e $\bar{x}$) para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), para populações supostamente pouco melhoradas ($\bar{p} = 0,3$), intermediários ($\bar{p} = 0,5$) e melhoradas ($\bar{p} = 0,7$).

PARÂMETROS	$\bar{p}=0,3$			$\bar{p}=0,5$			$\bar{p}=0,7$		
	PG	AP	AE	PG	AP	AE	PG	AP	AE
σ_A^{2*}	630	-	-	355	448	402	263	229	172
D_1^*	-175	-	-	-44	-15	-14	79	39	29
D_2^*	123	-	-	89	31	28	184	29	22
$\bar{x}^+$	109	-	-	162	231	181	138	184	112

* = as unidades para σ_A^2 , D_1 e D_2 são $(g/pl)^2$ para PG e $(cm/pl)^2$ para AP e AE.

+ = as unidades para $\bar{x}$ são (g/pl) para PG e (cm/pl) para AP e AE.

Tabela 21 - Estimativas de σ_F^2 para alguns tipos de progênies S_0 - meios irmãos (MI), irmãos germanos (IG), progênies endogâmicas (S_1) e (S_2) - para os caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

CARÁTER	$\sigma_{F(MI)}^2$			$\sigma_{F(IG)}^2$ **			$\sigma_{F(S_1)}^2$	$\sigma_{F(S_2)}^2$
	$\bar{p}=0,3$	$\bar{p}=0,5$	$\bar{p}=0,7$	$\bar{p}=0,3$	$\bar{p}=0,5$	$\bar{p}=0,7$		
PG ⁺	301	226	153	419	315	213	436	516
AP ⁺⁺		120			235		300	309
AE ⁺⁺		96			188		156	176

* = frequências gênicas (populações pouco melhoradas = 0,3; populações intermediárias = 0,5; e populações melhoradas = 0,7);

** = $\sigma_{F(IG)}^2 = \sigma_{F(MI)}^2 \times (1,18)^2$ para PG e $\sigma_{F(IG)}^2 = \sigma_{F(MI)}^2 \times (1,40)^2$ para AP e AE;

+ = a unidade para todas as estimativas é (g/pl) ²

++ = a unidade para todas as estimativas é (cm/pl) ²

Tabela 22 - Estimativas de variâncias fenotípicas (σ_F^2) e de suas componentes (σ_d^2 , σ_e^2 e σ_p^2), o nível de plantas individuais, para os caracteres altura de plantas (AF) e altura de espiga (AE), obtidas de algumas referências bibliográficas.

POPULAÇÃO	AP (cm/pl), ²			AE (cm/pl), ²			REFERÊNCIAS		
	σ_e^2		σ_p^2	σ_e^2		σ_p^2			
	σ_d^2	σ_e^2		σ_d^2	σ_e^2				
ESALQ-PB1	213	40	56	309	131	28	23	182	SOUZA JUNIOR (1983)
Br-105	248	49	65	362	88	14	17	119	SOUZA JUNIOR (1983)
ESALQ-PB1	248	22	66	336	141	26	28	195	SOUZA JUNIOR (1983)
Br-105	251	31	61	343	85	13	16	114	SOUZA JUNIOR (1983)
ESALQ-PB1	310	45	78	473	232	34	44	310	GHINI e MIRANDA FILHO (1979)
ESALQ-PB1	310	143	54	507	204	63	30	297	SANTOS (1985)
CRAVOxESALQ-PB1	277	85	41	403	174	33	18	225	SANTOS (1985)
EntrelaçadoxESALQ-PB1	323	108	64	495	215	44	22	281	SANTOS (1985)
Média	273	65	61	399	159	32	25	216	

* A unidade para σ_F^2 e (cm/pl),²

Tabela 23 - Estimativas de σ^2_{A12} , σ^2_{A21} , σ^2_{F12} , σ^2_{F21} , $\bar{x}_1$ (média da população 1), $\bar{x}_2$ (média da população 2) e $\bar{x}_{12}$ (média do cruzamento das populações 1 e 2), para os caracteres peso de grãos (PG) altura de plantas (AP) e altura de espiga (AE), obtidas de algumas referências bibliográficas.

HÍBRIDO INTERPOPULACIONAL	CT	σ^2_{A12}	σ^2_{A21}	σ^2_{F12}	σ^2_{F21}	$\bar{x}_1$	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_{12}$	C. V.	REFERÊNCIAS
ESALQ-VD2xESALQ-VF1	PG	258	205	172	153	-	-	126	15,6	PATERNIANI & VENCovsky (1978)
Piramex x Cateto	PG	236	80	-	-	117	83	119	12,6	MIRANDA FILHO & PATERNIANI (1983)
ESALQ-PB1xBr-105	PG	370	151	245	176	118	113	124	13,8	SOUZA JÚNIOR (1983)
ESALQ-PB1xBr-105	AP	266	245	102	102	204	186	194	4,4	SOUZA JÚNIOR (1983)
ESALQ-PB1xBr-105	AE	111	66	55	31	113	98	105	6,1	SOUZA JÚNIOR (1983)
Br-106 x Br-105	PG	146	137	111	117	144	140	169	10,2	SOUZA JÚNIOR (1986)
Piranão-VD2xPiranão-VF1	PG	358	126	-	-	-	-	124	11,8	MARTINS (1986)
ESALQ-PB4xESALQ-PB5	PG	250	131	153	105	99	105	114	14,3	SOUZA JÚNIOR & MIRANDA FILHO (no prelo)
Médias	PG	270	138	170	138	119	110	129		
	AP	266	245	102	102	204	186	194		
	AE	111	66	55	31	113	98	105		

CT = caráter;

* = as unidades para σ^2_{A12} , σ^2_{A21} , σ^2_{F12} e σ^2_{F21} são (g/pl)² para PG e (cm/pl)² de progênes de meios irmãos interpopulacionais;

+ = as unidades para $\bar{x}_1$, $\bar{x}_2$ e $\bar{x}_{12}$ são (g/pl) para PG e (cm/pl) para AP e AE.

Tabela 24 - Médias de estimativas de σ_{A12}^2 , σ_{A21}^2 , σ_{F12}^2 , σ_{F21}^2 , $\bar{x}_1$ (média das populações 1) e $\bar{x}_2$ (média da população 2), obtidas de algumas referências bibliográficas (Tabela 23), para os caracteres peso de de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

PARÂMETROS	PG	AP	AE
σ_{A12}^{2*}	270	266	111
σ_{A21}^{2*}	138	245	66
σ_{F12}^{2*}	170	102	55
σ_{F21}^{2*}	138	102	31
$\bar{x}_1^+$	119	204	113
$\bar{x}_2^+$	110	186	98

* = as unidades para σ_{A12}^2 , σ_{A21}^2 , σ_{F12}^2 e σ_{F21}^2 são $(g/pl)^2$ para PG e $(cm/pl)^2$ para AP e AE.

+ = as unidades para $\bar{x}_1$ e $\bar{x}_2$ são (g/pl) para PG e (cm/pl) para AP e AE.

Tabela 25 - Estimativas esperadas para σ_{A1A2}^* , σ_{A2A1}^* , D_{112} e D_{121} , para os caracteres peso de grãos (PG), altura de plantas (AP) e altura de espigas (AE), para o cruzamento entre duas populações.

PARÂMETROS	$\bar{p}=\bar{r}=0,5^{(1)}$			$\bar{p}=0,6^{(2)}, \bar{r}=0,4^{(2)}$		
	PG	AP	AE	PG	AP	AE
σ_{A1A2}^*	170	243	84	174	-	91
σ_{A2A1}^*	170	243	84	158	-	72
D_{112}^*	0	0	0	29	-	7
D_{121}^*	0	0	0	-20	-	-5

(1) Supondo as duas populações com $\bar{p}=\bar{r}=0,5$;

(2) Supondo uma população com $\bar{p}=0,6$ e outra com $\bar{p}=0,4$;

* = as unidades para σ_{A1A2}^* , σ_{A2A1}^* , D_{112} e D_{121} são $(g/pl)^2$ para PG e (cm/pl) para AP e AE.

Tabela 26 - Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies de meios-irmãos originadas de populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

$\bar{p}$	CT	F_Y					
		0,0	0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
0,3	PG	14,6* (796) ⁺	12,6(687)	11,5(627)	11,0(600)	10,8(589)	10,5(572)
	PG	6,4 (515)	6,0(483)	5,8(467)	5,7(459)	5,7(459)	5,6(451)
0,5	AP	6,2 (18,0)	6,0(18,0)	6,0(18,0)	6,0(18,0)	5,9(18,0)	5,9(17,2)
	AE	9,9 (17,9)	9,8(17,7)	9,7(17,6)	9,6(17,4)	9,8(17,4)	9,6(17,4)
0,7	PG	6,7 (462)	7,7(531)	8,2(566)	8,4(580)	8,5(586)	8,7(600)
	AP	5,0 (9,2)	5,4(9,9)	5,6(10,3)	5,7(10,5)	5,8(10,7)	5,8(10,7)
	AE	6,9 (7,7)	7,4(8,3)	7,7(8,6)	7,9(8,8)	7,9(8,8)	8,0(9,0)

CT = caráter;

* = dados fora do parênteses em % em relação a média da população original;

+ = dados entre parênteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Obs.: para todos os esquemas de seleção utilizou-se uma intensidade de seleção de 10%, o que equivale a um k (intensidade de seleção estandardizado) = 1,75.

Tabela 27 - Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies de irmãos germanos originadas de populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

$\bar{p}$	CT	F_Y					
		0,0	0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
0,3	PG	24,7* (1396) ⁺	21,3(1161)	19,6(1068)	18,7(1019)	18,3(998)	17,9(973)
	PG	10,9 (875)	10,2(823)	9,9(793)	9,7(778)	9,6(771)	9,5(763)
0,5	AP	8,9 (25,8)	8,6(24,9)	8,6(24,9)	8,6(24,9)	8,6(24,9)	8,4(24,5)
	AE	14,1 (25,6)	14,0(25,3)	13,9(25,1)	13,9(24,8)	13,7(24,8)	13,7(24,8)
0,7	PG	11,4 (788)	13,2(908)	14,0(966)	14,5(997)	14,6(1010)	14,9(1027)
	AP	7,1 (13,2)	7,7(14,2)	8,0(14,7)	8,1(15,0)	8,3(15,2)	8,3(15,2)
	AE	9,9 (11,0)	10,6(11,8)	11,0(12,3)	11,3(12,6)	11,3(12,6)	11,4(12,8)

CT = caráter;

* = dados fora do parenteses em % em relação a média da população original;

+ = dados entre parenteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Tabela 28 - Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies endogâmicas S_1 , originadas de populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

$\bar{p}$	CT	F_Y					
		0,0	0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
0,3	PG	41,7* (2273) ⁺	36,2 (1971)	33,4 (1820)	32,0 (1744)	31,3 (1707)	30,6 (1669)
	PG	17,2 (1396)	16,7 (1350)	16,4 (1327)	16,2 (1316)	16,2 (1310)	16,1 (1304)
0,5	AP	19,3 (44,5)	19,1 (44,1)	19,0 (44,0)	19,0 (43,9)	19,0 (43,8)	19,0 (43,8)
	AE	30,6 (55,3)	30,3 (54,9)	30,2 (54,6)	30,1 (54,5)	30,1 (54,4)	30,0 (54,4)
0,7	PG	18,4 (1268)	22,2 (1530)	24,1 (1660)	25,0 (1726)	25,5 (1759)	26,0 (1792)
	AP	13,7 (25,2)	14,9 (27,5)	15,6 (28,7)	15,9 (29,2)	16,1 (29,5)	16,2 (29,8)
	AE	23,3 (26,1)	25,5 (28,5)	26,6 (29,8)	27,1 (30,4)	27,4 (30,7)	27,6 (31,0)

CT = caráter;

* = dados fora do parênteses em % em relação a média da população original;

+ = dados entre parênteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Tabela 29 - Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção recorrente intrapopulacional, utilizando-se progênies endogâmicas S_2 , originadas de populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,3, 0,5 e 0,7, para os caracteres produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

$\bar{p}$	CT	F_Y					
		0,0	0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
0,3	PG	51,4* (2799) ⁺	44,8 (2442)	41,5 (2263)	39,9 (2173)	39,1 (2129)	38,2 (2084)
	PG	22,7 (1841)	22,5 (1821)	22,4 (1811)	22,3 (1806)	22,3 (1803)	22,2 (1801)
0,5	AP	28,2 (65,0)	28,1 (64,9)	28,0 (64,8)	28,0 (64,8)	28,0 (64,7)	28,0 (64,7)
	AE	42,7 (77,2)	42,5 (77,0)	42,5 (76,9)	42,4 (76,8)	42,4 (76,8)	42,4 (76,8)
0,7	PG	27,6 (1901)	34,1 (2351)	37,3 (2576)	39,0 (2689)	39,8 (2745)	40,6 (2801)
	AP	21,2 (39,0)	23,3 (42,9)	24,3 (44,8)	24,8 (45,7)	25,1 (46,2)	25,4 (46,7)
	AE	34,6 (38,8)	38,0 (42,6)	39,7 (44,5)	40,5 (45,4)	41,0 (45,9)	41,4 (46,4)

CT = caráter;

* = dados fora do parenteses em % em relação a média da população original;

+ = dados entre parenteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Tabela 30 - Progresso genético esperado por ciclo, em linhagens com endogamia F_Y , via seleção massal em populações com frequências gênicas ($\bar{p}$) = 0,5 e 0,7, para os caracteres altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

$\bar{p}$	CT	F_Y					
		0,0	0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
0,5	AP	6,7* (19,5) ⁺	6,6(19,2)	6,6(19,2)	6,5(18,9)	6,5(18,9)	6,5(18,9)
	AE	13,2 (23,9)	13,0(23,5)	12,9(23,3)	12,8(23,2)	12,8(23,2)	12,8(23,2)
0,7	AP	5,5 (10,1)	5,9(10,9)	6,1(11,2)	6,3(11,6)	6,3(11,6)	6,4(11,8)
	AE	9,2 (10,2)	9,9(11,1)	10,3(11,5)	10,5(11,8)	10,6(11,9)	10,7(12,0)

CT = caráter;

* = dados fora do parênteses em % em relação a média da população original;

+ = dados entre parênteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Tabela 31 - Progresso genético esperado por ciclo de seleção para produção de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), em linhagens com qualquer nível de endogamia, originadas das populações 1 (P_1) ou 2 (P_2), considerando-as como populações não contrastantes ($\bar{p}=\bar{r}=0,5$), através de alguns esquemas de seleção interpopulacional.

	ESQUEMA	PG	AP	AE
$P_1 = P_2$	E1	10,5* (600) ⁺	10,7 (21,0)	10,7 (11,3)
	E2	5,2 (300)	5,4 (10,5)	5,4 (5,6)
	E3	8,9 (509)	9,1 (17,8)	9,1 (9,6)

E1 = Seleção recorrente recíproca proposta por COMSTOCK *et alii* (1949) (Figura 8);

E2 = Seleção recorrente recíproca proposta por PATERNIANI & VENCOVSKY (1978) (Figura 6);

E3 = Seleção recorrente recíproca proposta por HALLAUER & EBERHART (1970) (Figura 7);

* = dados fora do parênteses em % em relação à média da população original;

+ = dados entre parênteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Tabela 32 - Progresso genético esperado por ciclo de seleção para produção de grãos (PG) e altura de espiga (AE), em linhagens com endogamia F_Y originadas das populações 1 (P_1) e 2 (P_2), consideradas como populações contrastantes ($\bar{p}=0,6$ e $\bar{r}=0,4$), através de alguns esquemas de seleção interpopulacional.

