**HETEROSE, DEPRESSÃO POR ENDOGAMIA E VARIABILIDADE
GENÉTICA ASSOCIADAS À SELEÇÃO E OSCILAÇÃO GENÉTICA
NAS POPULAÇÕES DE MILHO BR-105 E BR-106**

GABRIEL DEHON SAMPAIO PEÇANHA REZENDE

Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

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

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Abril - 1997

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - Campus "Luiz de Queiroz"/USP

Rezende, Gabriel Dehon Sampaio Peçanha

Heterose, depressão por endogamia e variabilidade genética associadas à seleção e oscilação genética nas populações de milho BR-105 e BR-106 / Gabriel Dehon Sampaio Peçanha Rezende. - Piracicaba, 1997.

112 p.

Tese (doutorado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1997.
Bibliografia.

1. Endogamia 2. Heterose 3. Milho 4. Seleção recorrente I. Título

CDD 633.15

**HETEROSE, DEPRESSÃO POR ENDOGAMIA E VARIABILIDADE
GENÉTICA ASSOCIADAS À SELEÇÃO E OSCILAÇÃO GENÉTICA
NAS POPULAÇÕES DE MILHO BR-105 E BR-106**

GABRIEL DEHON SAMPAIO PEÇANHA REZENDE

Aprovada em: 27/06/1997.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Cláudio Lopes de Souza Júnior

ESALQ/USP;

Prof. Dr. Isaias Oltvio Geraldi

ESALQ/USP;

Prof. Dr. Roland Vencovsky

ESALQ/USP;

Prof. Dr. César Augusto Brasil Pereira Pinto

UFLA;

Pesq. Dr. Antônio Carlos da Silva

Sementes Agroceres S/A.

Prof. Dr. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR
Orientador

A Deus, causa primária de todas as coisas.

Minha esposa Ingrid e minha filha Gabriela.

Meus pais Antônio e Telma.

Meus irmãos.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP), pela oportunidade concedida.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo auxílio financeiro destinado à realização deste projeto.

À Sementes Agrocere S/A, pela disponibilidade demonstrada na condução do experimento localizado em Andradas - MG.

Ao Professor Cláudio Lopes de Souza Júnior, que em sua sábia orientação soube conciliar capacidade, dedicação, confiança e amizade.

A todos os membros da Comissão Julgadora, pela disponibilidade e pelas valiosas contribuições transmitidas.

A todos os Professores da ESALQ/USP, que durante este aprendizado contribuíram de alguma maneira para meu crescimento profissional.

A todos os colegas do curso de Genética e Melhoramento de Plantas, pelo grande companheirismo vivenciado durante todos os passos desta caminhada.

Ao amigo Daniel Furtado Ferreira, pela colaboração e, principalmente, pela sincera amizade.

A todos os funcionários do Departamento de Genética, pelo convívio e atenção. Particularmente a Antônio Jucelino Desidério e a Ariberto Soares de Oliveira, pela expressiva ajuda na condução dos experimentos.

Aos ~~companheiros~~ do Centro de Pesquisa e Tecnologia da Aracruz Celulose S/A, em especial Fernando de L. G. Bertolucci e Ergilio Cláudio-da-Silva Júnior, pelo apoio e interesse ~~empregados~~ para que este trabalho fosse concluído com êxito.

Aos meus pais Antônio Ferreira de Rezende e Telma Sampaio Rezende, pela ~~tema~~ atenção manifestada em suas incessantes orações.

À minha esposa Ingrid Lameiras de Souza Rezende, que mesmo nos momentos mais difíceis dedicou-se como mulher e companheira à conquista deste ideal.

Finalmente, a Deus, que tudo permitiu.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	i
SUMMARY	iii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Seleção recorrente em milho	4
2.1.1. Heterose, depressão por endogamia e variabilidade genética associadas à seleção recorrente em milho	8
2.2. Bases teóricas da oscilação genética	14
2.2.1. Endogamia	16
2.2.2. Médias e variâncias genéticas	21
2.3. Efeitos da seleção e da oscilação genética em milho	24
3. MATERIAL E MÉTODOS	32
3.1. Material genético	32
3.2. Tratamentos e procedimentos experimentais	33
3.3. Análise estatístico-genética dos dados	35
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	46
4.1. Efeitos da seleção e da oscilação genética nos componentes de médias, heterose e depressão por endogamia	46
4.2. Efeitos da seleção e da oscilação genética na variabilidade genética	64

5. CONCLUSÕES	74
TABELAS	76
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	101

**HETEROSE, DEPRESSÃO POR ENDOGAMIA E VARIABILIDADE
GENÉTICA ASSOCIADAS À SELEÇÃO E OSCILAÇÃO GENÉTICA
NAS POPULAÇÕES DE MILHO BR-105 E BR-106**

Autor: GABRIEL DEHON SAMPAIO PEÇANHA REZENDE

Orientador: PROF. DR. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

RESUMO

Para se investigar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre a heterose e a depressão por endogamia, as populações de milho BR-105 e BR-106, e suas respectivas variedades sintéticas IG-3 e IG-4, obtidas após um ciclo de seleção recorrente recíproca com utilização de elevadas intensidades de seleção, foram intercruzadas em sistema dialélico, autofecundadas e multiplicadas, compondo 14 tratamentos avaliados pelo delineamento de blocos casualizados, em três locais, com dez repetições por local. Paralelamente, procurou-se verificar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre a variabilidade genética dos materiais, pela avaliação de 169 progênies de irmãos germanos interpopulacionais do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106, e de 169 progênies de irmãos germanos interpopulacionais do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4, através de dois látices 13 x 13, cada um com metade das progênies de cada cruzamento, instalados em dois locais, com duas repetições por local. Os dados obtidos

ao nível de médias de parcelas para os caracteres peso de espigas, altura da planta e da espiga, posição relativa da espiga na planta e índice de prolificidade foram utilizados na obtenção de estimativas de componentes genéticos de médias e variâncias, de acordo com metodologias estatísticas específicas.

O processo seletivo foi eficiente em melhorar a média e a heterose do híbrido interpopulacional e em melhorar a média e reduzir a depressão por endogamia da população BR-105, mas não foi efetivo em melhorar a população BR-106, que apresentou decréscimo em seu desempenho individual e manteve seus níveis de depressão por endogamia, para a maioria dos caracteres avaliados. A magnitude das alterações observadas na heterose do híbrido interpopulacional e na depressão por endogamia das populações foi função de modificações nas frequências de alelos de efeito dominante nas populações *per se* e no híbrido interpopulacional, e principalmente, função dos efeitos da redução na heterozigose por oscilação genética, atuando significativamente no sentido de reduzir a expressão da maioria das características, em ambas as populações.

Apesar do tamanho efetivo restrito das variedades sintéticas, a interpopulação IG-3 x IG-4 não apresentou diferenças significativas em relação a interpopulação BR-105 x BR-106, no que se refere à expressão da variabilidade genética e, consequentemente, da resposta esperada à seleção, para a maioria das características avaliadas. Além disso, o processo de melhoramento do híbrido interpopulacional se deu sem que houvesse perda de normalidade e presença de assimetrias na distribuição dos dados indicando, portanto, que o efeito conjunto da seleção e da oscilação genética não afetou significativamente os padrões de variação das progênies interpopulacionais, garantindo a integridade da variabilidade genética necessária para a realização de futuros ciclos de seleção.

**HETEROSIS, INBREEDING DEPRESSION AND GENETIC VARIABILITY
AS AFFECTED BY SELECTION AND GENETIC DRIFT
IN BR-105 AND BR-106 MAIZE POPULATIONS**

Author: GABRIEL DEHON SAMPAIO PEÇANHA REZENDE

Adviser: PROF. DR. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

SUMMARY

To investigate selection and genetic drift effects over heterosis and inbreeding depression, BR-105 and BR-106 maize populations and their respective synthetics IG-3 and IG-4, obtained after one cycle of reciprocal recurrent selection with high selection intensities, were intermated in a diallel system, selfed and multiplied. The resulting 14 treatments were evaluated through RCB design with ten replications, across three locations. Concurrently, selection and genetic drift effects over genetic variability were investigated by evaluating 169 full-sib progenies between BR-105 and BR-106 populations, and 169 full-sib progenies between IG-3 and IG-4 synthetics. Two 13 x 13 lattices were used, each one with half the progenies of each cross, with two replications and across two locations. Data obtained on a plot mean basis for ear weight, plant and ear heights, plant relative ear position and prolificity index were used to estimate genetic components of means and variances, according to specific statistical procedures.

Reciprocal recurrent selection was efficient at improving the mean and heterosis of the interpopulation cross and at improving the mean and reducing inbreeding depression of BR-105 population, but did not improve BR-106 population, which presented decrease in its individual performance and sustained its inbreeding depression level, for most traits. The magnitude of the observed changes in heterosis and inbreeding depression was determined by modifications in the frequencies of alleles with dominant effect on the populations *per se* and on the interpopulation cross, and especially by heterozygosity reduction due to random genetic drift, significantly acting to reduce expression of most traits on both populations.

Despite the synthetics restricted effective population size, there was no significant differences between the interpopulations IG-3 x IG-4 and BR-105 x BR-106 regarding the expression of genetic variability, and as a result, of the expected response to selection, for most traits. Besides, the improvement of the interpopulation hybrid was accomplished without loss of normality and presence of skewness in data distribution, suggesting that selection and genetic drift effects did not act upon the interpopulation full-sib progeny variation patterns, ensuring the genetic variability required by the completion of future cycles of selection.

1. INTRODUÇÃO

Os diversos métodos de seleção recorrente, originalmente propostos por JENKINS (1940), HULL (1945) e COMSTOCK et al. (1949), tem sido amplamente utilizados para promover o melhoramento de populações na cultura do milho. Este processo, definido basicamente como avaliação, seleção e recombinação de genótipos superiores por sucessivas gerações, tem como objetivo aumentar gradualmente a frequência de alelos favoráveis nas populações e, ao mesmo tempo, manter a variabilidade genética em níveis satisfatórios para que a seleção possa ser praticada com eficiência por um longo período de tempo (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987).

Estes métodos se constituem, também, na base para o sucesso na obtenção de híbridos superiores e de linhagens endogâmicas altamente produtivas que minimizem o custo da semente híbrida, objetivo final dos programas de melhoramento de milho. Tal afirmação fundamenta-se na premissa de que as performances das linhagens e de seus híbridos são determinadas, respectivamente, pelo desempenho das populações *per se* e dos cruzamentos interpopulacionais (SOUZA JR., 1993).

Várias pesquisas mostram que a heterose em cruzamentos e a depressão por endogamia de populações de milho submetidas à seleção recorrente, parâmetros que refletem, respectivamente, o comportamento dos híbridos e das linhagens retiradas destes

materiais, sofrem alterações significativas com o decorrer do processo seletivo (SOUZA JR., 1985; SOUZA JR. & MIRANDA FILHO, 1985, 1989; LAMKEY & SMITH, 1987; HALLAUER et al., 1988). Apesar disso, a variabilidade genética das populações não tem se alterado substancialmente ao longo dos ciclos de seleção (COORS, 1988; STUCKER & HALLAUER, 1992; SCHNICKER & LAMKEY, 1993; HOLTHAUS & LAMKEY, 1995).

Deve-se ressaltar, contudo, que o efeito da seleção, por si só, não é o único fator a provocar alterações na heterose, depressão por endogamia e variabilidade genética dos materiais. Mudanças nas frequências alélicas devido à oscilação genética, processo aleatório resultante da amostragem de gametas, também devem afetar estes parâmetros, principalmente pela utilização de tamanhos efetivos populacionais reduzidos (WRICKE & WEBER, 1986, FALCONER, 1989). Pela aplicação de metodologia genético-estatística proposta por SMITH (1979a, b, 1983), tem-se observado que em populações de milho submetidas à seleção recorrente, a depressão por endogamia devido à oscilação genética apresenta valores elevados e, muitas vezes, próximos aos dos ganhos obtidos com a seleção (HELMS et al., 1989; EYHERABIDE & HALLAUER, 1991; KEERATINJAKAL & LAMKEY, 1993). Apesar da inovação dessa metodologia e da importância das informações por ela geradas, não existem relatos de sua aplicação em materiais utilizados como germoplasma básico nos programas de melhoramento de milho conduzidos no Brasil.

Do exposto, foi realizado o presente trabalho com o objetivo de avaliar, através da metodologia proposta por SMITH (1979a, b, 1983), e também pela estimação de componentes de médias, variâncias e parâmetros derivados, os efeitos da seleção e da

oscilação genética sobre a heterose, depressão por endogamia e variabilidade genética, em duas importantes populações de milho submetidas a um ciclo de intensa seleção recorrente recíproca, cujos produtos foram duas variedades sintéticas de reduzido tamanho efetivo populacional.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Seleção recorrente em milho

Para aumentar a probabilidade de obtenção de híbridos superiores e de linhagens endogâmicas altamente produtivas, objetivo final dos programas de melhoramento de milho, deve-se partir de populações melhoradas (MIRANDA FILHO & VIEGAS, 1987), pois as performances das linhagens e de seus híbridos podem ser avaliadas com base no comportamento das populações *per se* e dos cruzamentos interpopulacionais, respectivamente (SOUZA JR., 1993).

Portanto, a base para o sucesso deste tipo de programa reside no melhoramento das populações *per se* e dos híbridos interpopulacionais, o que se consegue pela aplicação de diferentes métodos de seleção recorrente. Este processo, definido como seleção, geração após geração, com intercruzamento dos materiais selecionados (HULL, 1945), tem como objetivo aumentar gradualmente a frequência dos alelos favoráveis e, ao mesmo tempo, manter a variabilidade genética das populações ao longo dos ciclos de melhoramento (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987).

Existem basicamente duas modalidades de seleção recorrente: intrapopulacional e interpopulacional. Na seleção recorrente intrapopulacional o objetivo principal é o

melhoramento da população *per se*, não sendo avaliado o seu comportamento no cruzamento com outras populações. Neste tipo de seleção recorrente, os genótipos de uma população são avaliados com base no desempenho de suas progênes em experimentos com repetições, e aqueles selecionados são recombinados para gerar uma população melhorada que é, então, submetida a um novo ciclo seletivo.

Dos vários métodos de seleção recorrente intrapopulacional destacam-se a seleção massal, baseada no fenótipo dos indivíduos, e a seleção com uso de progênes, incluindo progênes de meios irmãos, irmãos completos e de autofecundação (S_1 ou S_2). Estes métodos podem ainda se diferenciar no que se refere ao tipo de progênie utilizada na recombinação dos genótipos superiores. Assim, no método de seleção com progênes de meios irmãos, a recombinação pode ser feita com sementes remanescentes das progênes selecionadas ou com progênes de autofecundação (S_1), o que exige a presença de plantas prolíficas para a obtenção dos dois tipos de progênes. Raciocínio análogo aplica-se à seleção com progênes de irmãos completos e, finalmente, no caso da seleção com progênes endogâmicas S_1 e S_2 , as unidades de recombinação equivalem às unidades de seleção, ou seja, progênes S_1 e S_2 , respectivamente (HALLAUER et al., 1988).

Fica evidente, portanto, que o ganho com a seleção varia de acordo com o método utilizado. Informações detalhadas a respeito destes métodos e comparações referentes ao progresso obtido com a seleção são apresentadas por ARIAS (1995), mas deve-se mencionar que na seleção recorrente intrapopulacional a resposta direta à seleção aparece nas populações *per se*, e a resposta indireta aparece nos seus respectivos cruzamentos.