POP. CT	ESQ.	F _Y						
		0,0	0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0	
P ₁	PG	E1	9,8 [*] (584) ⁺	10,6(632)	11,0(657)	11,2(669)	11,3(675)	11,4(681)
		E2	4,9 (191)	5,3(316)	5,5(328)	5,6(335)	5,7(337)	5,7(340)
		E3	8,3 (495)	9,0(536)	9,4(557)	9,5(567)	9,6(572)	9,7(577)
P ₁	AE	E1	9,5 (10,7)	9,9(11,1)	10,0(11,4)	10,1(11,5)	10,2(11,5)	10,2(11,6)
		E2	4,8 (5,4)	5,0 (5,5)	5,0 (5,7)	5,1 (5,8)	5,1 (5,8)	5,1 (5,8)
		E3	8,0 (9,1)	8,4 (9,4)	8,5 (9,6)	8,6 (9,7)	8,6 (9,8)	8,7 (9,8)
P ₂	PG	E1	10,7(5888)	10,0(551)	9,7(532)	9,5(523)	9,4(518)	9,3(514)
		E2	5,4 (294)	5,0(275)	4,9(266)	4,8(261)	4,7(259)	4,7(257)
		E3	9,1 (499)	8,5(467)	8,2(451)	8,1(443)	8,0(439)	7,9(435)
P ₂	AE	E1	12,0 (11,7)	11,6(11,3)	11,4(11,1)	11,3(11,0)	11,2(11,0)	11,2(10,9)
		E2	6,0 (5,9)	5,8 (5,7)	5,7 (5,6)	5,6 (5,5)	5,6 (5,5)	5,6 (5,5)
		E3	10,9 (10,7)	10,5(10,3)	10,3(10,1)	10,2(10,0)	10,2(10,0)	10,1 (9,9)

POP. = Populações;

CT = Caráter;

ESQ. = Esquema:

E1 = Seleção recorrente recíproca proposta por COMSTOCK *et alii* (1949) (Figura 8);

E2 = Seleção recorrente recíproca proposta por PATERNIANI & VENCovsky (1978) (Figura 6);

E3 = Seleção recorrente recíproca proposta por HALLAUER & EBERHART (1970) (Figura 7);

* Dados fora do parenteses em % em relação a média da população original;

+ Dados entre parenteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para o caráter AE.

Tabela 33 - Alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção em uma população com frequência gênica ($\bar{p}$) = 0,3, considerando-se alguns níveis de endogamia das linhagens (F_Y) e alguns esquemas de seleção intrapopulacional, para o caráter peso de grãos (PG).

ESQUEMA	F_Y				
	0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
SEPMI ⁽¹⁾	2,02* (110) ⁺	3,04(185)	3,54(193)	3,80(207)	4,05(221)
SEPIG ⁽²⁾	3,43 (187)	5,16(281)	6,00(327)	6,43(350)	6,87(374)
SEPES ₁ ⁽³⁾	5,55 (303)	8,32(453)	9,70(529)	10,40(567)	11,10(605)
SEPES ₂ ⁽⁴⁾	6,56 (357)	9,84(536)	11,48(626)	12,30(670)	13,12(715)

- (1) Seleção intrapopulacional com pro gênies de meios-irmãos (Figura 1);
 (2) Seleção intrapopulacional com pro gênies de irmãos germanos (Figura 2);
 (3) Seleção intrapopulacional com pro gênies de endogâmicos S_1 (Figura 4);
 (4) Seleção intrapopulacional com pro gênies de endogâmicos S_2 (Figura 4);

* Dados fora do parenteses em % em relação a média da população original;

+ Dados entre parenteses em (kg/ha).

Tabela 34 - Alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção em uma população com frequência gênica ($\bar{p}$)=0,5, considerando-se alguns níveis de endogamia das linhagens (F_Y) e alguns esquemas de melhoramento nos caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

CT	ESQUEMA	F_Y				
		0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
PG	SEPMI ⁽¹⁾	0,40* (32) ⁺	0,60 (48)	0,70 (56)	0,75 (60)	0,80 (64)
	SEPIG ⁽²⁾	0,67 (54)	1,00 (81)	1,18 (95)	1,26(101)	1,34(108)
	SEPES ⁽³⁾	0,56 (45)	0,85 (68)	0,99 (80)	1,06 (85)	1,13 (91)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₁ 2	0,25 (20)	0,37 (30)	0,43 (47)	0,46 (51)	0,50 (55)
AP	SEPMI ⁽¹⁾	0,10 (0,29)	0,15(0,44)	0,18(0,52)	0,19(0,55)	0,20(0,58)
	SEPIG ⁽²⁾	0,14 (0,42)	0,22(0,64)	0,25(0,74)	0,28(0,81)	0,30(0,86)
	SEPES ⁽³⁾	0,13 (0,38)	0,19(0,55)	0,22(0,64)	0,24(0,70)	0,25(0,73)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₁ 2	0,05 (0,15)	0,08(0,23)	0,09(0,26)	0,10(0,29)	0,11(0,32)
	SM ⁽⁵⁾	0,22 (0,64)	0,34(0,99)	0,40(1,16)	0,42(1,22)	0,45(1,31)
AE	SEPMI ⁽¹⁾	0,17 (0,31)	0,26(0,47)	0,30(0,54)	0,32(0,58)	0,35(0,63)
	SEPIG ⁽²⁾	0,25 (0,44)	0,37(0,67)	0,43(0,78)	0,47(0,84)	0,49(0,89)
	SEPES ⁽³⁾	0,27 (0,49)	0,41(0,74)	0,47(0,85)	0,51(0,92)	0,54(0,98)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₁ 2	0,13 (0,24)	0,19(0,34)	0,22(0,40)	0,24(0,43)	0,26(0,47)
	SM ⁽⁵⁾	0,23 (0,42)	0,35(0,63)	0,40(0,72)	0,43(0,78)	0,46(0,83)

CT = caráter;

- (1) Seleção intrapopulacional com progenies de meios-irmãos (Figura 1);
 (2) Seleção intrapopulacional com progenies de irmãos germanos (Figura 2);
 (3) Seleção intrapopulacional com progenies de endogâmicos S_1 (Figura 4);
 (4) Seleção intrapopulacional com progenies de endogâmicos S_2 (Figura 4);
 (5) Seleção massal (Figura 5);

* = dados fora do parênteses em % em relação a média da população original;

+ = dados entre parênteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Tabela 35 - Alteração na depressão pela endogamia por ciclo de seleção em uma população com frequência gênica ($\bar{p}$) = 0,7, considerando-se alguns níveis de endogamia das linhagens (F_Y) e alguns esquemas de melhoramento nos caracteres peso de grãos (PG), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE).

CT	ESQUEMA	F_Y				
		0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
PG	SEPMI ⁽¹⁾	-1,00* (-69) ⁺	-1,50(-103)	-1,75(-121)	-1,87(-129)	-2,00(-138)
	SEPIG ⁽²⁾	-1,72 (-119)	-2,58(-178)	-3,01(-208)	-3,22(-222)	-3,43(-237)
	SEPES ⁽³⁾	-5,00 (-345)	-7,49(-517)	-8,74(-603)	-9,37(-646)	-9,99(-689)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₁	-6,52 (-450)	-9,77(-674)	-11,40(-987)	-12,22(-843)	-13,03(-899)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₂					
AP	SEPMI ⁽¹⁾	-0,42(-0,77)	-0,64(-1,18)	-0,74(-1,36)	-0,79(-1,45)	-0,85(-1,5)
	SEPIG ⁽²⁾	-0,61(-1,12)	-0,91(-1,67)	-1,06(-1,95)	-0,73(-1,34)	-0,78(-1,4)
	SEPES ⁽³⁾	-1,27(-2,34)	-1,90(-3,50)	-2,22(-4,08)	-2,38(-4,38)	-2,54(-4,6)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₁	-2,07(-3,81)	-3,11(-5,72)	-3,63(-6,68)	-3,89(-7,16)	-4,15(-7,6)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₂					
AE	SM ⁽⁵⁾	-0,46(-0,89)	-0,70(-1,29)	-0,81(-1,49)	-0,87(-1,60)	-0,93(-1,7)
	SEPMI ⁽¹⁾	-0,58(-0,65)	-0,87(-0,97)	-1,01(-1,13)	-1,08(-1,21)	-1,16(-1,3)
	SEPIG ⁽²⁾	-0,90(-1,01)	-1,35(-1,51)	-1,57(-1,76)	-1,68(-1,88)	-1,80(-2,0)
	SEPES ⁽³⁾	-2,16(-2,40)	-3,24(-3,63)	-3,78(-4,23)	-4,05(-4,54)	-4,32(-4,8)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₁	-3,37(-3,77)	-5,06(-5,67)	-5,90(-6,61)	-6,32(-7,08)	-6,75(-7,5)
	SEPES ⁽⁴⁾ ₂					
	SM ⁽⁵⁾	-0,77(-0,86)	-1,16(-1,32)	-1,35(-1,50)	-1,44(-1,61)	-1,54(-1,7)

CT = caráter;

- (1) Seleção intrapopulacional com progênies de meios-irmãos (Figura 1);
 (2) Seleção intrapopulacional com progênies de irmãos germanos (Figura 2);
 (3) Seleção intrapopulacional com progênies de endogâmicos S_1 (Figura 4);
 (4) Seleção intrapopulacional com progênies de endogâmicos S_2 (Figura 4);
 (5) Seleção massal (Figura 5);

* Dados fora do parênteses em % em relação a média da população original;

+ Dados entre parênteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para os caracteres AP e AE.

Tabela 36 - Alteração na depressão pela endogamia por ciclo para os caracteres produção de grãos(PG) e altura de espiga (AE), para alguns níveis de endogamia das linhagens originadas das populações 1 (P_1) e 2 (P_2), consideradas contrastantes ($\bar{p}=0,6$ e $\bar{r}=0,4$), através de alguns esquemas de seleção interpopulacional.

POP. CT	ESQ.	F_Y				
		0,5	0,75	0,875	0,9375	1,0
P_1	PG E1	-0,82* (-0,97) ⁺	-1,23(-1,46)	-1,43(-1,70)	-1,53(-1,82)	-1,64(-1,95)
	E2	-0,41 (-0,49)	-0,61(-0,73)	-0,72(-0,85)	-0,77(-0,91)	-0,82(-0,98)
	E3	-0,69 (-0,82)	-1,04(-1,49)	-1,21(-1,44)	-1,30(-1,54)	-1,39(-1,65)
	AE E1	-0,37 (-0,41)	-0,55(-0,62)	-0,64(-0,72)	-0,68(-0,77)	-0,73(-0,83)
	E2	-0,19 (-0,21)	-0,28(-0,31)	-0,32(-0,36)	-0,34(-0,39)	-0,37(-0,41)
	E3	-0,31 (-0,35)	-0,47(-0,53)	-0,54(-0,61)	-0,58(-0,65)	-0,62(-0,70)
P_2	PG E1	0,68 (0,74)	1,02(1,12)	1,18(1,30)	1,27(1,40)	1,35(1,45)
	E2	0,34 (0,37)	0,51(0,56)	0,59(0,65)	0,64(0,70)	0,68(0,73)
	E3	0,58 (0,63)	0,86(0,95)	1,00(1,10)	1,08(1,19)	1,14(1,26)
P_2	AE E1	0,40 (0,39)	0,60(0,59)	0,70(0,69)	0,75(0,74)	0,80(0,79)
	E2	0,20 (0,20)	0,30(0,30)	0,35(0,35)	0,38(0,37)	0,40(0,40)
	E3	0,34 (0,33)	0,51(0,50)	0,59(0,58)	0,64(0,63)	0,68(0,67)

POP. = Populações;

CT = Caráter;

ESQ. = Esquema:

E1 = Seleção recorrente recíproca proposta por COMSTOCK *et alii* (1949) (Figura 8);

E2 = Seleção recorrente recíproca proposta por PATERNIANI & VENCOVSKY (1978) (Figura 6);

E3 = Seleção recorrente recíproca proposta por HALLAUER & EBERHART (1970) (Figura 7);

* Dados fora do parênteses em % em relação a média da população original;

+ Dados entre parênteses em (kg/ha) para o caráter PG e em (cm/pl) para o caráter AE.

Tabela 37 - Esquema da análise de variância geral de um delineamento em faixas, onde são testados g genótipos originados de 3 tipos diferentes de progênies com r repetições.

F. V.	G. L.	QM	EC(QM)
Blocos	$r-1$	-	
Genótipos (G)	$g-1$	Q_1	$\sigma_c^2 + 2\sigma_a^2 + 2r\sigma_g^2$
Erro (a)	$(r-1)(g-1)$	Q_2	$\sigma_c^2 + 2\sigma_a^2$
Tipo de progênie (T)	1	Q_3	$\sigma_c^2 + g\sigma_b^2 + 2r\sigma_{gt}^2 + gr \sum_i t_i^2$
Erro (b)	$2(r-1)$	Q_4	$\sigma_c^2 + g\sigma_b^2$
GxT	$2(g-1)$	Q_5	$\sigma_c^2 + 2r\sigma_{gt}^2$
Erro (c)	$2(g-1)(r-1)$	Q_6	σ_c^2

r = número de repetições;

g = número total de genótipos, sendo $g = 4p$, onde p é o número de progênies de cada tipo, considerados os mesmos, ou seja, p progênies de meios-irmãos, p de irmãos germanos e $2p$ de suas respectivas progênies S_1, s ;

σ_c^2 = variância do erro(c);

σ_{gt}^2 = variância da interação dos genótipos com os tipos de progênies;

σ_b^2 = variância do erro(b);

σ_a^2 = variância do erro(a);

σ_g^2 = variância das progênies.

Tabela 38 - Esquema da análise de variância para cada tipo de progênie (meios-irmãos, irmãos germanos ou progênies S_1).

F. V.	G. L.	QM	EC(QM)
Blocos	$r-1$	-	
Progênies	$p-1$	Q_1	$\sigma_{d/n}^2 + \sigma_e^2 + r\sigma_p^2$
Erro	$(p-1)(r-1)$	Q_2	$\sigma_{d/n}^2 + \sigma_e^2$
Dentro	$pr(n-1)$	Q_3	σ_d^2

p = número de progênies de cada tipo;

n = número de plantas tomadas dentro das parcelas;

σ_d^2 = variância dentro das parcelas;

σ_e^2 = variância ambiental entre repetições;

σ_p^2 = variância fenotípica entre progênies.

Obs.: As 2p progênies endogâmicas S_1 's podem ser analisadas juntas.

Tabela 39 - Esquema de análise de covariância entre progênies de meios-irmãos, irmãos germanos, e suas respectivas progênies S_1 .

F. V.	G. L.	PM	ECPM
Blocos	$r-1$	-	
Progênies	$2p-1$	P_1	$Cov_{d/n} + Cov_e + rCov_p$
Erro	$(r-1)(2p-1)$	P_2	$Cov_{d/n} + Cov_e$
Dentro	$2pr(n-1)$	P_3	Cov_d

Cov_d = covariância entre plantas dentro de diferentes parcelas;

Cov_e = covariância ambiental entre progênies;

Cov_p = covariância entre progênies (entre progênies de meios-irmãos, irmãos germanos, e suas respectivas progênies S_1 's);

Obs.: O grau de liberdade para progênies é $2p-1$, porque tem-se p progênies de meios-irmãos com suas p respectivas progênies S_1 's e p progênies de irmãos germanos com suas p respectivas progênies S_1 's e portanto, $2p$ progênies S_0 com suas respectivas $2p$ progênies S_1 's.