No que se refere a seleção recorrente interpopulacional ou recíproca, ênfase é dada ao melhoramento do híbrido interpopulacional, visando a maximização da heterose

(MOLL & STUBER, 1971; HALLAUER et al., 1988). Neste esquema de seleção recorrente, os genótipos de cada população são avaliados em cruzamentos com genótipos da população recíproca. As progênies interpopulacionais obtidas são avaliadas em experimentos com repetições e os genótipos de cada população que apresentam melhor capacidade de combinação com a população recíproca são recombinados entre si, utilizando-se para isso progênies intrapopulacionais. Portanto, cada genótipo deverá produzir obrigatoriamente dois tipos de progênies, uma inter e outra intrapopulacional, buscando-se assim o melhoramento da heterose que se manifesta nos cruzamentos e das populações *per se*.

Os tipos de progênies, inter e intrapopulacionais, geralmente utilizadas são, respectivamente: meios irmãos e S_1 ; irmãos completos e S_1 ; meios irmãos e meios irmãos. Como comentado anteriormente, as progênies interpopulacionais são utilizadas como unidades de seleção e as intrapopulacionais como unidades de recombinação. Deve-se observar que, em todos os casos, a presença de plantas prolíficas é exigida para que se obtenha os dois tipos de progênies (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987).

A resposta à seleção interpopulacional varia de acordo com o método utilizado. VENCOVSKY (1987) apresenta informações detalhadas a esse respeito, e os principais resultados obtidos com cada método anteriormente mencionado são abordados por ARIAS (1995). Ressalta-se o fato de que a resposta direta à seleção interpopulacional aparece nos cruzamentos entre populações e a resposta indireta nas populações *per se*.

Diversos trabalhos envolvendo esquemas de seleção recorrente intra e interpopulacionais, bem como comparações entre eles, mostram que o método interpopulacional tem sido mais eficiente em melhorar a produtividade do híbrido

interpopulacional e de uma das populações *per se*, apresentando a população recíproca ganhos não significativos ou, até mesmo, decréscimos significativos no rendimento. Já o método intrapopulacional, tem melhorado as populações *per se* de maneira mais eficiente, ficando o híbrido interpopulacional com menores incrementos na produtividade (MOLL et al., 1978; MOLL & HANSON, 1984; HELMS et al., 1989).

Estudos teóricos realizados por SOUZA JR. (1993), confirmam as tendências anteriormente mencionadas, e evidenciam que estes métodos tem falhado em atender de forma ampla aos objetivos dos programas de melhoramento do milho. Diante disso, o mesmo autor sugere a utilização de um método modificado de seleção recorrente, onde uma das populações, a que apresenta menor valor médio para o caráter em questão, é utilizada como testadora dela mesma e da população recíproca. Portanto, o método apresenta uma abordagem interpopulacional para a população de maior média e intrapopulacional para a população de menor média.

De acordo com SOUZA JR. (1993), a metodologia proposta se apresenta mais eficiente que a seleção intrapopulacional e tão eficiente quanto a seleção interpopulacional para melhorar a população superior, mais eficiente que a seleção interpopulacional e tão eficiente quanto a seleção intrapopulacional para melhorar a população inferior, mais eficiente que a seleção intrapopulacional e menos eficiente que a interpopulacional para melhorar a heterose; e mais eficiente que ambos os métodos para o melhoramento do híbrido interpopulacional. Do exposto, no contexto geral, esse método parece ser superior aos métodos tradicionais, o que, segundo o autor, está relacionado às magnitudes de novos componentes genéticos de variância e covariância por ele sugeridos. Tais evidências foram confirmadas por ARIAS (1995).

2.1.1. Heterose, depressão por endogamia e variabilidade genética associadas à seleção recorrente em milho

Como consequência das mudanças nas frequências alélicas das populações submetidas à seleção recorrente, alterações na heterose, depressão por endogamia e variabilidade genética são esperadas, influenciando diretamente o desempenho dos híbridos e das linhagens endogâmicas derivados destes materiais, bem como a realização de ciclos seletivos futuros.

Os resultados de pesquisa relativos aos efeitos da seleção recorrente sobre a heterose não são consistentes, pois enquanto alguns trabalhos reportam aumento em seu valor para a produção de grãos ao longo dos ciclos seletivos, outros evidenciam sua redução (GENTER, 1973; EBERHART et al., 1973; RUSSELL et al., 1973; PATERNIANI & VENCOSKY, 1977; DARRAH et al., 1978).

Com base nessa falta de consistência dos resultados de pesquisa, SOUZA JR. & MIRANDA FILHO (1985) realizaram um trabalho com o objetivo de estudar, teoricamente, a alteração esperada na heterose pela aplicação dos dois tipos de seleção recorrente, intra e interpopulacional, em função das frequências alélicas e dos efeitos genotípicos. Verificou-se que, do ponto de vista teórico, a alteração na heterose tende a ser negativa para a seleção recorrente intrapopulacional e positiva para a seleção interpopulacional, em função desta última fazer uso dos efeitos genéticos aditivos e não aditivos, nos locos para os quais existe divergência entre as populações e algum grau de dominância. Posteriormente, outras pesquisas realizadas com base no estudo de

variâncias e covariâncias genéticas intra e interpopulacionais confirmaram esta tendência (SOUZA JR. & MIRANDA FILHO, 1989; SOUZA JR., 1993). Deve-se mencionar que resultados não coerentes com o esperado teoricamente podem ser explicados pela ocorrência de interação de genótipos por ambientes ou de problemas experimentais na avaliação dos ciclos de seleção (SOUZA JR. & MIRANDA FILHO, 1985).

A depressão por endogamia também tem sofrido alterações significativas com o decorrer dos processos de seleção. De maneira geral, tem sido observada, para o caráter produção de grãos, uma tendência de redução na depressão por endogamia dos materiais submetidos aos diferentes métodos de seleção recorrente (GENTER, 1971; GOULAS & LONQUIST, 1976; OYERVIDES-GARCIA & HALLAUER, 1986; HALLAUER et al., 1988; RODRIGUEZ & HALLAUER, 1988; ODHIAMBO & COMPTON, 1989).

Estudos teóricos realizados por SOUZA JR. (1985), para seleção recorrente intrapopulacional, mostram que, considerando um loco com dois alelos e dominância completa, a depressão por endogamia só diminui quando a frequência do alelo favorável é superior a 0,5. Se essa frequência for inferior a 0,5, a depressão por endogamia tende a se acentuar com a seleção. Portanto, este modelo teórico explica os resultados citados na literatura, uma vez que espera-se um aumento na frequência dos alelos favoráveis para um grande número de locos, na medida em que se pratica o melhoramento das populações.

FERNANDES (1990) demonstrou que a alteração ocorrida na depressão por endogamia, após a realização de um ciclo seletivo, é função da diferença entre o progresso esperado na população sob seleção e o progresso esperado nas linhagens dela originadas, obtendo, para vários esquemas de seleção recorrente, expressões que

possibilitaram a comparação entre os métodos. De maneira geral, concluiu-se que tanto para a seleção intra como para a interpopulacional, a depressão por endogamia aumenta em populações com baixas frequências dos alelos favoráveis ($< 0,5$), praticamente não se altera com frequências alélicas intermediárias, e diminui em populações com altas frequências dos alelos favoráveis ($> 0,5$), confirmando exatamente os mesmos padrões observados por SOUZA JR. (1985). Foi evidenciado ainda, que dentro desta tendência geral esperada, os diferentes esquemas de seleção recorrente podem alterar a depressão por endogamia em diferentes intensidades.

No que concerne aos efeitos da seleção recorrente sobre a variabilidade genética, parece existir um consenso na literatura de que as alterações verificadas neste componente não tem sido suficientes para limitar o progresso com a seleção no longo prazo. Neste contexto, alguns trabalhos mostram que a variância genética aditiva das populações sob melhoramento tende a se reduzir após o primeiro ciclo de seleção, permanecendo em seguida relativamente constante e em níveis satisfatórios para a continuidade do processo seletivo (WEBEL & LONQUIST, 1967; COMPTON & BAHADUR, 1977; COORS, 1988).

RAMALHO (1977) também observou este padrão de comportamento em populações de milho submetidas à seleção recorrente intrapopulacional para a produção de grãos no Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP), em Piracicaba, SP. Segundo este autor, WEBEL & LONQUIST (1967) e PATERNIANI (1968) apontam como causa provável deste fato, a utilização, no primeiro ciclo seletivo, do máximo da variabilidade genética livre existente na população, correspondente a segregação entre blocos poligênicos. Do primeiro ciclo em diante,

utiliza-se, em grande parte, a variabilidade genética latente, presente dentro de blocos poligênicos e que é gradativamente liberada pela permuta genética.

HALLAUER & MIRANDA FILHO (1981) reuniram dados de dez estudos envolvendo nove populações de milho submetidas a diferentes métodos e número de ciclos de seleção recorrente intra e interpopulacional para a produção de grãos. Foi observado que, de maneira geral, as estimativas da variância genética aditiva foram altas nos dois ciclos seletivos iniciais, menores entre os ciclos 2 e 4, e novamente altas nos ciclos subsequentes. Portanto, não houve evidência de que as alterações ocorridas nas frequências alélicas tenham sido suficientes para reduzir de maneira significativa a variabilidade genética das populações para a produção de grãos. Foram citadas como possíveis causas da tendência de redução na magnitude das estimativas da variância genética aditiva entre os ciclos 2 e 4, condições ambientais desfavoráveis (estresse hídrico) e alterações no método de colheita dos experimentos, ocorridas no período correspondente.

Entre os materiais considerados no levantamento de HALLAUER & MIRANDA FILHO (1981), encontra-se a população “BSSS”, avaliada após sete ciclos de seleção recorrente intrapopulacional com progênies de meios irmãos, seguidos de dois ciclos com progênies S_2 . Este germoplasma tem sido submetido a diferentes métodos de seleção recorrente desde a década de 30 e, conseqüentemente, é bastante utilizado em estudos de genética quantitativa aplicada ao melhoramento do milho. Em avaliação feita por STUCKER & HALLAUER (1992), onde a população “BSSS” apresentava nível de melhoramento semelhante ao considerado por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1981), também não foram observadas reduções significativas na magnitude das

estimativas da variância aditiva e da herdabilidade para a produção de grãos e diâmetro de espigas, indicando, para estes caracteres, que a variabilidade genética foi liberada nas mesmas proporções até o ciclo mais avançado.

HOUTHAUS & LAMKEY (1995) estudaram o comportamento da população “BSSS” submetida a três situações distintas: sete ciclos de seleção recorrente intrapopulacional com progênes de meios irmãos; sete ciclos de seleção recorrente intrapopulacional com progênes de meios irmãos, seguidos de seis ciclos com progênes S_2 ; onze ciclos de seleção recorrente recíproca com a população “BSCB1” como testadora. Em todos os casos os valores da variância aditiva e da herdabilidade para o caráter produção de grãos, entre outros, permaneceram relativamente inalterados, indicando a possibilidade de sucesso futuro com a seleção pela utilização de qualquer dos métodos.

Já SCHNICKER & LAMKEY (1993) procuraram detectar alterações na variabilidade genética do híbrido interpopulacional “BSSS” x “BSCB1”, também após 11 ciclos de seleção recorrente recíproca para a produção de grãos. Foi observado que o híbrido de ciclo 11 não apresentou diferenças significativas em relação ao cruzamento original, no que se refere às estimativas da variância genética e da herdabilidade, bem como quanto à distribuição de frequência dos dados. Parece, do exposto, que o efeito da seleção recorrente não atuou de maneira expressiva sobre os padrões de variação dos materiais. Resultados semelhantes foram reportados por HALLAUER (1984), pela avaliação do híbrido interpopulacional “BSSS” x “BSCB1”, após sete ciclos de seleção recorrente intrapopulacional com progênes de irmãos germanos.

No contexto ora abordado, deve-se mencionar ainda o experimento iniciado em 1896 com a variedade “Burr’s White”, envolvendo seleção divergente para o teor de óleo e proteína no milho. Em estudo conduzido por DUDLEY & LAMBERT (1992) após 90 gerações de seleção, ainda foi evidenciada a presença de variabilidade genética significativa no material.

2.2. Bases teóricas da oscilação genética

É de conhecimento geral que em populações infinitamente grandes, que se reproduzem completamente ao acaso, as frequências alélicas e genotípicas se mantêm constantes de geração para geração. Esse fenômeno, conhecido como "Equilíbrio de Hardy - Weinberg" é bem explicado por diversos autores (METTLER & GREGG, 1969; CROW & KIMURA, 1970; FALCONER, 1989). Contudo, na natureza toda população é uma entidade finita, por maior que seja. Além disso, a manutenção de coleções de germoplasma e a utilização das mesmas para fins científicos envolvem a manipulação de populações relativamente pequenas. Nestes casos, a estabilidade das frequências alélicas ao longo das gerações pode não se verificar, pois estas frequências estão sujeitas à flutuações aleatórias, que surgem em decorrência da amostragem de gametas.

Os gametas que transmitem os alelos para a geração seguinte, carregam somente uma amostra do genoma dos genitores, e se esta amostra não é representativa da população, as frequências alélicas ficam sujeitas à alterações de uma geração para outra. Essa mudança aleatória nas frequências alélicas, devido ao tamanho reduzido da população, e portanto, da amostragem de gametas, é denominada "Oscilação Genética" (FALCONER, 1989).

As alterações nas frequências alélicas resultantes da amostragem são aleatórias no sentido de que sua direção não pode ser prevista. No entanto, sua magnitude pode ser predita em termos da variância da mudança. Considere-se a retirada de uma série de amostras (sub-populações) de uma população base, onde os dois alelos de um loco qualquer apresentam frequências p e q , sendo cada amostra formada por N indivíduos e,

consequentemente, por $2N$ alelos, retirados ao acaso da população base. As frequências alélicas destas amostras terão, em conjunto, um valor médio igual ao encontrado na população base (p) e estarão distribuídas em torno dessa média, com variância $pq/2N$. Portanto, a magnitude da oscilação genética, ou seja, da mudança na frequência alélica (δp) resultante da amostragem em uma geração, pode ser expressa em termos de sua variância, do seguinte modo (FALCONER, 1989):

$$\sigma_{\delta p}^2 = \frac{pq}{2N} \quad (I)$$

Essa variância expressa a mudança esperada em qualquer amostra, ou a variância da frequência alélica que seria encontrada entre muitas amostras depois de uma geração. Isso significa, em outras palavras, que as sub-populações tornam-se diferentes em frequência alélica, embora a média, na população como um todo, permaneça intacta.

Na geração seguinte, o processo de amostragem é repetido, mas cada amostra, agora, parte de uma frequência alélica diferente, e a segunda amostragem conduz a uma dispersão adicional. A variância da mudança difere, agora, entre as amostras, visto que ela depende da frequência alélica p_i de cada uma, separadamente. O efeito da amostragem continuada, por meio de gerações sucessivas, faz com que cada sub-população flutue irregularmente em frequência alélica, tornando-se progressivamente diferenciada das demais, o que caracteriza a oscilação genética (WRIGHT, 1931).

Na medida em que este processo dispersivo ocorre, a variância da frequência alélica entre as amostras aumenta (CROW, 1954). Contudo, existem limites para a diferenciação

entre as amostras. A frequência alélica não pode ser mudada além dos limites 0 ou 1 e, mais cedo ou mais tarde, cada amostra irá atingir um desses valores. Estes limites são pontos sem retorno pois, desde que a frequência alélica atinja o valor 0 ou 1, ela não poderá mais mudar nessa sub-população. Quando um alelo particular atinge a frequência 1, diz-se que ele foi fixado, e quando atinge a frequência 0, que foi perdido (FALCONER, 1989). No caso da fixação de um determinado alelo, nenhum outro pode estar presente na amostra em questão, pois todos os seus indivíduos possuirão genótipos idênticos com relação àquele loco. Eventualmente, todas as amostras e todos os locos em uma amostra tornam-se fixados, o que se traduz na base da uniformidade genética de populações altamente endogâmicas.