A P Ê N D I C E S

A P Ê N D I C E A

A.1. Obtenção de Expressões para se Estimar o Progresso Genético Esperado em Linhagens via Seleção Intrapopulacional

A.1.1. Seleção entre progênies

Conforme foi mencionado no item 3.1.1.1., a expressão geral que permite estimar o progresso esperado em linhagens, para um caráter qualquer, quando a seleção é feita na população de onde estas se originaram é:

$$G_s = k \frac{\text{Cov}_g(x, y_{sn})}{\sigma_F}$$

A expressão $\text{Cov}_g(x, y_{sn})$ envolve diferentes componentes da variação genética ponderados por diferentes coeficientes que foram definidos no item 3.1.1. O propósito então é obter estes coeficientes em função do nível de endogamia (F_p) da população original onde se está praticando seleção e do nível de endogamia (F_y) das linhagens originadas da população selecionada por algum esquema de seleção. Tais coeficientes foram obtidos considerando-se alguns esquemas de seleção intrapopulacional mostrados a seguir.

A.1.1.1. Seleção entre progênies de meios irmãos (SEPMI)

A Figura 1 mostra a genealogia deste esquema de seleção. A seleção é feita nos dois sexos (plantas x_1 e x_2) que são as unidades de seleção, as plantas (Z_1 e Z_2) são unidades de recombinação, a planta (y) pertence à população selecionada e recombinada e as plantas y_{sn} pertencem à população de linhagens com endogamia F_y originadas das plantas (y) por n autofecundações. As plantas $P_1(A_i A_j)$ e $P_2(A_k A_l)$ são originadas da população original com endogamia F_p . Estas atribuições são válidas para todos os esquemas de seleção intrapopulacional mostrados daqui em diante.

Figura 1 - Genealogia da seleção e recombinação com progênies de meios irmãos.

Quando a seleção é feita nos dois sexos, tem-se:

$$\text{Cov}_g(x_1 + x_2, y_{sn}) = \text{Cov}_g(x_1, y_{sn}) + \text{Cov}_g(x_2, y_{sn})$$

Considerando-se $x_1 = x_2 = x$, tem-se:

$$\text{Cov}(x_1, x_2, y_{sn}) = \text{Cov}(x, y_{sn}) + \text{Cov}(x, y_{sn}) = 2\text{Cov}(x, y_{sn})$$

Desta forma, os coeficientes (r_{xy} , μ_{xy} , s_{xy} , s_{yx} , t_{xy} e v_{xy}) serão calculados para seleção em apenas um sexo, multiplicando-se a seguir por dois, para se obter para 2 sexos. Também será eliminado o índice S_n de y_{sn} para facilidade de manipulação. Portanto, nas expressões a seguir, x se refere a x_1 ou x_2 e y se refere a y_{sn} , ou seja, a uma planta com endogamia F_y . Tem-se então:

a) r_{xy}

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4} \right) \left[\begin{aligned} & p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p + \\ & + p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) + p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p \end{aligned} \right]$$

onde:

$p(x_i \equiv y_i \equiv A_i)$ É a probabilidade de x e y receberem simultaneamente cópias do gene A_i ;

$p(x_j \equiv y_j \equiv A_j)$ É a probabilidade de x e y receberem simultaneamente cópias do gene A_j ;

$p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j)$ É a probabilidade de x receber uma cópia do gene A_i e y do gene A_j com probabilidade F_p de $A_i \equiv A_j$, ou seja, $F_p = p(A_i \equiv A_j)$;

$p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i)$ É a probabilidade de x receber uma cópia do gene A_j e y do gene A_i com probabilidade Fp de $A_i \equiv A_j$, ou seja, $Fp = p(A_i \equiv A_j)$.

Desenvolvendo cada termo tem-se:

$$p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) = p(x_i \equiv A_i) \cdot p(y_i \equiv A_i),$$

observando-se a genealogia da Figura 1 vem,

$$p(x_i \equiv A_i) = \frac{1}{2}$$

e

$$p(y_i \equiv A_i) = \frac{1}{4},$$

portanto,

$$p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{4} = \frac{1}{8},$$

analogamente tem-se,

$$p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{4} = \frac{1}{8},$$

$$p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{4} \cdot Fp = \left(\frac{1}{8}\right) Fp$$

e,

$$p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{4} \cdot Fp = \left(\frac{1}{8}\right) Fp$$

portanto,

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4}\right) \left[\frac{1}{8} + \frac{1}{8} + \left(\frac{1}{8}\right) Fp + \left(\frac{1}{8}\right) Fp \right]$$

finalmente,

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{16}\right) (1 + Fp).$$

b) μ_{xy}

Pela genealogia da Figura 1 observa-se que a probabilidade de x e y terem genótipos heterozigóticos idênticos é zero, portanto, $\mu_{xy} = 0$.

c) s_{xy}

$$\begin{aligned} s_{xy} &= \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j) \right] \end{aligned}$$

Pela genealogia da Figura 1 observa-se que a probabilidade de x ser endógama, ou seja, $p(x \equiv A_i A_i)$ é zero pois o pólen vem da população, portanto, $s_{xy} = 0$.

d) s_{yx}

$$\begin{aligned} s_{yx} &= \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(y_i \equiv y_j \equiv x_i \equiv A_i) + p(y_i \equiv y_j \equiv x_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) + p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) \right] \end{aligned}$$

pela genealogia da Figura 1 e com probabilidade F_p tem-se:

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = \frac{1}{2}$$

e,

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{2} \right) \cdot \left(\frac{1}{2} \right) \cdot F_y \cdot F_p$$

e, com probabilidade $1-F_p$ tem-se:

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = \frac{1}{2}$$

e

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{2}\right) \cdot \left(\frac{1}{2}\right) \cdot \left(\frac{1}{2}\right) \cdot F_y (1-F_p)$$

Considerando-se as duas probabilidades, ou seja, uma para F_p e outra para $1-F_p$, tem-se para F_p :

$$p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) = p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) = \left(\frac{1}{8}\right) F_y \cdot F_p,$$

e para $(1-F_p)$:

$$p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) = p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) = \frac{1}{16} F_y (1-F_p)$$

somando-se as duas probabilidades tem-se:

$$\begin{aligned} p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) &= p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) = \\ &= \left(\frac{1}{8}\right) F_y F_p + \left(\frac{1}{16}\right) F_y (1-F_p) = \left(\frac{1}{16}\right) F_y (1+F_p) \end{aligned}$$

Portanto:

$$s_{yx} = \left(\frac{1}{2}\right) \left[\left(\frac{1}{16}\right) F_y (1+F_p) + \left(\frac{1}{16}\right) F_y (1+F_p) \right],$$

$$s_{yx} = \left(\frac{1}{16}\right) F_y (1+F_p)$$

e) t_{xy}

$$t_{yx} = \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv y_j \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv x_j \equiv A_j) \right] =$$

$$= \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i A_i) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j A_j) \right]$$

Conforme já mencionado, pela genealogia da Figura 1, a probabilidade de x ser endogâmico é zero, portanto, $t_{xy} = 0$.

f) v_{xy}

$$v_{yx} = p(x_i \equiv x_j \neq y_i \equiv y_j) = \left[p(x_i \equiv x_j \equiv A_i); p(y_i \equiv x_j \equiv A_j) \right] =$$

$$= \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_j A_j) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_i A_i) \right]$$

Pela mesma razão anterior,

$$p(x \equiv A_i A_i) = p(x \equiv A_j A_j) = 0,$$

portanto, $v_{xy} = 0$.

A covariância genética entre x e y é então:

$$\text{Cov}_g(x, y) = 2r_{xy} \sigma_A^2 + \mu_{xy} \sigma_D^2 + 2(s_{xy} + s_{yx}) D_1 +$$

$$+ t_{xy} D_2 + (t_{xy} + v_{xy} - F_x F_y) \tilde{H} =$$

$$= 2 \cdot \left(\frac{1}{16} \right) F_y (1 + F_p) \sigma_A^2 + 2 \cdot \left(\frac{1}{16} \right) F_y (1 + F_p) - F_x F_y \tilde{H}$$

mas,

$$F_x = p(x \equiv A_i A_i) = p(x \equiv A_j A_j) = 0$$

pois, pela genealogia da Figura 1, x não pode ser endogâmico, porque o pólen vem ao acaso da população, portanto,

$$\text{Cov}_g(x, y) = \left(\frac{1}{8} \right) (1 + F_p) (\sigma_A^2 + F_y D_1)$$

portanto,

$$\text{Cov}(x_1, y_{sn}) = \text{Cov}(x_2, y_{sn}) = \left(\frac{1}{8} \right) (1 + F_p) (\sigma_A^2 + F_y D_1)$$

e,

$$\text{Cov}(x_1, x_2, y_{sn}) = \left(\frac{1}{4} \right) (1 + F_p) (\sigma_A^2 + F_y D_1),$$

consequentemente, o progresso esperado em linhagens com endogamia F_y através da seleção na população original que deu origem à população melhorada de onde estas linhagens se originaram por autofecundações, utilizando-se seleção entre progênies de meios irmãos nos dois sexos, é:

$$G_s = k \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1 + F_p) (\sigma_A^2 + F_y D_1)}{\sigma_F} \right],$$

onde:

σ_F é o desvio padrão fenotípico entre progênies de meios irmãos.

A.1.1.2. Seleção entre progênies de irmãos germanos (SEPIG)

A Figura 2 mostra a genealogia deste esquema de seleção.

Figura 2 - Genealogia da seleção e recombinação com progênies de irmãos germanos.

Baseando-se na genealogia da Figura 2 e seguindo-se a mesma sequência anterior tem-se:

a) r_{xy}

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4} \right) \left[\begin{aligned} & p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p + \\ & + p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) + p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p + \\ & + p(x_k \equiv y_k \equiv A_k) + p(x_k \equiv A_k \equiv y_l \equiv A_l) F_p + \\ & + p(x_l \equiv y_l \equiv A_l) + p(x_l \equiv A_l \equiv y_k \equiv A_k) F_p \end{aligned} \right]$$

Considerando-se a genealogia da Figura 2 e seguindo-se o mesmo raciocínio mencionado no item 4.1.1., tem-se,

$$p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) = p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) = p(x_k \equiv y_k \equiv A_k) = \\ = p(x_l \equiv y_l \equiv A_l) = \frac{1}{8}$$

e

$$p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j)Fp = p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i)Fp = \\ = p(x_k \equiv A_k \equiv y_l \equiv A_l)Fp = p(x_l \equiv A_l \equiv y_k \equiv A_k)Fp = \frac{1}{8} Fp$$

portanto,

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4} \right) \left[\left(\frac{1}{8} \right) \cdot 4 + \left(\frac{1}{8} \right) Fp \cdot 4 \right] = \frac{1}{8} + \left(\frac{1}{8} \right) Fp$$

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{8} \right) (1+Fp)$$

b) μ_{xy}

Também neste caso, observando-se a genealogia da Figura 2, verifica-se que a probabilidade de x e y terem genótipos heterozigóticos idênticos é zero, portanto, $\mu_{xy}=0$.

c) s_{xy}

$$s_{xy} = \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_j \equiv A_j) + \right. \\ \left. + p(x_k \equiv x_l \equiv y_k \equiv A_k) + p(x_k \equiv x_l \equiv y_l \equiv A_l) \right]$$

Mas na genealogia da Figura 2, P_1 e P_2 são duas plantas tomadas aleatoriamente na população e, mesmo que esta população tenha um nível de endogamia F_p , a planta x_1 não será endógama, portanto, $s_{xy} = 0$.

d) s_{yx}

$$s_{yx} = \left(\frac{1}{2} \right) \left[\begin{aligned} & p(y_i \equiv y_j \equiv x_i \equiv A_i) + p(y_i \equiv y_j \equiv x_j \equiv A_j) + \\ & + p(y_k \equiv y_l \equiv x_k \equiv A_k) + p(y_k \equiv y_l \equiv x_l \equiv A_l) \end{aligned} \right]$$

$$= \left(\frac{1}{2} \right) \left[\begin{aligned} & p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) + p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) + \\ & + p(y \equiv A_k A_k) \cdot p(x \equiv A_k) + p(y \equiv A_l A_l) \cdot p(x \equiv A_l) \end{aligned} \right]$$

Seguindo-se o mesmo raciocínio do item 4.1.1. e observando-se a genealogia da Figura 2, tem-se:

Com probabilidade F_p ,

$$p(x = A_i) = p(x \equiv A_j) = p(x \equiv A_k) = p(x \equiv A_l) = \frac{1}{2}$$

e

$$p(y = A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = p(y \equiv A_k A_k) = p(y \equiv A_l A_l) = \left(\frac{1}{4} \right) F_y F_p$$

Com probabilidade $1-F_p$ tem-se,

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = p(x \equiv A_k) = p(x \equiv A_l) = \frac{1}{2}$$

e

$$s_{yx} = \left(\frac{1}{2} \right) \left[\left(\frac{1}{16} \right) F_y (1+Fp) \cdot 4 \right] = \left(\frac{1}{8} \right) F_y (1+Fp)$$

portanto, $s_{yx} = \left(\frac{1}{8} \right) F_y (1+Fp)$.

e) t_{xy}

$$t_{xy} = \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv y_j \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv y_j \equiv A_j) + \right. \\ \left. + p(x_k \equiv x_l \equiv y_k \equiv y_l \equiv A_k) + p(x_k \equiv x_l \equiv y_k \equiv y_l \equiv A_l) \right]$$

Conforme já foi comentado, a planta x não pode ser endogâmica, portanto, $t_{xy} = 0$.

f) v_{xy}

$$v_{xy} = \begin{bmatrix} p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_j A_j) + \\ \dots \dots \dots \dots \\ + p(x \equiv A_k A_k) \cdot p(y \equiv A_l A_l) \end{bmatrix} = 0 ,$$

pela mesma razão já comentada.

A covariância genética entre x e y então é:

$$\text{Cov}_g(x, y) = 2 \cdot \left(\frac{1}{8} \right) (1+Fp) \sigma_A^2 + 2 \cdot \left(\frac{1}{8} \right) F_y (1+Fp) D_1 - F_x F_y \tilde{H},$$

como $F_x = 0$, tem-se,

$$\text{Cov}_g(x, y) = \frac{1}{4} (1+Fp) (\sigma_A^2 + F_y D_1),$$

portanto,

$$\text{Cov}_g(x_1, y_{sn}) = \text{Cov}_g(x_2, y_{sn}) = \left[\frac{1}{4} \right] (1+Fp) (\sigma_A^2 + F_y D_1),$$

e,

$$\text{Cov}_g(x_1 + x_2, y_{sn}) = \left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp) (\sigma_A^2 + F_y D_1),$$

utilizando-se seleção com progênes de Irmãos Germanos, o progresso nas linhagens endogâmicas, então é:

$$G_s = k \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp) (\sigma_A^2 + F_y D_1)}{\sigma_F} \right],$$

nos dois sexos, onde:

σ_F é o desvio padrão fenotípico entre progênes de irmãos germanos.

A.1.1.3. Seleção entre progênies de Meios Ir-
mãos e recombinação com progênies
endogâmicas S_1 - plantas prolíficas
- (SEMMIRS₁)

A Figura 3 mostra a genealogia deste esquema
de seleção.

Figura 3 - Genealogia da seleção com progênies de meios ir-
mãos e recombinação com progênies S_1 .