A oscilação genética acarreta também mudanças nas frequências genotípicas. Assim, em populações pequenas, elas seguem as alterações nas frequências alélicas resultantes da amostragem. Porém, a diferenciação não é o único aspecto da mudança, pois a direção geral da alteração é para um aumento na frequência de genótipos homozigóticos e para um decréscimo na frequência de heterozigóticos. A razão disso é a dispersão das frequências alélicas, afastando-se dos valores intermediários, em direção aos extremos, uma vez que os heterozigotos são mais frequentes quando as frequências alélicas são intermediárias (FALCONER, 1989).

2.2.1. Endogamia

As considerações feitas aqui, sobre as frequências genotípicas, descrevem a situação em termos de um loco em várias amostras. As mesmas inferências podem ser

feitas considerando-se vários locos em uma única amostra. Assim, o que ocorre é um incremento no número de locos para os quais os indivíduos são homozigotos, e um decréscimo correspondente no número de locos para os quais eles são heterozigotos. Esse fato reflete a base genética do fenômeno da endogamia, que se torna, portanto, relacionada à oscilação genética em populações pequenas (CROW & KIMURA, 1970; FALCONER, 1989).

Por endogamia entende-se o acasalamento entre indivíduos aparentados, inclusive autofecundação. Por seu turno, o grau de parentesco entre os indivíduos está relacionado à presença de um ancestral comum em alguma geração anterior. Se todos os indivíduos de uma geração qualquer possuísem ancestrais separados, o número destes ultrapassaria os limites de uma população real. Portanto, qualquer par de indivíduos deve estar relacionado com um ou mais ancestrais comuns num passado mais ou menos remoto, e quanto menor o tamanho da população, em gerações anteriores, maior a probabilidade de ocorrência de ancestrais comuns (FALCONER, 1989).

A principal consequência resultante do fato de dois indivíduos possuírem um ancestral comum é que eles podem carregar réplicas de um dos alelos presentes no ancestral, e se eles se acasalam, podem transmitir essas réplicas à sua progênie. Portanto, indivíduos endogâmicos podem carregar, em um loco, dois alelos que são réplicas de um mesmo alelo de alguma geração anterior. Este tipo de identidade proporciona uma base para mensuração da oscilação genética, mediante o grau de parentesco entre os pares acasalados.

A medida é o “coeficiente de endogamia”, ou seja, a probabilidade de dois alelos em qualquer loco, num indivíduo, serem idênticos por descendência, refletindo o grau de

parentesco entre os genitores desse indivíduo. O coeficiente de endogamia, geralmente expresso por F , foi primeiramente definido por WRIGHT (1922), como sendo a correlação entre os gametas que se unem. Posteriormente, MALECOT (1948) e CROW (1954) propuseram a definição aqui apresentada, que é equivalente.

Deve-se mencionar que este conceito somente é válido quando existe especificação de algum ponto no passado, no qual todos os alelos presentes na população são considerados independentes, ou seja, não idênticos por descendência. Este ponto representa a população base, e, por definição, tem um coeficiente de endogamia igual a zero. Em determinada geração subsequente, o coeficiente de endogamia expressa a magnitude total do processo dispersivo que vem ocorrendo, desde a população base.

Para se deduzir o coeficiente de endogamia em gerações sucessivas, parte-se da população base (geração 0) e de sua progênie (geração 1). Existem N indivíduos, cada um produzindo igual número de gametas, que se unem ao acaso. Considerando-se apenas um loco, existem $2N$ tipos diferentes de gametas, igualmente frequentes, produzidos pela população base. Sendo assim, a probabilidade de um par de gametas tomados ao acaso, carregar alelos idênticos, ou seja, o coeficiente de endogamia da geração 1, é $(1/2N)$. Na geração 2, a probabilidade de alelos idênticos da geração 1 se unirem num zigoto é novamente $(1/2N)$. Contudo, a proporção remanescente de zigotos $\{1-(1/2N)\}$ pode conter alelos idênticos em sua origem na geração 0 e, portanto, a probabilidade total de se formarem homozigotos idênticos na geração 2 é:

$$F_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)F_1 \quad (\text{II})$$

onde F_1 e F_2 são os coeficientes de endogamia das gerações 1 e 2, respectivamente. O mesmo argumento se aplica às gerações subsequentes e então, de maneira geral, o coeficiente de endogamia na geração t é (FALCONER, 1989):

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)F_{t-1} \quad (\text{III})$$

Observa-se então, que o coeficiente de endogamia é composto de duas partes: um incremento, $1/2N$, atribuído a nova endogamia, e uma parte restante, atribuída à endogamia pré-existente, representada pelo coeficiente de endogamia da geração anterior.

Seria interessante neste ponto, introduzir o conceito de depressão endogâmica. Como comentado anteriormente, o acasalamento entre indivíduos aparentados provoca aumento da homozigose e decréscimo da heterozigose na descendência. Esses fatos permitem que alelos recessivos de efeito desfavorável, encobertos pelos respectivos dominantes na antiga condição de heterozigose, se manifestem em homozigose, causando uma redução no valor adaptativo do indivíduo, denominada "depressão ou perda de vigor por endogamia". A quantidade ou número desses alelos desfavoráveis é chamada "carga genética". Portanto, quanto maior a carga genética, maior a depressão por endogamia (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992). Deve-se mencionar, contudo, que a redução na heterozigose, por si só, também leva a depressão por endogamia, em função da perda de interações alélicas favoráveis (dominância e/ou sobredominância), independentemente da presença de "carga genética" (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1981).

Outro conceito a ser introduzido é o de tamanho efetivo populacional. Como mencionado no início dessa abordagem, os programas de melhoramento utilizam populações relativamente pequenas, que são submetidas à seleção. O objetivo, na maioria dos casos, é o de aumentar a frequência dos alelos favoráveis nestas populações. Porém, a oscilação genética sempre atua em maior ou menor grau, fazendo com que o alelo favorável possa vir a ser perdido no decorrer dos ciclos seletivos.

A probabilidade de se fixar ou de se perder um alelo sempre depende do tamanho N da população. Na prática, contudo, o que vale é o “tamanho efetivo populacional”, N_e , ou seja, o número de indivíduos geneticamente distintos e que efetivamente contribuem com gametas para produzir a geração seguinte. Em outras palavras, o número de indivíduos que se reproduzem com eficiência em uma população qualquer é diferente do número de indivíduos fisicamente presentes nesta população. Do ponto de vista de melhoramento esse número varia de acordo com a estrutura da população em questão. Exemplificando, o tamanho efetivo de uma progênie S_1 é $N_e = 1$, pois somente um indivíduo contribuiu com gametas para a sua geração. Analogamente, para uma progênie de irmãos germanos $N_e = 2$, e para uma progênie de meios irmãos $N_e \cong 4$ (VENCOVSKY, 1987).

Do exposto, as equações (I) e (III) podem ser reescritas da seguinte maneira, respectivamente (FALCONER, 1989):

$$\sigma_{\epsilon p}^2 = \frac{pq}{2N_e} \quad (IV)$$

e,

$$F_t = \frac{1}{2N_e} + \left(1 - \frac{1}{2N_e}\right)F_{t-1} \quad (V)$$

onde fica evidente que as magnitudes da oscilação genética e do coeficiente de endogamia são inversamente proporcionais ao tamanho efetivo populacional (N_e). Em outras palavras, quanto maior o N_e , maior é a probabilidade das frequências alélicas da amostra estarem próximas das frequências da população original, e menor é a sua endogamia. Portanto, deve-se manter tamanhos efetivos elevados para evitar uma perda aleatória de alelos favoráveis, ou uma fixação de alelos desfavoráveis, o que levaria à depressão por endogamia, como função da oscilação genética (VENCOVSKY, 1987; PEREIRA & VENCOVSKY, 1988).