Comparando-se a genealogia da Figura 3 com a da Figura 1, observa-se que a diferença é que na Figura 1, as plantas Z_1 e Z_2 (unidade de recombinação) não polinizadas com pólen da população e na Figura 3 estas plantas são polinizadas com pólen da próprias plantas parentais e, portanto, recebem todos os seus genes. Consequentemente, o progresso esperado por ciclo de seleção neste esquema é o dobro daquele do item A.1.1.1. Observe que a probabilidade

de P_1 e Z_1 possuírem um alelo idêntico por descendência é 1, ou seja,

$$p(P_1 \equiv Z_1 \equiv A_i) = (P_1 \equiv Z_1 \equiv A_i) = 1,$$

o mesmo é válido para P_2 e Z_2 , obviamente.

Portanto, neste esquema de seleção o progresso esperado nas linhagens por ciclo de seleção nas populações é o dobro daquele do item 4.1.1., ou seja,

$$G_s = k \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) (1+Fp) (\sigma_A^2 + F D_y)}{\sigma_F} \right],$$

onde:

σ_F É o desvio padrão fenotípico entre progênies de Meios Irmãos.

Observe que o numerador desta expressão, é igual ao daquela anterior, entretanto, os desvios padrões fenotípicos são diferentes e, por esperança, o desvio padrão fenotípico entre progênies de irmãos germanos é maior que entre progênies de meios irmãos (SOUZA JÚNIOR, 1983; JONES *et alii*, 1971). Portanto, o progresso esperado por ciclo de seleção seguindo-se a genealogia da Figura 3 deverá ser superior ao da Figura 2 e o dobro da Figura 1.

A.1.1.4. Seleção entre progênies endogâmicas

S_1 e S_2 . (SEPES₁) (SEPES₂)

A Figura 4 mostra a genealogia deste esquema de seleção.

Figura 4 - Genealogia da seleção e recombinação com progênies endogâmicas.

a) r_{xy}

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4} \right) \left[\begin{aligned} & p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p + \\ & + p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) + p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p \end{aligned} \right]$$

Observando-se a genealogia da figura 4 tem-se:

$$p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) = p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) = \frac{1}{2}$$

e

$$p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p = p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p = \left(\frac{1}{2}\right) F_p,$$

portanto,

$$\begin{aligned} r_{xy} &= \left(\frac{1}{4}\right) \left[\left(\frac{1}{2}\right) + \left(\frac{1}{2}\right) F_p + \left(\frac{1}{2}\right) + \left(\frac{1}{2}\right) F_p \right] = \\ &= \left(\frac{1}{4}\right) (1 + F_p) \end{aligned}$$

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4}\right) (1 + F_p)$$

b) μ_{xy}

Pela genealogia da Figura 4 observa-se que a probabilidade de x_i e y_{sn} terem genótipos iguais e heterozigóticos simultaneamente é zero, portanto, $\mu_{xy} = 0$.

c) s_{xy}

$$\begin{aligned} s_{xy} &= \left(\frac{1}{2}\right) \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left(\frac{1}{2}\right) \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j) \right] \end{aligned}$$

Pela genealogia da Figura 4 tem-se:

com probabilidade Fp :

$$p(y \equiv A_i) = p(y \equiv A_j) = \frac{1}{2}$$

$$p(x \equiv A_i A_i) = p(x \equiv A_j A_j) = Fp,$$

com probabilidade $(1-Fp)$:

$$p(y \equiv A_i) = p(y \equiv A_j) = \frac{1}{2}$$

$$\begin{aligned} p(x \equiv A_i A_i) = p(x \equiv A_j A_j) &= \left[\frac{1}{2} \right] \frac{F_x - Fp}{(1-Fp)} (1-Fp) = \\ &= \left[\frac{1}{2} \right] (F_x - Fp) \end{aligned}$$

Considerando-se as duas probabilidades tem-se:

para Fp :

$$p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i) = p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j) = \left[\frac{1}{2} \right] Fp$$

e para $(1-Fp)$:

$$p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i) = p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j) = \left[\frac{1}{4} \right] (F_x + Fp)$$

Somando-se as duas probabilidades, tem-se:

$$\begin{aligned} p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i) &= p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j) = \\ &= \left[\frac{1}{2} \right] Fp + \left[\frac{1}{4} \right] (F_x + Fp) \end{aligned}$$

então,

$$\begin{aligned} s_{xy} &= \left[\frac{1}{2} \right] \left[\left[\frac{1}{4} \right] (F_x + Fp) + \frac{1}{4} (F_x + Fp) \right] \\ s_{xy} &= \left[\frac{1}{4} \right] (F_x + Fp) \end{aligned}$$

d) s_{yx}

$$\begin{aligned} s_{yx} &= \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(y_i \equiv y_j \equiv x_i \equiv A_i) + p(y_i \equiv y_j \equiv x_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) + p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) \right] \end{aligned}$$

Novamente, observando-se a genealogia da Figura 4, tem-se:

Com probabilidade F_p :

$$\begin{aligned} p(x \equiv A_i) &= p(x \equiv A_j) = 1 \\ p(y \equiv A_i A_i) &= p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{2} \right) F_y F_p \end{aligned}$$

Com probabilidade $(1-F_p)$:

$$\begin{aligned} p(x \equiv A_i) &= p(x \equiv A_j) = 1 \\ p(y \equiv A_i A_i) &= p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{4} \right) F_y (1-F_p) \end{aligned}$$

Somando-se as duas probabilidades tem-se:

$$\begin{aligned} p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) &= p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) = \\ &= \left(\frac{1}{2} \right) F_y F_p + \left(\frac{1}{4} \right) F_y (1-F_p) \end{aligned}$$

então,

$$\begin{aligned} p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) &= p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) = \\ &= \left(\frac{1}{4} \right) F_y (1-F_p) \end{aligned}$$

e

$$s_{yx} = \left(\frac{1}{2} \right) \left[\left(\frac{1}{4} \right) F_y (1+Fp) + \left(\frac{1}{4} \right) F_y (1+Fp) \right] = \left(\frac{1}{4} \right) F_y (1+Fp)$$

$$s_{yx} = \left(\frac{1}{4} \right) F_y (1+Fp).$$

e) t_{xy}

$$\begin{aligned} t_{xy} &= \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv y_j \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv y_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left[p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i A_i) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j A_j) \right] \end{aligned}$$

Com probabilidade Fp tem-se:

$$p(x \equiv A_i A_i) = Fp$$

$$p(y \equiv A_i A_i) = \left(\frac{1}{2} \right) F_y$$

Com probabilidade $(1-Fp)$ tem-se:

$$\begin{aligned} p(x \equiv A_i A_i) &= p(x \equiv A_j A_j) = \frac{F_x - Fp}{2(1-Fp)} (1-Fp) = \\ &= \left(\frac{1}{2} \right) (F_x - Fp) \end{aligned}$$

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{4} \right) F_y$$

Somando-se as duas probabilidades tem-se:

$$p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i A_i) = \left(\frac{1}{2}\right) F_y F_p + \left(\frac{1}{4}\right) F_y \left(\frac{1}{2}\right) (F_x - F_p)$$

$$p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{4}\right) F_y \cdot \left(\frac{1}{2}\right) (F_x - F_p)$$

Note-se que para F_p , x_i e y_{sn} só podem ter o genótipo $A_i A_i$ e para $1-F_p$ podem ter tanto $A_i A_i$ como $A_j A_j$ (Figura 4). Então:

$$t_{xy} = \left(\frac{1}{2}\right) F_y F_p + \left(\frac{1}{8}\right) F_y (F_x + F_p),$$

$$t_{xy} = \left(\frac{1}{4}\right) F_y (F_x + F_p)$$

f) v_{xy}

$$\begin{aligned} v_{xy} &= \left[p(x_i \equiv x_j \neq y_i \equiv y_j) \right] = \\ &= \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_j A_j) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_i A_i) \right] \end{aligned}$$

Observando-se a Figura 4 tem-se:

Com probabilidade F_p :

se x_i tem o genótipo $A_i A_i$ então y_{sn} não terá o genótipo $A_j A_j$, ou seja, $p(y \equiv A_j A_j) = 0$, por outro lado, se x_i tem o genótipo $A_j A_j$, $p(y \equiv A_i A_i) = 0$, portanto, com probabilidade F_p :

$$p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_j A_j) = p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i A_i) = 0$$

Com probabilidade $1-Fp$ tem-se:

$$p(x \equiv A_i A_i) = \frac{F_x - Fp}{2(1-Fp)} (1-Fp) = \left(\frac{1}{2}\right) (F_x - Fp) = p(x \equiv A_j A_j)$$

$$p(y \equiv A_i A_i) = \left(\frac{1}{4}\right) F_y = p(y \equiv A_j A_j)$$

portanto,

$$p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i A_i) = \left(\frac{1}{4}\right) F_y \cdot \left(\frac{1}{2}\right) (F_x - Fp) = \left(\frac{1}{8}\right) F_y (F_x - Fp)$$

e

$$v_{xy} = \left(\frac{1}{4}\right) F_y (F_x - Fp)$$

A covariância genética entre x e y então é:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) &= \left(\frac{1}{2}\right) (1+Fp) \sigma_A^2 + \left(\frac{1}{2}\right) [F_x + F_y + Fp(1+F_y)] D_1 + \\ &+ \left(\frac{1}{4}\right) F_y (F_x + Fp) D_2 + \\ &+ \left[\left(\frac{1}{4}\right) F_y (F_x + Fp) + \left(\frac{1}{4}\right) F_y (F_x - Fp) - \left(\frac{1}{2}\right) F_x F_y \right] \check{H} \end{aligned}$$

Note-se que o último termo da expressão que multiplica $\check{H}$ é $\frac{1}{2} F_x F_y$ e na expressão original, conforme foi mostrado no item 3.1.1.1., e também no item A.1.1, este termo é $F_x F_y$. Ocorre que neste caso devem ser considerados apenas os alelos i e j que são originados da planta x_1 . Assim,

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left[\frac{1}{4} \right] F_y + \left[\frac{1}{4} \right] F_y = \left[\frac{1}{2} \right] F_y.$$

Se não se multiplicasse $F_x F_y$ por $\frac{1}{2}$ estaria-se considerando-se também as probabilidades $p(y \equiv A_k A_k)$ e $p(y \equiv A_l A_l)$ cujos alelos não têm identidade com a planta x_1 .

A expressão que multiplica $\check{H}$ é:

$$\left[\frac{1}{4} \right] F_y F_x + \left[\frac{1}{4} \right] F_y F_p + \left[\frac{1}{4} \right] F_y F_x - \left[\frac{1}{4} \right] F_y F_p - \left[\frac{1}{2} \right] F_x F_y = 0$$

O parâmetro $\check{H}$ desaparece então da expressão geral da covariância genética entre x e y . Conforme foi visto no item 3.1.1., $\check{H} = \sigma_D^2 = 4p^2 q^2 d^2$ para um loco com dois alelos, portanto, considerando-se que a σ_D^2 não contribui para as expressões do progresso com seleção, $\check{H}$ também não deve contribuir, já que tem o mesmo valor de σ_D^2 nas condições especificadas.

A expressão para a covariância genética entre x e y é então:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) &= \left[\frac{1}{2} \right] (1+F_p) \sigma_A^2 + \left[\frac{1}{2} \right] [F_x + F_y + F_p(1+F_y)] D_1 + \\ &+ \left[\frac{1}{4} \right] F_y (F_x + F_p) D_2 \end{aligned}$$

portanto,

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x_1, y_{sn}) &= \text{Cov}_g(x_2, y_{sn}) = \left[\frac{1}{2} \right] (1+F_p) \sigma_A^2 + \\ &+ \left[\frac{1}{2} \right] [F_x + F_y + F_p(1+F_y)] D_1 + \left[\frac{1}{4} \right] F_y (F_x + F_p) D_2 \end{aligned}$$

logo,

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x_1 + x_2, y_{sn}) &= (1+Fp)\sigma_A^2 + \left[F_x + F_y + Fp(1+F_y) \right] D_1 + \\ &+ \left[\frac{1}{2} \right] F_y (F_x + Fp) D_2 \end{aligned}$$

a expressão para o progresso esperado por ciclo nas linhagens é:

$$G_s = k \left\{ \frac{(1+Fp)\sigma_A^2 + \left[F_x + F_y + Fp(1+F_y) \right] D_1 + \left[\frac{1}{2} \right] F_y (F_x + Fp) D_2}{\sigma_F} \right\}$$

nos dois sexos, onde:

σ_F É o desvio padrão fenotípico da unidade de seleção que são progênies endogâmicas.

Se a seleção for feita em progênies endogâmicas S_1 , tem-se $Fp = 0$ e $F_x = \left[\frac{1}{2} \right]$; se for feita em progênies S_2 , $Fp = \left[\frac{1}{2} \right]$ e $F_x = \left[\frac{3}{4} \right]$. Portanto, F_x e Fp são interrelacionados, ou seja, pode-se colocar F_x como função de Fp . Assim,

$$F_x = \left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp)$$

e a expressão para o progresso torna-se:

$$G_s = k \left\{ \frac{(1+Fp)\sigma_A^2 + \left[\left[\frac{1}{2} \right] + \left[\frac{3}{2} \right] Fp + F_y (1+Fp) \right] D_1 + \left[\frac{1}{2} \right] F_y \left[\left[\frac{1}{2} \right] + \left[\frac{3}{2} \right] Fp \right] D_2}{\sigma_F} \right\}$$

A.1.2. Seleção massal (SM)

Um procedimento normal nos diversos esquemas de seleção com progênies é a seleção massal dentro das progênies na ocasião da recombinação. A seleção massal em suas diversas modalidades tem sido usada com algum sucesso no melhoramento de milho, principalmente para caracteres de alta herdabilidade (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987). Considerando-se estes aspectos, foi obtida também uma expressão para estimar o progresso esperado nas linhagens quando se faz seleção massal na população de onde estas se originaram.

A Figura 5 mostra a genealogia deste esquema de seleção.

Figura 5 - Genealogia da seleção massal nos dois sexos.

Na genealogia da Figura 5 observa-se que as unidades de seleção estão na própria população original, portanto, $F_x = F_p$.

Considerando então esta genealogia tem-se:

a) r_{xy}

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4} \right) \left[p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p + \right. \\ \left. + p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) + p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p \right]$$

logo,

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4} \right) \left[\left(\frac{1}{2} \right) + \left(\frac{1}{2} \right) F_p + \frac{1}{2} + \left(\frac{1}{2} \right) F_p \right]$$

$$r_{xy} = \left(\frac{1}{4} \right) (1 + F_p)$$

b) μ_{xy}

Pela genealogia da Figura 5 verifica-se que não existe a probabilidade de x_i e y_{sn} terem genótipos heterozigóticos e idênticos ao mesmo tempo, portanto, $\mu_{xy} = 0$.

c) s_{xy}

$$s_{xy} = \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_j \equiv A_j) \right]$$

Quando a endogamia nas unidades de seleção (F_p) é zero, s_{xy} também é zero porque $p(x_i \equiv x_j) = 0$. Mas se $F_p \neq 0$ então $p(x_i \equiv x_j) \neq 0$, logo, $s_{xy} \neq 0$ (Figura 5).