2.2.2. Médias e variâncias genéticas

Os efeitos da oscilação genética podem ainda ser avaliados, do ponto de vista teórico, sobre as médias e variâncias de amostras retiradas ao acaso de uma população. Considerando apenas um loco com dois alelos, a média de uma amostra pode ser assim descrita (FALCONER, 1989; SOUZA JR., 1995):

$$\mu_1 = \mu - 2(\sigma_{sp}^2)d \quad (VI)$$

ou

$$\mu_1 = \mu - 2pqd / 2N_e \quad (VII)$$

onde μ_1 e μ correspondem às médias da amostra e da população original, respectivamente, e d equivale ao valor genotípico do heterozigoto. Nota-se, por essa expressão, que a média da amostra é igual a média da população original, menos o dobro do efeito da oscilação genética ponderado pelo grau de dominância. Portanto, os efeitos da oscilação genética serão mais pronunciados para caracteres com maior grau de dominância e, no caso de ausência desta ($d = 0$), $\mu_1 = \mu$ para qualquer nível de oscilação ocorrido. Observa-se ainda, que a alteração na média da amostra depende também do tamanho efetivo populacional. Evidentemente, quanto maior o N_e , menor a alteração na média μ_1 e vice-versa.

A expressão da média da amostra pode também ser expressa em função da depressão por endogamia total do caráter (DE), uma vez que, de acordo com FALCONER (1989), $DE = 2pqd$. Neste contexto, tem-se:

$$\mu_1 = \mu - DE / 2N_e \quad (\text{VIII})$$

Já os efeitos da oscilação genética sobre a variância de uma amostra, são descritos separadamente para os componentes aditivo (σ_A^2) e dominante (σ_D^2) da variância genética populacional, após t gerações de amostragem, da seguinte maneira, respectivamente (CROW & KIMURA, 1970; FALCONER, 1989; SOUZA JR., 1995):

$$\sigma_{At}^2 = \sigma_A^2 [1 - (1/2)N_e]^{-t} \quad (\text{IX})$$

e

$$\sigma_{Dt}^2 = \sigma_D^2 [1 - (1/2)N_e]^{2t} \quad (X)$$

Nestas expressões σ_{At}^2 e σ_{Dt}^2 correspondem às variâncias aditiva e dominante da t-ésima geração de amostragem, respectivamente. Nota-se que os componentes da variância genética são afetados pela ocorrência da oscilação genética, sendo reduzidos com o decorrer das gerações. Fica evidente que quanto menor o tamanho efetivo da amostra, maior será a redução nas magnitudes destes componentes. Contudo, essa redução se dá em proporções diferentes, sendo mais acentuada na variância dominante, uma vez que a fração redutora $[1 - (1/2N_e)]$ é elevada a $2t$ neste componente e elevada a t na variância aditiva. Deve-se mencionar, também, que a alteração nestes parâmetros é independente do grau de dominância dos caracteres, ao contrário do que ocorre com a média, sendo função apenas do tamanho efetivo da amostra e do número de gerações de amostragem.

De forma geral, verifica-se que os efeitos da oscilação genética são cumulativos e se acentuam com o decorrer das gerações, principalmente pela utilização de tamanhos efetivos reduzidos.

2.3. Efeitos da seleção e da oscilação genética em milho

Para que os objetivos do melhoramento via seleção recorrente possam ser alcançados, deve-se trabalhar com tamanhos efetivos populacionais suficientemente grandes (PEREIRA & VENCovsky, 1988), o que muitas vezes não acontece em função das fortes intensidades de seleção aplicadas durante as gerações de melhoramento. Como consequência, alterações na depressão por endogamia, heterose e variabilidade genética devem ocorrer pela fixação ou perda de alelos por oscilação genética. (WRICKE & WEBER, 1986).

Os primeiros estudos realizados para se avaliar os efeitos da seleção recorrente em milho datam da década de 40, e consistiram em se fazer a regressão das médias das populações selecionadas sobre os ciclos seletivos (SPRAGUE & EBERHART, 1977). Esta metodologia permitiu estimar alterações da média populacional ao longo do processo seletivo, mas não forneceu informações diretas sobre as alterações ocorridas nas frequências alélicas.

Posteriormente, HAMMOND E GARDNER (1974) propuseram uma modificação dos cruzamentos dialélicos de GARDNER E EBERHART (1966), visando avaliar o progresso com a seleção recorrente. A metodologia proposta permitiu estimar mudanças nas frequências alélicas e também o tipo de efeito alélico predominante, sendo a contribuição dos locos em homozigose e heterozigose expressa como uma função polinomial dos ciclos de seleção. Contudo, não foram consideradas, neste modelo, alterações nas frequências alélicas ocorridas em função da oscilação genética.

Reconhecendo que, ao longo do processo de seleção recorrente, os efeitos da depressão por endogamia devidos à oscilação genética ficam confundidos com os efeitos do aumento na frequência de alelos favoráveis via seleção, SMITH (1979a, b, 1983) propôs um novo modelo para obter a separação destas informações. Este modelo pode ser descrito da seguinte maneira:

$$C_{(I \times I')} = 1/2(AOI + AOI') + ALI(J) + ALI'(J') + DOI + DOI' + \theta HII' + DLI(J) + DLI'(J') + (1-\theta)DQI(JJ') + (1-\theta)DQI'(J'J) + 2\theta DLI'(J) + 2\theta DLI'I(J') + 2\theta HQII'(JJ');$$

onde:

$C_{(I \times I')}$ é a média do cruzamento entre a população I no ciclo seletivo J e a população I' no ciclo seletivo J';

θ é um fator condicionante tal que $\theta = 1$ para $I \neq I'$ e $\theta = 0$ para $I = I'$;

AOI e AOI' correspondem à contribuição dos locos em homozigose ou dos efeitos aditivos para o ciclo 0 das populações I e I', respectivamente;

DOI e DOI' correspondem à contribuição dos locos em heterozigose ou dos efeitos de dominância para o ciclo 0 das populações I e I', respectivamente;

ALI e ALI' são funções lineares das alterações nos locos em homozigose ou contribuição dos efeitos aditivos para o progresso com a seleção nas populações I e I', respectivamente;

DLI e DLI' são funções lineares das alterações nos locos em heterozigose ou contribuição dos efeitos de dominância para o progresso com a seleção nas populações I e I', respectivamente;

HII' é a heterose no cruzamento do ciclo 0 da população I com o ciclo 0 da população I';

DQI e DQI' são funções quadráticas das alterações nos locos em heterozigose das populações I e I', respectivamente. Correspondem ao efeito da oscilação genética nestas populações, pelo uso de tamanhos efetivos populacionais reduzidos ($N_e < 25$);

DLII' e DLI'I são funções lineares das alterações nos locos em heterozigose ou contribuição dos efeitos de dominância das populações I e I', respectivamente, para o progresso com a seleção no cruzamento entre elas;

HQII' é uma função quadrática das alterações nos locos em heterozigose no cruzamento da população I com a população I'.

O modelo geral pode ainda ser estendido à primeira geração de autofecundação dos materiais (S_1). Neste caso, de acordo com SMITH (1983), tem-se:

$$[C_{(J \times J)}] = C_{(J \times J)} - \{1/2[DOI + DOI' + DLI(J) + DLI'(J') + (1-\theta)DQI(JJ') + (1-\theta)DQI'(J'J)] + \theta HII' + \theta DLII'(J) + \theta DLI'I(J') + \theta HQII'(JJ')\};$$

Observa-se que para se estimar todos os parâmetros do modelo, necessário se faz trabalhar com um grande número de equações, o que se consegue pela obtenção de materiais derivados das populações I no ciclo J e I' no ciclo J', através de cruzamentos dialélicos e autofecundações.

A partir de então, vários trabalhos foram realizados visando quantificar os efeitos das alterações nas frequências alélicas decorrentes da seleção e da oscilação genética, em populações de milho submetidas a diferentes métodos de seleção recorrente. Os principais resultados destes estudos são descritos a seguir.

SMITH (1979b) empregou sua metodologia para comparar os efeitos da seleção recorrente intrapopulacional na produtividade da população de milho "BSK", pela utilização de progênies de meios irmãos e de progênies S_1 , após quatro ciclos seletivos. Verificou-se que ambos os métodos foram eficientes em aumentar a frequência de alelos favoráveis de efeito aditivo, e que os efeitos da depressão por endogamia causada pela oscilação genética se mostraram altamente significativos, sendo acumulados em proporções semelhantes nos dois casos, suprimindo grande parte do progresso esperado com a seleção.

O mesmo autor (SMITH, 1983), procurou quantificar os efeitos da seleção e da oscilação genética em duas populações de milho, "BSSS" e "BSCB1", avaliadas quanto a produção de grãos após oito ciclos de seleção recorrente recíproca. A contribuição dos efeitos de dominância (DLI) para o progresso com a seleção se mostrou marcante, apesar da ocorrência de alterações significativas também nos locos em homozigose (ALI). O parâmetro DQI, relativo ao efeito da oscilação genética, se mostrou significativo para os dois materiais, o que se confirmou pela ausência de resposta à seleção nas populações *per*

se (resposta indireta). Estudos realizados por HELMS et al. (1989) e KEERATINJAKAL & LAMKEY (1993), com as mesmas populações, após 10 e 11 ciclos de seleção recorrente recíproca, respectivamente, confirmam estes resultados.

Ainda neste estudo (SMITH, 1983), a população “BSSS” foi avaliada após sete ciclos de seleção recorrente intrapopulacional com progênies de meios irmãos. Também neste caso, houve contribuição significativa dos efeitos aditivos (ALI) e de dominância (DLI) para o progresso com a seleção. O efeito da oscilação (DQI) também foi significativo e limitou este progresso, mas sua magnitude foi bem inferior às observadas nas populações sob seleção recorrente recíproca. Apesar disso, outros estudos realizados com os mesmos materiais evidenciam resultados contrários, ou seja, a ocorrência de efeitos significativos da oscilação genética afetando de maneira semelhante o desempenho das populações *per se* obtidas via seleção recorrente recíproca e via seleção recorrente intrapopulacional (OYERVIDES-GARCIA & HALLAUER, 1986; HELMS et al., 1989).

Outro trabalho a ser mencionado foi realizado por TRAGESSER et al. (1989), relativo a cinco ciclos de seleção recorrente intrapopulacional com progênies S_1 , aplicados sobre as populações de milho “NBS”, “NSS” e “NKS”. Estas populações também foram submetidas a cinco ciclos de seleção recorrente recíproca, formando pares entre si. A avaliação para o caráter produção de grãos mostrou que, independente do método utilizado, algumas populações não apresentaram alterações significativas quanto à contribuição conjunta dos efeitos aditivos e de dominância (ALI e DLI). Por outro lado, em todos os casos (populações e métodos) houve significância do parâmetro DQI, fazendo com que o progresso nas populações *per se* não refletisse a resposta potencial destes materiais à seleção.

Já no trabalho realizado por EYHERABIDE & HALLAUER (1991), foram avaliados os efeitos genéticos acumulados nas populações de milho “BS10” e “BS11”, submetidas a oito ciclos de seleção recorrente recíproca com progênes de irmãos germanos. Foi detectada alteração significativa na contribuição dos efeitos aditivos (ALI), no sentido de aumentar a produtividade, o índice de prolificidade e a altura das espigas na população “BS11”, o que não se verificou para a população “BS10”. Alterações significativas nos locos em heterozigose, ou na contribuição dos efeitos de dominância (DLI), foram observadas no sentido de reduzir a expressão dos caracteres índice de prolificidade e altura da planta na população “BS11”, e no sentido de aumentar a produtividade na população “BS10”, evidenciando tendências opostas para os dois materiais. No que se refere aos efeitos da oscilação genética (DQI), ambas as populações foram significativamente descaracterizadas no seu comportamento *per se*, para o caráter produção de grãos, de modo que, se descontado este efeito negativo de DQI, a resposta indireta à seleção não apresentaria diferenças marcantes em relação a resposta direta no híbrido interpopulacional.

Merece menção também, o estudo conduzido por LANDI & FRASCAROLI (1993), onde foram avaliados quatro ciclos de seleção recorrente intrapopulacional com progênes de irmãos germanos em uma população F_2 de milho. Foi observado aumento significativo na frequência de alelos de efeito aditivo (ALI), contribuindo para aumentar a produção de grãos, a altura da planta e a altura da espiga. Também neste caso houve significância dos efeitos da oscilação genética, atuando em sentido contrário aos efeitos da seleção, ou seja, contribuindo para reduzir a produção de grãos e a altura da planta e da espiga. Verificou-se que, apesar da resposta direta à seleção ter sido expressiva após

quatro ciclos seletivos, esta não foi suficiente para compensar os efeitos negativos da redução na heterozigose provocada pela oscilação genética, pois o híbrido F₁ foi significativamente mais produtivo que a população melhorada por quatro gerações.

Ainda neste contexto, STOJŠIN & KANNENBERG (1994) procuraram quantificar os efeitos da oscilação genética na produção de grãos de cinco populações de milho submetidas a diferentes métodos de seleção recorrente intrapopulacional (espiga por fileira, meios irmãos, S₁ e S₂), sendo duas delas também submetidas à seleção recorrente recíproca. A resposta à seleção foi atingida em função de alterações significativas nas frequências de alelos de efeito aditivo (ALI) e/ou dominante (DLI), observando-se para os métodos que se valeram de progênes endogâmicas S₁ e S₂, maior contribuição dos efeitos aditivos. Apesar de o número de ciclos seletivos observado em cada situação ter sido variável, na maioria dos casos, foram detectados efeitos significativos da oscilação genética, atuando em sentido oposto ao do progresso com a seleção para a produção de grãos. Verificou-se ainda, que estes efeitos foram mais pronunciados quando se utilizou a seleção recorrente intrapopulacional com progênes endogâmicas (S₁ e S₂), e menos pronunciados com a utilização do mesmo procedimento, com progênes de meios irmãos.

Deve-se salientar que, de maneira geral, nos estudos ora mencionados tem sido observada contribuição significativa dos efeitos aditivos e de dominância nas populações originais (AOI e DOI, respectivamente). A magnitude destes efeitos tem sido bastante variável nos diferentes estudos, não existindo uma tendência de predominância de algum tipo, aditivo ou dominante. Informações importantes sobre a contribuição dos materiais para a heterose de cruzamentos também tem sido obtidas, observando-se, em grande parte

dos estudos, a não significância do parâmetro $HQII'$, ou seja, a ausência de alteração dos efeitos de dominância no híbrido interpopulacional (SMITH, 1983; HELMS et al., 1989; EYHERABIDE & HALLAUER, 1991; KEERATINJAKAL & LAMKEY, 1993).

Ressalte-se, portanto, que a metodologia de SMITH (1979a, b, 1983) tem se mostrado bastante eficiente para explicar os fenômenos ocorridos durante os processos seletivos, evidenciando a importância da oscilação genética como um fator limitante ao progresso obtido com a seleção nos programas de melhoramento com a cultura do milho.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material genético

Foram utilizadas neste estudo duas populações de milho denominadas BR-105 e BR-106, obtidas no Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo da EMBRAPA. Estas populações possuem origem e estruturas genéticas diferentes, apresentando valores elevados de heterose em seu cruzamento (NASPOLINI FILHO et al., 1981). A população BR-105 é originária da Tailândia enquanto a BR-106 se origina de materiais do Brasil e do México. Ambas apresentam ciclo e porte intermediários, sendo que a BR-105 possui grãos semi-duros de coloração alaranjada e a BR-106 possui grãos dentados de coloração amarela (SOUZA JR. et al., 1993).

Foram utilizadas, também, duas variedades sintéticas denominadas IG-3 e IG-4, derivadas, respectivamente, das populações BR-105 e BR-106. Na obtenção destes materiais, quatrocentas linhagens S_3 de cada população foram submetidas à seleção para capacidade de combinação, utilizando como testadores as populações recíprocas. Esta seleção foi feita com base na avaliação do caráter produção de grãos, entre outros. A seguir, as quarenta linhagens superiores, de cada população, foram avaliadas quanto ao seu comportamento *per se*, selecionando-se oito linhagens elite da população BR-105 e

dez linhagens elite da população BR-106. As oito linhagens elite da população BR-105 foram intercruzadas gerando o sintético denominado IG-3, e as dez linhagens elite da população BR-106 foram intercruzadas gerando o sintético IG-4.