Então,

$$s_{xy} = \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) \right]$$

e, com probabilidade F_p

$$p(x \equiv A_i A_i) = p(x \equiv A_j A_j) = F_p$$

$$p(y \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = \frac{1}{2}$$

Com probabilidade $1-F_p$

$$p(x \equiv A_i A_i) = p(x \equiv A_j A_j) = 0$$

portanto,

$$p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i) = p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j) = \frac{1}{2}$$

e

$$s_{xy} = \left(\frac{1}{2} \right) \left[\left(\frac{1}{2} \right) F_p + \left(\frac{1}{2} \right) F_p \right] = \left(\frac{1}{2} \right) F_p$$

$$s_{xy} = \left(\frac{1}{2} \right) F_p$$

d) s_{yx}

$$\begin{aligned} s_{yx} &= \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(y_i \equiv y_j \equiv x_i \equiv A_i) + p(y_i \equiv y_j \equiv x_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left[p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) + p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) \right] \end{aligned}$$

Mas pela Figura 5 tem-se:

Com probabilidade F_p ,

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = 1$$

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left\{ \frac{1}{2} \right\} F_y F_p$$

Com probabilidade $1-F_p$, tem-se:

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = 1$$

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left\{ \frac{1}{4} \right\} F_y (1-F_p),$$

Somando-se as duas probabilidades tem-se,

$$\begin{aligned} p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) &= p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) = \\ &= \left\{ \frac{1}{2} \right\} F_y F_p + \left\{ \frac{1}{4} \right\} F_y (1-F_p), \text{ e} \end{aligned}$$

$$s_{yx} = \left\{ \frac{1}{4} \right\} F_y (1+F_p)$$

e) t_{xy}

$$\begin{aligned} t_{xy} &= \left[p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv y_j \equiv A_i) + p(x_i \equiv x_j \equiv y_i \equiv y_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_i A_i) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_j A_j) \right] \end{aligned}$$

novamente com probabilidade F_p tem-se:

$$p(x \equiv A_i A_i) = F_p$$

$$p(y \equiv A_i A_i) = \left(\frac{1}{2}\right)F_y$$

Com probabilidade $(1-F_p)$ tem-se:

$$p(x \equiv A_i A_i) = p(x \equiv A_j A_j) = 0$$

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{4}\right)F_y(1-F_p)$$

Somando-se as duas probabilidades vem:

$$t_{xy} = F_p \cdot \left(\frac{1}{2}\right)F_y + 0 \cdot \left(\frac{1}{4}\right)F_y(1-F_p) = \left(\frac{1}{2}\right)F_y F_p$$

$$t_{yx} = \left(\frac{1}{2}\right)F_y F_p$$

f) v_{xy}

$$v_{xy} = \left[p(x \equiv A_i A_i) \cdot p(y \equiv A_j A_j) + p(x \equiv A_j A_j) \cdot p(y \equiv A_i A_i) \right]$$

Observando-se a genealogia da Figura 5 verifica-se que se a planta x_1 for endógama, por exemplo, se x_1 tem o genótipo $A_i A_i$, a planta y não receberá nenhum alelo j , logo, nestas condições ela nunca será $A_j A_j$, portanto a probabilidade de x ser $A_i A_i$ e y ser $A_j A_j$ ao mesmo tempo é zero, consequentemente, a probabilidade de x ser $A_j A_j$ e y ser $A_i A_i$ ao mesmo tempo também é zero. Logo, $v_{xy} = 0$.

A expressão para a covariância genética entre x e y é:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) = & \left(\frac{1}{2} \right) (1+Fp) \sigma_A^2 + \left[Fp + \left(\frac{1}{2} \right) F_y (1+Fp) \right] D_1 + \\ & + \left(\frac{1}{2} \right) F_y Fp D_2 + \left(\frac{1}{2} \right) F_y Fp - \left(\frac{1}{2} \right) F_y Fp \check{H} \end{aligned}$$

Note-se que o termo que multiplica o componente $\check{H}$ novamente se torna zero, então,

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x, y) = & \left(\frac{1}{2} \right) (1+Fp) \sigma_A^2 + \\ & + \left[Fp + \frac{1}{2} F_y (1+Fp) \right] D_1 + \frac{1}{2} F_y Fp D_2 \end{aligned}$$

logo,

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x_1, y_{sn}) = \text{Cov}(x_2, y_{sn}) = & \left(\frac{1}{2} \right) (1+Fp) \sigma_A^2 + \\ & + \left[Fp + \left(\frac{1}{2} \right) F_y (1+Fp) \right] D_1 + \left(\frac{1}{2} \right) F_y Fp D_2 \end{aligned}$$

então,

$$\text{Cov}_g(x_1 + x_2, y) = (1+Fp) \sigma_A^2 + \left[2Fp + F_y (1+Fp) \right] D_1 + F_y Fp D_2.$$

Portanto, o progresso esperado nas linhagens praticando-se seleção massal nas populações de onde estas se originaram é:

$$G_s = k \left\{ \frac{(1+Fp) \sigma_A^2 + \left[2Fp + F_y (1+Fp) \right] D_1 + F_y Fp D_2}{\sigma_F} \right\}$$

nos dois sexos, onde:

σ_F é o desvio padrão fenotípico a nível de plantas individuais.

Considerando-se então o método padrão de obtenção de linhagens (MIRANDA FILHO & VIÉGAS, 1987), esta é a expressão que mostra o progresso nas linhagens quando se faz seleção massal na geração anterior. A partir da primeira geração de autofecundação a seleção estará sendo feita em plantas endogâmicas, portanto, com $F_p \neq 0$, e o progresso nas próximas gerações envolverá os parâmetros D_1 e D_2 .

A.1.3. Seleção intrapopulacional dentro de progênies

Conforme mencionado no item A.1.2., a seleção dentro dos lotes de recombinação é prática rotineira nos diversos esquemas de seleção intrapopulacional mais usados. A expressão para o progresso esperado deverá ser portanto aquela relativa à seleção massal já que a seleção dentro das progênies é massal. Além disso, esta seleção é feita em apenas um sexo para a maioria dos caracteres. Outro fato a se considerar é que dentro das progênies de recombinação não existe toda a variância genética que existe em uma população constituída das mesmas plantas destas progênies mas que não esteja alocada em progênies. Portanto, a seleção massal dentro das progênies explora apenas parte da variância que se expressa dentro destas. A variância dentro, por sua vez, é obtida pela diferença entre a variância total da população e a variância entre as progênies (VENCOVSKY, 1987; SOUZA JÚNIOR, 1989).

Considerando-se então os diversos esquemas de seleção intrapopulacional vistos até agora cujas genealogias se encontram nas Figuras 1 a 5, tem-se então três tipos diferentes de progênies usadas para recombinação (progênies Z_1 e Z_2): progênies de meios irmãos (Figura 1 e 3); progênies de Irmãos Germanos (Figura 2) e progênies endogâmicas (Figura 4).

A.1.3.1. Seleção massal dentro de progênies de Meios Irmãos

As sementes remanescentes são então progênies de meios irmãos, não sendo endogâmicas. A variância genética dentro é então obtida por diferença entre a variância genética total e a variância genética entre progênies. Tem-se então,

$$\sigma_{gt}^2 = \sigma_{gp}^2 + \sigma_{gd}^2$$

onde:

$$\sigma_{gt}^2 = \text{variância genética total};$$

$$\sigma_{gp}^2 = \text{variância genética entre progênies};$$

$$\sigma_{gd}^2 = \text{variância genética dentro das progênies};$$

então,

$$\sigma_{gd}^2 = \sigma_{gt}^2 - \sigma_{gp}^2$$

mas,

$$\sigma_{gt}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$$

e

$$\sigma_{gp}^2 = \left(\frac{1}{4} \right) \sigma_A^2$$

portanto,

$$\sigma_{gd}^2 = \left(\frac{3}{4} \right) \sigma_A^2 + \sigma_D^2$$

A expressão para estimar o progresso esperado em linhagens com seleção massal considerando-se $F_p = 0$ é:

$$Gs = k \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) \left(\sigma_A^2 + F_y D_1 \right)}{\sigma_d} \right]$$

em um sexo. Entretanto, como existe apenas três quartos da σ_A^2 dentro das progênie, o progresso esperado nas linhagens fazendo-se seleção dentro das progênie é:

$$Gs = k \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) \left[\left(\frac{3}{4} \right) \sigma_A^2 + F_y D_1 \right]}{\sigma_d} \right]$$

onde:

σ_d é o desvio padrão fenotípico dentro de progênie de meios irmãos.

A.1.3.2. Seleção massal dentro de progênie de Irmãos Germanos

Neste caso, a variância genética entre as progênie é:

$$\sigma_{gp}^2 = \left(\frac{1}{2} \right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1}{4} \right) \sigma_D^2$$

portanto,

$$\sigma_{gd}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 - \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_A^2 - \left(\frac{1}{4}\right) \sigma_D^2 = \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{3}{4}\right) \sigma_D^2$$

Neste caso existe então apenas metade da σ_A^2 dentro das progênies. Logo,

$$Gs = k \left\{ \frac{\left[\left(\frac{1}{2}\right) \left[\left(\frac{1}{2}\right) \sigma_A^2 + F_y D_1\right]\right]}{\sigma_d^2} \right\}$$

onde:

σ_d é o desvio padrão fenotípico dentro de progênies de irmãos germanos.

A.1.3.3. Seleção massal dentro de progênies endógamas S_1

Neste caso existe endogamia nas progênies onde se vai fazer a seleção dentro, logo a variância genética total é:

$$\sigma_{gt}^2 = (1+F) \sigma_A^2 + (1-F) \sigma_D^2 + 4FD_1 + FD_2 + F(1-F) \check{H}$$

(SOUZA JÚNIOR, 1989), mas nas progênies S_1 , $F = \left(\frac{1}{2}\right)$ logo,

$$\sigma_{gt}^2 = \left(\frac{3}{2}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_D^2 + 2D_1 + \left(\frac{1}{2}\right) D_2 + \left(\frac{1}{4}\right) \check{H}$$

a variância genética entre progênies S_1 é:

$$\sigma_{gp}^2 = \sigma_A^2 + \left(\frac{1}{4}\right) \sigma_D^2 + D_1 + \left(\frac{1}{8}\right) D_2$$

(SOUZA JÚNIOR, 1989), portanto,

$$\sigma_{gd}^2 = \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1}{4}\right) \sigma_D^2 + D_1 + \left(\frac{3}{8}\right) D_2 + \left(\frac{1}{4}\right) \tilde{H}$$

Sendo $F = \left(\frac{1}{2}\right)$ então a expressão para estimar o progresso em linhagens S_1 's com seleção massal é:

$$G_s = k \left\{ \frac{\left(\frac{3}{4}\right) \sigma_A^2 + \left[\left(\frac{1}{2}\right) + \left(\frac{3}{4}\right) F_y\right] D_1 + \left(\frac{1}{4}\right) F_y D_2}{\sigma_F} \right\}$$

Entretanto, dentro das progênies S_1 's, dos componentes que participam efetivamente do progresso esperado nas linhagens explora-se apenas metade da σ_A^2 e três oitavos de D_2 , portanto, o progresso esperado nas linhagens fazendo-se seleção dentro das progênies é:

$$G_s = k \left\{ \frac{\left(\frac{3}{8}\right) \sigma_A^2 + \left[\left(\frac{1}{2}\right) + \left(\frac{3}{4}\right) F_y\right] D_1 + \left(\frac{3}{32}\right) F_y D_2}{\sigma_d} \right\}$$

onde:

σ_d = desvio padrão fenotípico dentro das progênies endogâmicas S_1 .

Esta expressão é válida também para o esquema de seleção cuja genealogia é mostrada na Figura 3 pois neste esquema as unidades de recombinação são progênies S_1 .

A.2. Seleção Interpopulacional

No item 3.1.2.1. foi mostrada a expressão geral que permite deduzir expressões para se estimar o progresso esperado em linhagens endogâmicas quando a seleção é praticada em híbridos interpopulacionais.

Considerando-se então as populações 1 e 2, esta expressão geral é:

$$Gs_1 = k_1 \frac{\text{Cov}_g(x^{12}, y_{sn}^1)}{\sigma_{F_{12}}}$$

para as linhagens originadas da população 1 (y_{sn}^1) e,

$$Gs_2 = k_2 \frac{\text{Cov}_g(x^{21}, y_{sn}^2)}{\sigma_{F_{21}}}$$

para as linhagens originadas da população 2 (y_{sn}^2).

Os componentes envolvidos nas covariâncias genéticas $\text{Cov}_g(x^{12}, y_{sn}^1)$ e $\text{Cov}_g(x^{21}, y_{sn}^2)$ foram definidos no item 3.1.2..

Serão obtidas então as expressões para estimar o progresso esperado nas linhagens para os três principais esquemas de seleção recorrente recíproca.

A.2.1. Esquema de seleção recorrente recíproca proposto por PATERNIANI & VENCovsky (1978)

A Figura 6 mostra a genealogia deste esquema de seleção.

Figura 6 - Genealogia da seleção com progênies de meios irmãos interpulacionais e recombinação com progênies de meios irmãos intrapulacionais.

Na genealogia da Figura 6, x_1^{12} e x_2^{12} são meios irmãos interpulacionais resultantes do cruzamento entre um indivíduo da população 1 com endogamia F_p e pólenes da população 2 e são as unidades de seleção. Z_1^1 e Z_2^1 são as unidades de recombinação sendo portanto meios irmãos intrapulacionais, y^1 é a unidade da população 1 melhorada através da seleção em x_1^{12} e x_2^{12} e y_{sn}^1 é a linhagem com endogamia F_y originada de y^1 por autofecundação. Essas atribuições serão válidas para todas as genealogias que serão feitas daqui em diante.

Obviamente que a Figura 6 se refere à genealogia relativa ao progresso nas linhagens y_{sn}^1 . Para o progresso das linhagens y_{sn}^2 a genealogia é idêntica, bastando considerar que o pólen vem da população 1 ao invés da 2 como mostrado na Figura 6, formando-se os híbridos x_1^{21} e x_2^{21} . As unidades de recombinação serão Z_1^2 e Z_2^2 , a unidade da planta melhorada será y^2 e as linhagens originada desta serão y_{sn}^2 .

A covariância genética a ser procurada para se obter o progresso em y_{sn}^1 , quando a seleção é feita em x_1^{12} e x_2^{12} (nos dois sexos) é:

$$\text{Cov}_g(x_1^{12} + x_2^{12}, y_{sn}^1) = \text{Cov}_g(x_1^{12}, y_{sn}^1) + \text{Cov}_g(x_2^{12}, y_{sn}^1)$$

sendo:

$$\text{Cov}_g(x_1^{12}, y_{sn}^1) = a_1 \sigma_{A1A2} + sy_{sn}^1 x_1^{12} D_{112}$$

e,

$$\text{Cov}_g(x_2^{12}, y_{sn}^1) = a_1 \sigma_{A1A2} + sy_{sn}^1 x_2^{12} D_{112}$$

Os coeficientes $sy_{sn}^1 x_1^{12}$ e $sy_{sn}^1 x_2^{12}$ são os mesmos e serão considerados como s_{yx} , para facilidade de manipulação. Portanto, será considerado, como no caso anterior, o seguinte:

$$\text{Cov}_g(x_1^{12}, y_{sn}^1) = \text{Cov}_g(x_2^{12}, y_{sn}^1) = \text{Cov}_g(x, y)$$

e

$$\text{Cov}_g(x_1^{12} + x_2^{12}, y_{sn}^1) = 2 \text{Cov}_g(x, y)$$

Seguem-se então os cálculos de a_1 e s_{yx} cujas expressões gerais se encontram no Apêndice B.

a) a_1

$$a_1 = \left(\frac{1}{2} \right) \left[\begin{aligned} & p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p + \\ & + p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) + p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p \end{aligned} \right]$$

Pela genealogia da figura 6 tem-se:

$$p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) = p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) = \left(\frac{1}{8} \right)$$

e

$$p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p = p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p = \left(\frac{1}{8} \right) F_p$$

onde F_p é a endogamia da população.

Portanto,

$$a_1 = \left(\frac{1}{2} \right) \left[\frac{1}{4} + \left(\frac{1}{4} \right) F_p \right]$$

$$a_1 = \left(\frac{1}{8} \right) (1 + F_p)$$

b) s_{yx}

$$\begin{aligned} s_{yx} &= \left[p(y_i \equiv y_j \equiv x_i \equiv A_i) + (y_i \equiv y_j \equiv x_j \equiv A_j) \right] = \\ &= \left[p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) + p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) \right] \end{aligned}$$

Observando-se a genealogia da Figura 6,

tem-se:

com probabilidade F_p :

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = \left(\frac{1}{2}\right)$$

e

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{2}\right) F_y F_p$$

com probabilidade $(1-F_p)$ tem-se:

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = \left(\frac{1}{2}\right)$$

e

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left(\frac{1}{4}\right) F_y (1-F_p)$$

Somando-se para as duas probabilidades tem-se:

$$\begin{aligned} p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) &= p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) = \\ &= \left(\frac{1}{4}\right) F_y F_p + \left(\frac{1}{8}\right) F_y (1-F_p) \end{aligned}$$

$$s_{yx} = \left(\frac{1}{8}\right) F_y (1+F_p)$$

portanto,

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(x_1^{12}, y_{sn}^1) &= \text{Cov}_g(x_2^{12}, y_{sn}^1) = \\ &= \left(\frac{1}{8}\right) F_y (1+F_p) (\sigma_{A_1 A_2} + F_y D_{112}) \end{aligned}$$

e

$$\text{Cov}(x_1^{12} + x_2^{12}, y_{sn}^1) = \left(\frac{1}{4}\right) (1+F_p) (\sigma_{A_1 A_2} + F_y D_{112})$$

A expressão para o progresso esperado nas linhagens da população 1 é:

$$Gs_1 = k_1 \left[\frac{\left[\frac{1}{4} \right] (1+Fp) (\sigma_{A_1A_2} + F_y D_{112})}{\sigma_{F_{12}}} \right]$$

nos dois sexos, onde:

$\sigma_{F_{12}}$ se refere ao desvio padrão fenotípico das unidades de seleção que são progênies de meios irmãos interpopulacionais com a população 1 como fêmea.

Procedendo-se de maneira análoga, o progresso esperado nas linhagens da população 2 é:

$$Gs_2 = k_2 \left[\frac{\left[\frac{1}{4} \right] (1+Fp) (\sigma_{A_2A_1} + F_y D_{121})}{\sigma_{F_{21}}} \right]$$

nos dois sexos, onde:

$\sigma_{F_{21}}$ se refere ao desvio padrão fenotípico entre progênies de meios irmãos interpopulacionais com a população 2 como fêmea.

A.2.2. Esquema de seleção recorrente recíproca proposto por HALLAUER & EBERHART (1970)

A genealogia deste esquema de seleção está na Figura 7. Observa-se que as plantas x_1^{12} e x_2^{12} são irmãos germanos interpopulacionais originados do cruzamento entre uma planta da população 1 como fêmea e uma da população 2 como macho. As plantas Z_1^1 e Z_2^1 são plantas S_1 's originadas

da população 1. Como no esquema da Figura 6, este esquema também exige plantas prolíficas.

Figura 7 - Genealogia da seleção com progênes de irmãos germanos interpopulacionais e recombinação com progênes indogâmicas S_1 .

Seguindo-se a genealogia da Figura 7 tem-se os seguintes valores para a_1 e s_{yx} :

a) a_1

$$a_1 = \left(\frac{1}{2} \right) \left[p(x_i \equiv y_i \equiv A_i) + p(x_i \equiv A_i \equiv y_j \equiv A_j) F_p + \right. \\ \left. + p(x_j \equiv y_j \equiv A_j) + p(x_j \equiv A_j \equiv y_i \equiv A_i) F_p \right]$$

onde:

F_p se refere à endogamia na população 1.

Pela genealogia da figura 7 tem-se:

$$a_1 = \left(\frac{1}{2} \right) \left[\frac{1}{4} + \left(\frac{1}{4} \right) F_p + \frac{1}{4} + \left(\frac{1}{4} \right) F_p \right]$$

$$a_1 = \left(\frac{1}{4} \right) (1 + F_p)$$

b) s_{yx}

$$s_{yx} = \left[p(y_i \equiv y_j \equiv x_i \equiv A_i) + p(y_i \equiv y_j \equiv x_j \equiv A_j) \right] =$$

$$= \left[p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) + p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) \right]$$

Com probabilidade F_p tem-se:

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = 1$$

e

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left[\frac{1}{2} \right] F_y F_p$$

Com probabilidade $1-F_p$ tem-se:

$$p(x \equiv A_i) = p(x \equiv A_j) = 1$$

e

$$p(y \equiv A_i A_i) = p(y \equiv A_j A_j) = \left[\frac{1}{4} \right] F_y (1-F_p)$$

Somando-se para as duas probabilidades tem-se:

$$p(y \equiv A_i A_i) \cdot p(x \equiv A_i) = p(y \equiv A_j A_j) \cdot p(x \equiv A_j) =$$

$$= \left[\frac{1}{2} \right] F_y F_p + \left[\frac{1}{4} \right] F_y (1-F_p)$$

e

$$s_{yx} = \left[\frac{1}{4} \right] F_y (1+F_p)$$

então,

$$\text{Cov}_g(x_1^{12}, y_{sn}^1) = \text{Cov}_g(x_2^{12}, y_{sn}^1) =$$

$$= \left[\frac{1}{4} \right] (1+F_p) (\sigma_{A1A2} + F_y D_{112})$$

e

$$\text{Cov}(x_1^{12}, x_2^{12}, y_{sn}^1) = \left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp) (\sigma_{A1A2} + F_y D_{112})$$

A expressão para o progresso esperado nas linhagens da população 1 é:

$$Gs_1 = k_1 \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp) (\sigma_{A1A2} + F_y D_{112})}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

nos dois sexos, onde:

$\sigma_{F_{12}}$ se refere ao desvio padrão fenotípico entre progênies de irmãos germanos interpopulacionais.

Procedendo de maneira análoga, o progresso esperado nas linhagens da população 2 é:

$$Gs_2 = k_2 \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp) (\sigma_{A2A1} + F_y D_{121})}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

nos dois sexos.

onde:

$\sigma_{F_{21}}$ se refere ao desvio padrão fenotípico entre progênies irmãos germanos interpopulacionais.

Note-se que neste caso não há necessidade de distinguir $\sigma_{F_{12}}$ e $\sigma_{F_{21}}$ pois, para progênies de irmãos germanos, $\sigma_{F_{12}} = \sigma_{F_{21}} = \sigma_{F(12)}$.

A.2.3. Esquema de seleção recorrente recíproca proposto por COMSTOCK *et alii* (1949)

Figura 8 - Genealogia da seleção com progênes de meios irmãos interpopulacionais e recombinação de progênes endogâmicas S_1 .

A diferença da genealogia da Figura 6 para a genealogia da Figura 8 é que na primeira as unidades de recombinação Z_1^1 e Z_2^1 são progênes de meios irmãos intrapopulacionais e no segundo são progênes endogâmicas S_1 como no caso do esquema relativo à genealogia da Figura 7.

Portanto, tanto para a genealogia da Figura 7 como a da Figura 8 as covariâncias genéticas entre as unidades de seleção e as linhagens consideradas são as mesmas. Tem-se então:

$$\text{Cov}(x_1^{12}, x_2^{12}, y_{sn}^1) = \left[\frac{1}{2} \right] (1+F_p) (\sigma_{A_1A_2} + F_y D_{112})$$

O progresso esperado nas linhagens da população 1 e 2 é, respectivamente:

$$GS_1 = k_1 \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp) (\sigma_{A_1A_2} + F_y D_{112})}{\sigma_{F_{12}}} \right]$$

$$GS_2 = k_2 \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+Fp) (\sigma_{A_2A_1} + F_y D_{121})}{\sigma_{F_{21}}} \right]$$

onde:

$\sigma_{F_{12}}$ e $\sigma_{F_{21}}$ são os desvios padrões fenotípicos entre progênies de meios irmãos interpopulacionais com as populações 1 e 2 como fêmeas, respectivamente.

Note-se que a diferença deste esquema para aquele relativo à genealogia da Figura 7 em relação ao progresso esperado por ciclo é apenas os desvios padrões fenotípicos. Neste esquema os desvios padrões fenotípicos é entre progênies de Meios irmãos interpopulacionais e no da Figura 7 é entre progênies de irmãos germanos interpopulacionais.

A.3. Alteração da Depressão pela Endogamia

Um aspecto relacionado à depressão pela endogamia é que na medida em que as populações se tornam mais melhoradas, a frequência de alelos favoráveis tende a aumentar e, conseqüentemente, a depressão pela endogamia deverá se alterar (GENTER, 1971; HARRIS *et alii*, 1972; SOUZA JÚNIOR, 1985; e outros).

Foi mostrado na metodologia (item 3.5.) que a alteração na depressão pela endogamia para um caráter qualquer e por ciclo de seleção é função da diferença entre o progresso esperado nas linhagens quando a seleção é feita na população da qual estas se originaram. A estimativa desta alteração é então:

$$\Delta D = G_{sp} - G_{sL}.$$

Obviamente que ΔD deve variar em função do esquema de seleção utilizado bem como do grau de melhoramento das populações. Considerando-se estes aspectos, foram obtidas, então, expressões para se determinar a alteração da depressão por endogamia por ciclo de seleção para cada esquema de seleção considerado anteriormente, tanto a nível intra como interpopulacional.

A.3.1. Alteração na depressão pela endogamia via seleção recorrente intrapopulacional

A.3.1.1. Seleção entre progênies de Meios Irmãos (genealogia da Figura 1).

O progresso esperado na população, é:

$$G_{sp} = k \left[\frac{\left[\left(\frac{1}{4} \right) (1+F_p) \sigma_A^2 \right]}{\sigma_F} \right]$$

e nas linhagens é:

$$G_{sL} = k \left[\frac{\left[\left(\frac{1}{4} \right) (1+F_p) (\sigma_A^2 + F_y D_1) \right]}{\sigma_F} \right]$$

portanto, a alteração na depressão por endogamia por ciclo de seleção é:

$$\Delta D = -k \left[\frac{\left[\left(\frac{1}{4} \right) (1+F_p) F_y D_1 \right]}{\sigma_F} \right]$$

A.3.1.2. Seleção entre progênies de Meios Irmãos e recombinação com progênies S_1 (genealogia da Figura 3).

O progresso esperado por ciclo de seleção para este esquema é o dobro do anterior tanto nas populações como nas linhagens, logo:

$$\Delta D = -k \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+F_p) F_y D_1}{\sigma_F} \right]$$

A.3.1.3. Seleção entre progênies de Irmãos Germanos (genealogia da Figura 2).

O progresso esperado na população é:

$$G_{sp} = k \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+F_p) \sigma_A^2}{\sigma_F} \right]$$

e o progresso nas linhagens é:

$$G_{sL} = k \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+F_p) (\sigma_A^2 + F_y D_1)}{\sigma_F} \right]$$

então, a alteração na depressão por endogâmia por ciclo de seleção é:

$$\Delta D = -k \left[\frac{\left[\frac{1}{2} \right] (1+F_p) F_y D_1}{\sigma_F} \right]$$

Note-se que aqui o desvio padrão fenotípico é entre progênies de irmãos germanos.

A.3.1.4. Seleção entre progênies endogâmicas (genealogia da Figura 4).

O progresso esperado na população é:

$$G_{sp} = k \frac{\left[(1+F_p) \sigma_A^2 + (F_x + F_y) D_1 \right]}{\sigma_F} ;$$

o progresso esperado nas linhagens é:

$$G_{sL} = k \left\{ \frac{(1+F_p)\sigma_A^2 + [F_x + F_y + F_p(1+F_y)]D_1 + \left(\frac{1}{2}\right)F_y(F_x + F_p)D_2}{\sigma_F} \right\}$$

logo, a alteração da depressão pela endogamia é:

$$\Delta D = G_{sp} - G_{sL} = -k \left\{ \frac{F_y \left[(1+F_p)D_1 + \left(\frac{1}{2}\right)(F_x + F_y)D_2 \right]}{\sigma_F} \right\}$$

colocando-se F_x em função de F_p tem-se:

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)(1+F_p)$$

e

$$\Delta D = -k \left\{ \frac{F_y \left[(1+F_p)D_1 + \frac{1}{2} \left[\left(\frac{1}{2}\right) + \left(\frac{3}{2}\right)F_p \right] D_2 \right]}{\sigma_F} \right\}$$

A.3.1.5. Seleção massal

(genealogia da Figura 5)

O progresso esperado na população em um sexo é:

$$G_{sp} = k \frac{\left[\left(\frac{1}{2}\right)(1+F_p)\sigma_A^2 + F_p D_1 \right]}{\sigma_F}$$

e o progresso nas linhagens é:

$$G_{sL} = k \left\{ \frac{\left[\left(\frac{1}{2}\right)(1+F_p)\sigma_A^2 + \left[F_p + \left(\frac{1}{2}\right)F_y(1+F_p) \right] D_1 + \left(\frac{1}{2}\right)F_y F_p D_2 \right]}{\sigma_F} \right\}$$

a alteração na depressão pela endogamia será então:

$$\Delta D = G_{sp} - G_{sL} = -k \left\{ \frac{\left(\frac{1}{2} \right) F_y \left[(1+F_p) D_1 + F_p D_2 \right]}{\sigma_F} \right\}$$

Note-se que aqui o desvio padrão fenotípico é ao nível de plantas individuais.

A.3.2. Alteração na depressão pela endogamia via seleção recorrente interpopulacional

O procedimento, conforme mostrado no item 3.5., é análogo àquele utilizado para a seleção recorrente intrapopulacional. Serão considerados então os três diferentes esquemas de seleção recorrente recíproca dos quais foram obtidas as expressões para o progresso esperado nas linhagens originadas das populações que fazem parte da interpopulação.

A.3.2.1. Seleção recorrente recíproca proposto por PATERNIANI & VENCovsky (1978) (genealogia da Figura 6)

O progresso esperado nas populações 1 e 2 é:

$$G_{sp}^1 = k_1 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+F_p) \sigma_{A1A2}}{\sigma_{F12}} \right] ;$$

$$Gsp^2 = k_2 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+Fp) \sigma_{A2A1}}{\sigma_{F21}} \right] ;$$

o progresso esperado nas linhagens das populações 1 e 2 é:

$$GSL^1 = k_1 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+Fp) (\sigma_{A1A2} + F_y D_{112})}{\sigma_{F12}} \right]$$

$$GSL^2 = k_2 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+Fp) (\sigma_{A2A1} + F_y D_{121})}{\sigma_{F21}} \right]$$

a alteração na depressão por endogamia nas populações 1 e 2 é então:

$$\Delta D^1 = Gsp^1 - GSL^1 = - k_1 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+Fp) F_y D_{112}}{\sigma_{F12}} \right]$$

$$\Delta D^2 = Gsp^2 - GSL^2 = - k_2 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+Fp) F_y D_{121}}{\sigma_{F21}} \right]$$

A.3.2.2. Seleção recorrente recíproca proposta por HALLAUER & EBERHART (1970) (genealogia da Figura 7).

O progresso esperado nas populações 1 e 2 é:

$$Gsp^1 = k_1 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+Fp) \sigma_{A1A2}}{\sigma_{F(12)}} \right] ;$$

$$G_{sp}^2 = k_2 \left[\frac{\left(\frac{1}{4} \right) (1+F_p) \sigma_{A_2A_1}}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

e o progresso esperado nas linhagens originadas das populações 1 e 2 é:

$$G_{sL}^1 = k_1 \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) (1+F_p) (\sigma_{A_1A_2} + F_y D_{112})}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

$$G_{sL}^2 = k_2 \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) (1+F_p) (\sigma_{A_2A_1} + F_y D_{121})}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

portanto, a alteração na depressão pela endogamia nas populações 1 e 2 é:

$$\Delta D^1 = G_{sp}^1 - G_{sL}^1 = - k_1 \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) (1+F_p) F_y D_{112}}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

$$\Delta D^2 = G_{sp}^2 - G_{sL}^2 = - k_2 \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) (1+F_p) F_y D_{121}}{\sigma_{F(12)}} \right]$$

A.3.2.3. Seleção recorrente recíproca proposta por COMSTOCK *et alii* (1964) (genealogia da Figura 8)

Neste esquema de seleção, a alteração da depressão pela endogamia nas linhagens das populações 1 e 2

é idêntica ao do esquema anterior com exceção de que neste caso os desvios padrões fenotípicos são entre progênies de meios irmãos, então:

$$\Delta D^1 = - k^1 \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) (1+Fp) F_y D_{112}}{\sigma_{F_{12}}} \right] ;$$

$$\Delta D^2 = - k^2 \left[\frac{\left(\frac{1}{2} \right) (1+Fp) F_y D_{121}}{\sigma_{F_{21}}} \right] ..$$

APÊNDICE B

Para derivar a expressão geral da covariância entre parentes entre um indivíduo originado do cruzamento entre duas populações (híbrido interpopulacional) e um indivíduo de uma das populações que participaram do cruzamento, com a probabilidade de ser endogâmico, foram utilizados os modelos genéticos intra e interpopulacionais caracterizados nos itens 3.1.1 e 3.1.2, que são:

$$G_{ij1}^k = \mu_1^k + \alpha_{i1}^k + \alpha_{j1}^k + \delta_{ij1}^k$$

para um indivíduo da população 1;

$$G_{ij2}^k = \mu_2^k + \alpha_{i2}^k + \alpha_{j2}^k + \delta_{ij2}^k$$

para um indivíduo da população 2;

$$G_{ij(12)}^k = \mu_{(12)}^k + \alpha_{i12}^k + \alpha_{j21}^k + \delta_{ij(12)}^k$$

(SOUZA JÚNIOR, 1988)

para um indivíduo do cruzamento entre as populações 1 e 2.

Será eliminada a notação k para facilidade de manipulação.

Considerando-se então as esperanças matemáticas dos efeitos dos alelos e das suas interações, bem como a definição da estrutura de uma população com endogamia (KEMPTHORNE, 1957) citados no item 3.1.1., tem-se:

$$E(G_{ij1}) = \mu_{01} + F \sum_i p_i \delta_{ii1};$$

$$E(G_{ij2}) = \mu_{02} + F \sum_i p_i \delta_{ii2};$$

$$E(G_{ij(12)}) = \mu_{12}$$

Denominando-se de X o indivíduo originado de uma interpopulação resultante do cruzamento entre duas populações P_1 e P_2 e de Y um indivíduo originado da população P_1 , tem-se:

$$G_{ij1}^Y = \mu_1^Y + \alpha_{i1}^Y + \alpha_{j1}^Y + \delta_{ij1}^Y$$

e

$$G_{ij(12)}^X = \mu_{(12)}^X + \alpha_{i12}^X + \alpha_{j21}^X + \delta_{ij(12)}^X$$

A covariância genética entre os indivíduos X e Y é:

$$\text{Cov}(X, Y) = E \left\{ \left[G_{ij(12)}^X - E(G_{ij(12)}^X) \right] \left[G_{ij1}^Y - E(G_{ij1}^Y) \right] \right\}$$

Substituindo-se os termos vem:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(X, Y) &= E \left[\left(\mu_{12}^X + \alpha_{i12}^X + \alpha_{j21}^X + \delta_{ij(12)}^X - \mu_{12}^X \right) \times \right. \\ &\quad \left. \times \left(\mu_{01}^Y + \alpha_{i1}^Y + \alpha_{j1}^Y + \delta_{ij1}^Y - \mu_{01}^Y - F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y \right) \right] = \\ &= E \left[\left(\alpha_{i12}^X + \alpha_{j21}^X + \delta_{ij(12)}^X \right) \left(\alpha_{i1}^Y + \alpha_{j1}^Y + \delta_{ij1}^Y - F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y \right) \right] = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= E\left(\alpha_{i12}^X \cdot \alpha_{i1}^Y\right) + E\left(\alpha_{i12}^X, \alpha_{j1}^Y\right) + E\left(\alpha_{i12}^X, \delta_{ij1}^Y\right) + E\left(\alpha_{i12}^X, -F \sum_i p_i \delta_{ii}^Y\right) + \\
&+ E\left(\alpha_{j21}^X \cdot \alpha_{i1}^Y\right) + E\left(\alpha_{j21}^X, \alpha_{j1}^Y\right) + E\left(\alpha_{j21}^X, \delta_{ij1}^Y\right) + E\left(\alpha_{j21}^X, -F \sum_i p_i \delta_{ii}^Y\right) + \\
&+ E\left(\delta_{ij(12)}^X \cdot \alpha_{i1}^Y\right) + E\left(\delta_{ij(12)}^X, \alpha_{j1}^Y\right) + E\left(\delta_{ij(12)}^X, \delta_{ij1}^Y\right) + \\
&+ E\left(\delta_{ij(12)}^X, -F \sum_i p_i \delta_{ii}^Y\right).
\end{aligned}$$

Analisando-se cada termo isoladamente, tem-se:

$$1) E\left(\alpha_{i12}^X \cdot \alpha_{i1}^Y\right) = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X p(X_i^1 \equiv Y_i^1) \alpha_{i1}^Y = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1),$$

pois existe a probabilidade de X e Y receberem cópia de um mesmo alelo da população 1.

$$2) E\left(\alpha_{i12}^X \cdot \alpha_{j1}^Y\right) = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X p(X_i^1 \equiv Y_j^1) \alpha_{j1}^Y = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{j1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_j^1),$$

pois existe a probabilidade de x e y receberem cópia de um mesmo alelo da população 1.

$$\begin{aligned}
3) E\left(\alpha_{i12}^X \cdot \delta_{ij1}^Y\right) &= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1) \delta_{ij1}^Y \\
&= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{ij1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1),
\end{aligned}$$

pois existe a probabilidade de Y ser homozigótico e seus alelos serem idênticos, por descendência, a um alelo de X, da população 1.

$$4) E\left(\alpha_{i12}^X \cdot -F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y\right) = \left(\sum_i p_i \alpha_{i12}^X\right) \left(-F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y\right) = 0,$$

$$\text{pois } \sum_i p_i \alpha_{i12}^X = 0.$$

$$5) E\left(\alpha_{j21}^X \cdot \alpha_{i1}^Y\right) = \sum_j p_j \alpha_{j21}^X p(X_j^1 \equiv Y_i^2) \alpha_{j1}^Y = \sum_j p_j \alpha_{j12}^X \alpha_{j1}^Y p(X_j^1 \equiv Y_i^2) = 0,$$

pois i e j vêm de populações diferentes e, consequentemente,
 $p(X_j^1 \equiv Y_i^2) = 0$;

$$6) E\left(\alpha_{j21}^X \cdot \alpha_{j1}^Y\right) = \sum_j p_j \alpha_{j21}^X p(X_j^1 \equiv Y_j^2) \alpha_{j1}^Y = \sum_j p_j \alpha_{j21}^X \alpha_{j1}^Y p(X_j^1 \equiv Y_j^2) = 0,$$

pois o alelo j de X e o alelo j de Y vêm de populações diferentes, logo não têm identidade por descendência;

$$\begin{aligned} 7) E\left(\alpha_{j21}^X \cdot \delta_{ij1}^Y\right) &= \sum_j p_j \alpha_{j21}^X p(X_j^1 \equiv Y_j^2 \equiv Y_i^2) \delta_{ij1}^Y \\ &= \sum_j p_j \alpha_{j21}^X \delta_{ij1}^Y p(X_j^1 \equiv Y_j^2 \equiv Y_i^2) = 0, \end{aligned}$$

pois aqui também os alelos vêm de populações diferentes;

$$8) E\left(\alpha_{j21}^X \cdot -F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y\right) = \left(\sum_j p_j \alpha_{j21}^X\right) \left(-F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y\right) = 0,$$

$$\text{pois } \left(\sum_j p_j \alpha_{j21}^X\right) = 0;$$

$$\begin{aligned} 9) E\left(\delta_{ij(12)}^X \cdot \alpha_{i1}^Y\right) &= \sum_i p_i \delta_{i1(12)}^X p(X_i^1 \equiv X_j^1 \equiv Y_i^2) \alpha_{i1}^Y \\ &= \sum_i p_i \delta_{i1(12)}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv X_j^1 \equiv Y_i^2) = 0, \end{aligned}$$

pois $p(X_i \equiv X_j) = 0$, pois os alelos i e j vêm de diferentes populações;

$$10) E \left[\delta_{ij(12)}^X \cdot \alpha_{j1}^Y \right] = \sum_j p_j \delta_{jj(12)}^X \alpha_{j1}^Y p(X_i^1 \equiv X_j^1 \equiv Y_j^2) = 0,$$

pois, $p(X_i \equiv X_j) = 0$;

$$11) E \left[\delta_{ij(12)}^X \cdot \delta_{ij1}^Y \right] = \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j \delta_{ij}^X p(X_i^1 \equiv Y_i^2, X_j^1 \equiv Y_j^2) \delta_{ij}^Y = 0,$$

pois $p(X_i \equiv Y_i, X_j \equiv Y_j) = 0$, pois X e Y não podem ter o mesmo genótipo, já que o alelo j de X vem da população 2 e o alelo j de Y vem da população 1;

$$12) E \left[\delta_{ij(12)}^X \cdot -F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y \right] = \left(\sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j \delta_{ij(12)}^X \right) \left(-F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y \right) = 0,$$

$$\text{pois, } \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j \delta_{ij(12)}^X = 0.$$

Portanto, $\text{Cov}_g(X, Y)$ é:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(X, Y) &= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1) + \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_j^1) + \\ &\quad + \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{ii1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(X, Y) &= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y [p(X_i^1 \equiv Y_i^1) + p(X_i^1 \equiv Y_j^1)] + \\ &\quad + \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{ii1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1) \end{aligned}$$

Denominando-se:

$$\sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y = \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_{A1A2} \quad \text{e} \quad \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{i1}^Y = D_{112},$$

tem-se:

$$\text{Cov}_g(X, Y) = \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_{A1A2} [p(X_i \equiv Y_i) + p(X_i \equiv Y_j)] + D_{112} p(X_i \equiv Y_i \equiv Y_j).$$

Denominando-se:

$$\left(\frac{1}{2}\right) [p(X_i \equiv Y_i) + p(X_i \equiv Y_j)] = a_1 \quad \text{e} \quad p(X_i \equiv Y_i \equiv Y_j) = s_{YX},$$

tem-se:

$$\text{Cov}(X, Y) = a_1 \sigma_{A1A2} + s_{YX} D_{112},$$

que é a expressão geral utilizada para se achar a covariância entre um indivíduo de uma interpopulação e um indivíduo de uma das populações que deram origem a esta interpopulação. Considerando então que o indivíduo X foi originado desta interpopulação e denominando-se de Y_1 e Y_2 os indivíduos da população 1 e 2 que lhe deram origem, tem-se:

$$\text{Cov}(X, Y_1) = a_1 \sigma_{A1A2} + s_{Y1X} D_{112}$$

$$\text{Cov}(X, Y_2) = a_2 \sigma_{A2A1} + s_{Y2X} D_{121}$$

Os componentes σ_{A1A2} , σ_{A2A1} , D_{112} e D_{121} são definidos no APÊNDICE C.

APÊNDICE C

Dedução dos componentes da variância genética interpoblacional $\sigma_{A_1A_2}$, $\sigma_{A_2A_1}$, D_{112} e D_{121} , para um loco com dois alelos B e b:

a) $\sigma_{A_1A_2}$:

$$\sigma_{A_1A_2} = 2 \sum_i p_i \alpha_{i12} \alpha_{i1} = 2p \alpha_{B12} \alpha_{B1} + 2q \alpha_{b12} \alpha_{b1}$$

onde,

$$\alpha_{B12} = q[a + (s-r)d];$$

$$\alpha_{B1} = q[a + (q-p)d];$$

$$\alpha_{b12} = -p[a + (s-r)d];$$

$$\alpha_{b1} = -p[a + (q-p)d];$$

então:

$$\begin{aligned} \sigma_{A_1A_2} &= 2pq[a + (s-r)d] q[a + (q-p)d] + \\ &\quad + 2q(-p)[a + (s-r)d](-p)[a + (q-p)d] \\ &= 2pq^2[a + (s-r)d][a + (q-p)d] + \\ &\quad + 2qp^2[a + (s-r)d][a + (q-p)d] \\ &= 2pq[a + (s-r)d][a + (q-p)d] (q+p) \end{aligned}$$

Mas, $q+p = 1$, logo,

$$\sigma_{A_1A_2} = 2pq[a + (s-r)d][a + (q-p)d]$$

b) σ_{A2A1} :

$$\sigma_{A2A1} = 2 \sum_i p_i \alpha_{i12} \alpha_{i2} = 2r \alpha_{B21} \alpha_{B2} + 2s \alpha_{b21} \alpha_{b2}$$

onde:

$$\alpha_{B21} = s[a + (q-p)d];$$

$$\alpha_{B2} = s[a + (s-r)d];$$

$$\alpha_{b21} = -r[a + (q-p)d];$$

$$\alpha_{b2} = -r[a + (s-r)d].$$

então,

$$\begin{aligned} \sigma_{A2A1} &= 2rs[a + (q-p)d]s[a + (s-r)d] + \\ &\quad + 2s(-r)[a + (q-p)d](-r)[a + (s-r)d] \\ &= 2rs^2[a + (q-p)d][a + (s-r)d] + \\ &\quad + 2sr^2[a + (q-p)d][a + (s-r)d] \\ &= 2rs[a + (q-p)d][a + (s-r)d](r+s), \end{aligned}$$

mas $r + s = 1$, logo,

$$\sigma_{A2A1} = 2rs[a + (q-p)d][a + (s-r)d]$$

c) D_{112} :

$$D_{112} = \sum_i p_i \alpha_{i12} \delta_{ii1} = p \alpha_{B12} \delta_{BB1} + q \alpha_{b12} \delta_{bb1}$$

onde:

$$\alpha_{B12} = q[a + (s-r)d];$$

$$\delta_{BB1} = -2q^2d;$$

$$\alpha_{b12} = -p[a + (s-r)d];$$

$$\delta_{bb1} = -2p^2d;$$

então,

$$\begin{aligned}
D_{112} &= pq[a + (s-r)d](-2q^2d) + q(-p)[a + (s-r)d](-2p^2d) \\
&= -2pq^3[a + (s-r)d]d + 2p^3q[a + (s-r)d]d \\
&= -2pq[a + (s-r)d]d(q^2 - p^2).
\end{aligned}$$

Como $(q^2 - p^2) = (q-p)$, logo,

$$D_{112} = -2pq(q-p)[a + (s-r)d]d$$

d) D_{121} :

$$D_{121} = \sum_i p_i \alpha_{i121} \delta_{i12} = r \alpha_{B21} \delta_{BB2} + s \alpha_{b21} \delta_{bb2}$$

onde,

$$\alpha_{B21} = s[a + (q-p)d];$$

$$\delta_{BB2} = -2s^2d;$$

$$\alpha_{b21} = -r[a + (q-p)d];$$

$$\delta_{bb2} = -2r^2d;$$

então,

$$\begin{aligned}
D_{121} &= rs[a + (q-p)d](-2s^2d) + s(-r)[a + (q-p)d](-2r^2d) \\
&= -2rs^3[a + (q-p)d]d + 2r^3s[a + (q-p)d]d \\
&= -2rs[a + (q-p)d]d(s^2 - r^2),
\end{aligned}$$

Como $(s^2 - r^2) = (s-r)$, logo,

$$D_{121} = -2rs(s-r)[a + (q-p)d]d$$

APÊNDICE B

Para derivar a expressão geral da covariância entre parentes entre um indivíduo originado do cruzamento entre duas populações (híbrido interpopulacional) e um indivíduo de uma das populações que participaram do cruzamento, com a probabilidade de ser endogâmico, foram utilizados os modelos genéticos intra e interpopulacionais caracterizados nos itens 3.1.1 e 3.1.2, que são:

$$G_{ij1}^k = \mu_1^k + \alpha_{i1}^k + \alpha_{j1}^k + \delta_{ij1}^k$$

para um indivíduo da população 1;

$$G_{ij2}^k = \mu_2^k + \alpha_{i2}^k + \alpha_{j2}^k + \delta_{ij2}^k$$

para um indivíduo da população 2;

$$G_{ij(12)}^k = \mu_{(12)}^k + \alpha_{i12}^k + \alpha_{j21}^k + \delta_{ij(12)}^k$$

(SOUZA JÚNIOR, 1988)

para um indivíduo do cruzamento entre as populações 1 e 2.

Será eliminada a notação k para facilidade de manipulação.

Considerando-se então as esperanças matemáticas dos efeitos dos alelos e das suas interações, bem como a definição da estrutura de uma população com endogamia (KEMPTHORNE, 1957) citados no item 3.1.1., tem-se:

$$E(G_{ij1}) = \mu_{01} + F \sum_i p_i \delta_{ii1};$$

$$E(G_{ij2}) = \mu_{02} + F \sum_i p_i \delta_{ii2};$$

$$E(G_{ij(12)}) = \mu_{12}$$

Denominando-se de X o indivíduo originado de uma interpopulação resultante do cruzamento entre duas populações P_1 e P_2 e de Y um indivíduo originado da população P_1 , tem-se:

$$G_{ij1}^Y = \mu_1^Y + \alpha_{i1}^Y + \alpha_{j1}^Y + \delta_{ij1}^Y$$

e

$$G_{ij(12)}^X = \mu_{(12)}^X + \alpha_{i12}^X + \alpha_{j21}^X + \delta_{ij(12)}^X$$

A covariância genética entre os indivíduos X e Y é:

$$\text{Cov}(X, Y) = E \left\{ \left[G_{ij(12)}^X - E(G_{ij(12)}^X) \right] \left[G_{ij1}^Y - E(G_{ij1}^Y) \right] \right\}$$

Substituindo-se os termos vem:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(X, Y) &= E \left[\left(\mu_{12}^X + \alpha_{i12}^X + \alpha_{j21}^X + \delta_{ij(12)}^X - \mu_{12}^X \right) \times \right. \\ &\quad \left. \times \left(\mu_{01}^Y + \alpha_{i1}^Y + \alpha_{j1}^Y + \delta_{ij1}^Y - \mu_{01}^Y - F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y \right) \right] = \\ &= E \left[\left(\alpha_{i12}^X + \alpha_{j21}^X + \delta_{ij(12)}^X \right) \left(\alpha_{i1}^Y + \alpha_{j1}^Y + \delta_{ij1}^Y - F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y \right) \right] = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= E\left(\alpha_{i12}^X, \alpha_{i1}^Y\right) + E\left(\alpha_{i12}^X, \alpha_{j1}^Y\right) + E\left(\alpha_{i12}^X, \delta_{ij1}^Y\right) + E\left(\alpha_{i12}^X, -F \sum_i p_i \delta_{ii}^Y\right) + \\
&+ E\left(\alpha_{j21}^X, \alpha_{i1}^Y\right) + E\left(\alpha_{j21}^X, \alpha_{j1}^Y\right) + E\left(\alpha_{j21}^X, \delta_{ij1}^Y\right) + E\left(\alpha_{j21}^X, -F \sum_i p_i \delta_{ii}^Y\right) + \\
&+ E\left(\delta_{ij(12)}^X, \alpha_{i1}^Y\right) + E\left(\delta_{ij(12)}^X, \alpha_{j1}^Y\right) + E\left(\delta_{ij(12)}^X, \delta_{ij1}^Y\right) + \\
&+ E\left(\delta_{ij(12)}^X, -F \sum_i p_i \delta_{ii}^Y\right).
\end{aligned}$$

Analisando-se cada termo isoladamente, tem-se:

$$1) E\left(\alpha_{i12}^X, \alpha_{i1}^Y\right) = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X p(X_i^1 \equiv Y_i^1) \alpha_{i1}^Y = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1),$$

pois existe a probabilidade de X e Y receberem cópia de um mesmo alelo da população 1.

$$2) E\left(\alpha_{i12}^X, \alpha_{j1}^Y\right) = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X p(X_i^1 \equiv Y_j^1) \alpha_{j1}^Y = \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{j1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_j^1),$$

pois existe a probabilidade de x e y receberem cópia de um mesmo alelo da população 1.

$$\begin{aligned}
3) E\left(\alpha_{i12}^X, \delta_{ij1}^Y\right) &= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1) \delta_{ij1}^Y \\
&= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{ii1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1),
\end{aligned}$$

pois existe a probabilidade de Y ser homozigótico e seus alelos serem idênticos, por descendência, a um alelo de X, da população 1.

$$4) E \left(\alpha_{i12}^X \cdot -F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y \right) = \left(\sum_i p_i \alpha_{i12}^X \right) \left(-F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y \right) = 0,$$

$$\text{pois } \sum_i p_i \alpha_{i12}^X = 0.$$

$$5) E \left(\alpha_{j21}^X \cdot \alpha_{i1}^Y \right) = \sum_j p_j \alpha_{j21}^X p(X_j^1 \equiv Y_i^2) \alpha_{j1}^Y = \sum_j p_j \alpha_{j12}^X \alpha_{j1}^Y p(X_j^1 \equiv Y_i^2) = 0,$$

pois i e j vêm de populações diferentes e, consequentemente,
 $p(X_j^1 \equiv Y_i^2) = 0$;

$$6) E \left(\alpha_{j21}^X \cdot \alpha_{j1}^Y \right) = \sum_j p_j \alpha_{j21}^X p(X_j^1 \equiv Y_j^2) \alpha_{j1}^Y = \sum_j p_j \alpha_{j21}^X \alpha_{j1}^Y p(X_j^1 \equiv Y_j^2) = 0,$$

pois o alelo j de X e o alelo j de Y vêm de populações diferentes, logo não têm identidade por descendência;

$$\begin{aligned} 7) E \left(\alpha_{j21}^X \cdot \delta_{jj1}^Y \right) &= \sum_j p_j \alpha_{j21}^X p(X_j^1 \equiv Y_j^2 \equiv Y_i^2) \delta_{jj1}^Y \\ &= \sum_j p_j \alpha_{j21}^X \delta_{jj1}^Y p(X_j^1 \equiv Y_j^2 \equiv Y_i^2) = 0, \end{aligned}$$

pois aqui também os alelos vêm de populações diferentes;

$$8) E \left(\alpha_{j21}^X \cdot -F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y \right) = \left(\sum_j p_j \alpha_{j21}^X \right) \left(-F \sum_i p_i \delta_{i11}^Y \right) = 0,$$

$$\text{pois } \left(\sum_j p_j \alpha_{j21}^X \right) = 0;$$

$$\begin{aligned} 9) E \left(\delta_{ij(12)}^X \cdot \alpha_{i1}^Y \right) &= \sum_i p_i \delta_{ii(12)}^X p(X_i^1 \equiv X_j^1 \equiv Y_i^2) \alpha_{j1}^X \\ &= \sum_i p_i \delta_{ii(12)}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv X_j^1 \equiv Y_i^2) = 0, \end{aligned}$$

pois $p(X_i \equiv X_j) = 0$, pois os alelos i e j vêm de diferentes populações;

$$10) E\left(\delta_{ij(12)}^X \cdot \alpha_{j1}^Y\right) = \sum_j p_j \delta_{jj(12)}^X \alpha_{j1}^Y p(X_i^1 \equiv X_j^1 \equiv Y_j^2) = 0,$$

pois, $p(X_i \equiv X_j) = 0$;

$$11) E\left(\delta_{ij(12)}^X \cdot \delta_{ij1}^Y\right) = \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j \delta_{ij}^X p(X_i^1 \equiv Y_i^2, X_j^1 \equiv Y_j^2) \delta_{ij}^Y = 0,$$

pois $p(X_i \equiv Y_i, X_j \equiv Y_j) = 0$, pois X e Y não podem ter o mesmo genótipo, já que o alelo j de X vem da população 2 e o alelo j de Y vem da população 1;

$$12) E\left(\delta_{ij(12)}^X \cdot -F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y\right) = \left(\sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j \delta_{ij(12)}^X\right) \left(-F \sum_i p_i \delta_{ii1}^Y\right) = 0,$$

$$\text{pois, } \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} p_i p_j \delta_{ij(12)}^X = 0.$$

Portanto, $\text{Cov}_g(X, Y)$ é:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(X, Y) &= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1) + \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_j^1) + \\ &+ \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{ii1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}_g(X, Y) &= \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y [p(X_i^1 \equiv Y_i^1) + p(X_i^1 \equiv Y_j^1)] + \\ &+ \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{ii1}^Y p(X_i^1 \equiv Y_i^1 \equiv Y_j^1) \end{aligned}$$

Denominando-se:

$$\sum_i p_i \alpha_{i12}^X \alpha_{i1}^Y = \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_{A1A2} \quad \text{e} \quad \sum_i p_i \alpha_{i12}^X \delta_{i11}^Y = D_{112},$$

tem-se:

$$\text{Cov}_g(X, Y) = \left(\frac{1}{2}\right) \sigma_{A1A2} [p(X_i \equiv Y_i) + p(X_i \equiv Y_j)] + D_{112} p(X_i \equiv Y_i \equiv Y_j).$$

Denominando-se:

$$\left(\frac{1}{2}\right) [p(X_i \equiv Y_i) + p(X_i \equiv Y_j)] = a_1 \quad \text{e} \quad p(X_i \equiv Y_i \equiv Y_j) = s_{YX},$$

tem-se:

$$\text{Cov}(X, Y) = a_1 \sigma_{A1A2} + s_{YX} D_{112},$$

que é a expressão geral utilizada para se achar a covariância entre um indivíduo de uma interpopulação e um indivíduo de uma das populações que deram origem a esta interpopulação. Considerando então que o indivíduo X foi originado desta interpopulação e denominando-se de Y_1 e Y_2 os indivíduos da população 1 e 2 que lhe deram origem, tem-se:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(X, Y_1) &= a_1 \sigma_{A1A2} + s_{Y1X} D_{112} \\ \text{e} \\ \text{Cov}(X, Y_2) &= a_2 \sigma_{A2A1} + s_{Y2X} D_{121} \end{aligned}$$

Os componentes σ_{A1A2} , σ_{A2A1} , D_{112} e D_{121} são definidos no APÊNDICE C.

APÊNDICE C

Dedução dos componentes da variância genética interpopulacional $\sigma_{A_1A_2}$, $\sigma_{A_2A_1}$, D_{112} e D_{121} , para um loco com dois alelos B e b:

a) $\sigma_{A_1A_2}$:

$$\sigma_{A_1A_2} = 2 \sum_i p_i \alpha_{i12} \alpha_{i1} = 2p \alpha_{B12} \alpha_{B1} + 2q \alpha_{b12} \alpha_{b1}$$

onde,

$$\alpha_{B12} = q[a + (s-r)d];$$

$$\alpha_{B1} = q[a + (q-p)d];$$

$$\alpha_{b12} = -p[a + (s-r)d];$$

$$\alpha_{b1} = -p[a + (q-p)d];$$

então:

$$\begin{aligned} \sigma_{A_1A_2} &= 2pq[a + (s-r)d] q[a + (q-p)d] + \\ &\quad + 2q(-p)[a + (s-r)d](-p)[a + (q-p)d] \\ &= 2pq^2[a + (s-r)d][a + (q-p)d] + \\ &\quad + 2qp^2[a + (s-r)d][a + (q-p)d] \\ &= 2pq[a + (s-r)d][a + (q-p)d] (q+p) \end{aligned}$$

Mas, $q+p = 1$, logo,

$$\sigma_{A_1A_2} = 2pq[a + (s-r)d][a + (q-p)d]$$

b) σ_{A2A1} :

$$\sigma_{A2A1} = 2 \sum_i p_i \alpha_{i21} \alpha_{i2} = 2r \alpha_{B21} \alpha_{B2} + 2s \alpha_{b21} \alpha_{b2}$$

onde:

$$\alpha_{B21} = s[a + (q-p)d];$$

$$\alpha_{B2} = s[a + (s-r)d];$$

$$\alpha_{b21} = -r[a + (q-p)d];$$

$$\alpha_{b2} = -r[a + (s-r)d].$$

então,

$$\begin{aligned} \sigma_{A2A1} &= 2rs[a + (q-p)d]s[a + (s-r)d] + \\ &\quad + 2s(-r)[a + (q-p)d](-r)[a + (s-r)d] \\ &= 2rs^2[a + (q-p)d][a + (s-r)d] + \\ &\quad + 2sr^2[a + (q-p)d][a + (s-r)d] \\ &= 2rs[a + (q-p)d][a + (s-r)d](r+s), \end{aligned}$$

mas $r + s = 1$, logo,

$$\sigma_{A2A1} = 2rs[a + (q-p)d][a + (s-r)d]$$

c) D_{112} :

$$D_{112} = \sum_i p_i \alpha_{i12} \delta_{ii1} = p \alpha_{B12} \delta_{BB1} + q \alpha_{b12} \delta_{bb1}$$

onde:

$$\alpha_{B12} = q[a + (s-r)d];$$

$$\delta_{BB1} = -2q^2d;$$

$$\alpha_{b12} = -p[a + (s-r)d];$$

$$\delta_{bb1} = -2p^2d;$$

então,

$$\begin{aligned}
D_{112} &= pq[a + (s-r)d](-2q^2d) + q(-p)[a + (s-r)d](-2p^2d) \\
&= -2pq^3[a + (s-r)d]d + 2p^3q[a + (s-r)d]d \\
&= -2pq[a + (s-r)d]d(q^2 - p^2).
\end{aligned}$$

Como $(q^2 - p^2) = (q-p)$, logo,

$$D_{112} = -2pq(q-p)[a + (s-r)d]d$$

d) D_{121} :

$$D_{121} = \sum_i p_i \alpha_{i121} \delta_{i12} = r \alpha_{B21} \delta_{BB2} + s \alpha_{b21} \delta_{bb2}$$

onde,

$$\alpha_{B21} = s[a + (q-p)d];$$

$$\delta_{BB2} = -2s^2d;$$

$$\alpha_{b21} = -r[a + (q-p)d];$$

$$\delta_{bb2} = -2r^2d;$$

então,

$$\begin{aligned}
D_{121} &= rs[a + (q-p)d](-2s^2d) + s(-r)[a + (q-p)d](-2r^2d) \\
&= -2rs^3[a + (q-p)d]d + 2r^3s[a + (q-p)d]d \\
&= -2rs[a + (q-p)d]d(s^2 - r^2),
\end{aligned}$$

Como $(s^2 - r^2) = (s-r)$, logo,

$$D_{121} = -2rs(s-r)[a + (q-p)d]d$$