Deve-se mencionar que as linhagens foram inicialmente intercruzadas em um sistema dialélico e a seguir, o material foi recombinado por três gerações. Portanto, para esta pesquisa, espera-se que estes sintéticos estejam próximos do equilíbrio de ligação e em equilíbrio de Hardy-Weinberg. Verifica-se ainda, que a intensidade de seleção utilizada para a formação dos sintéticos IG-3 e IG-4 foi de 2,0% e 2,5%, e que seus tamanhos efetivos populacionais correspondem a 4,57 e 5,71, conferindo a estes materiais coeficientes de endogamia (F) de 10,94% e 8,75%, respectivamente. Pode-se considerar, do exposto, que a obtenção dos sintéticos IG-3 e IG-4 é resultado de um ciclo de seleção recorrente recíproca, onde foram aplicadas fortes intensidades de seleção sobre as populações BR-105 e BR-106.

3.2. Tratamentos e procedimentos experimentais

Para se investigar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre componentes de médias, heterose e depressão por endogamia, as populações e os sintéticos foram intercruzados em um sistema dialélico e, simultaneamente, autofecundados e multiplicados. Os cruzamentos, os materiais autofecundados (S_1) e os materiais *per se* correspondem a seis, quatro e quatro entradas, respectivamente, totalizando quatorze tratamentos, aos quais foram acrescentados dois híbridos comerciais, denominados C-855 e AG-672, utilizados como testemunhas.

Estes tratamentos foram avaliados durante o ano agrícola de 1994/95, em três locais, sendo dois deles em Piracicaba-SP, denominados Areião e Caterpillar (ESALQ/USP), e o terceiro em Andradadas-MG (Sementes Agrocere S/A). Os experimentos foram instalados em blocos casualizados, com dez repetições por local, e as parcelas foram constituídas de três linhas de quatro metros de comprimento, espaçadas entre si por 90 cm, tomando-se dados apenas da linha central. Adotou-se esta medida para evitar a ocorrência de competições desfavoráveis e favoráveis causadas pela depressão por endogamia e pela heterose dos cruzamentos, respectivamente. A densidade de semeadura foi de cinco plantas por metro linear, resultando numa população de 55.555 plantas / ha.

Paralelamente, procurou-se verificar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre a variabilidade genética dos materiais. Para isso, foram obtidas 169 progênes de irmãos germanos interpopulacionais do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106, e 169 progênes de irmãos germanos interpopulacionais do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4. Na avaliação destas progênes foram empregados dois látices 13 x 13, instalados em dois campos experimentais da ESALQ/USP (Areião e Caterpillar), em Piracicaba-SP, com duas repetições por local. As parcelas foram constituídas de uma única linha de quatro metros de comprimento, e foram separadas entre si por 90 cm. A densidade de semeadura foi de cinco plantas por metro linear, obtendo-se uma população de 55.555 plantas / ha.

Cada látice foi formado por metade das progênes de cada cruzamento, sendo que este procedimento foi adotado para permitir a comparação das progênes obtidas do cruzamento BR-105 x BR106 com aquelas provenientes do cruzamento IG-3 x IG-4, no

que diz respeito às estimativas dos componentes de variância. Assim, no ensaio denominado “experimento 1” foram avaliadas, nos dois locais em questão, 85 progênies do cruzamento BR-105 x BR-106 e 84 progênies do cruzamento IG-3 x IG-4, sendo as progênies restantes de cada cruzamento (84 progênies do cruzamento BR-105 x BR-106 e 85 progênies do cruzamento IG-3 x IG-4) avaliadas no ensaio denominado “experimento 2”, instalado, também, nos dois ambientes mencionados.

Os dados foram obtidos ao nível de médias de parcelas para os seguintes caracteres:

PE - peso de espigas despalhadas (g/planta), obtido após padronização do teor de umidade, corrigido para o estande médio do ensaio pela técnica da análise de covariância;

AP - altura da planta (cm), tomada em cinco plantas competitivas dentro da parcela; AE - altura da espiga (cm), tomada em cinco plantas competitivas dentro da parcela;

$r = AE/AP$ - relação entre altura da espiga e altura da planta. Indica a posição relativa da espiga na planta; NE - índice de prolificidade (espigas/planta), obtido pela relação entre número total de espigas da parcela e estande final.

3.3. Análise estatístico-genética dos dados

Os resultados das avaliações feitas nos experimentos realizados para verificar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre componentes de médias, heterose e depressão por endogamia, foram inicialmente submetidos à análises individuais para cada local e, a seguir, foram realizadas análises conjuntas, de acordo com o seguinte modelo matemático, considerado misto:

$$Y_{ijk} = m + t_i + l_j + tl_{ij} + b_{k(j)} + e_{ijk}$$

onde:

Y_{ijk} é a observação relativa ao tratamento i , do bloco k dentro do local j ;

m é a média geral fixa;

t_i é o efeito do tratamento i ($i = 1, 2, 3, \dots, 16$), suposto fixo;

l_j é o efeito do local j ($j = 1, 2, 3$), suposto aleatório;

tl_{ij} é o efeito da interação do tratamento i com o local j , suposto aleatório;

$b_{k(j)}$ é o efeito do bloco k ($k = 1, 2, 3, \dots, 10$), dentro do local j , suposto aleatório;

e_{ijk} é o erro experimental associado à observação Y_{ijk} , aleatório.

A partir das médias gerais de tratamentos foram estimadas: as depressões por endogamia totais como $\hat{d} = 2(\hat{S}_0 - \hat{S}_1)$, e em porcentagem: $\hat{d}(\%) = (\hat{d} / \hat{S}_0)100$, o que corresponde a contribuição dos locos em heterozigose para o caráter; as heteroses como $\hat{h} = \hat{F}_1 - (\hat{P}_1 + \hat{P}_2)/2$, e em porcentagem: $\hat{h}(\%) = \{\hat{h} / [(\hat{P}_1 + \hat{P}_2)/2]\}100$; e as médias esperadas de linhagens retiradas ao acaso destes materiais: $\hat{L} = 2\hat{S}_1 - \hat{S}_0$ (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992). Nestas expressões, $\bar{S}_0$ e $\bar{S}_1$ correspondem, respectivamente, às médias dos materiais *per se*, em panmixia e com uma geração de autofecundação, e $\bar{F}_1$, $\bar{P}_1$ e $\bar{P}_2$, respectivamente, às médias do híbrido em questão e de cada um dos seus genitores.

Os dados foram então submetidos à análise estatístico-genética de acordo com o modelo proposto por SMITH (1979a, b, 1983). Para isso, foram utilizadas, também, as médias gerais de tratamentos, exceção feita às testemunhas. O modelo generalizado pode ser descrito da seguinte maneira:

$$C_{(I \times I')} = 1/2(AOI + AOI') + ALI(J) + ALI'(J') + DOI + DOI' + \theta HII' + DLI(J) + DLI'(J') + (1-\theta)DQI(JJ') + (1-\theta)DQI'(J'J) + 2\theta DLI'(J) + 2\theta DLI'I(J') + 2\theta HQI'(JJ');$$

onde:

$C_{(I \times I')}$ é a média do cruzamento entre a população I no ciclo seletivo J e a população I' no ciclo seletivo J';

θ é um fator condicionante tal que $\theta = 1$ para $I \neq I'$ e $\theta = 0$ para $I = I'$;

$AOI = \mu + \sum(2p - 1)a$, e $AOI' = \mu' + \sum(2r - 1)a$, correspondem à contribuição dos locos em homozigose ou dos efeitos aditivos para o ciclo 0 das populações I e I', respectivamente;

$DOI = \sum p(1 - p)d$, e $DOI' = \sum r(1 - r)d$, correspondem à contribuição dos locos em heterozigose ou dos efeitos de dominância para o ciclo 0 das populações I e I', respectivamente;

$ALI = \sum \Delta p a$, e $ALI' = \sum \Delta r a$, são funções lineares das alterações nos locos em homozigose ou contribuição dos efeitos aditivos para o progresso com a seleção nas populações I e I', respectivamente;

$DLI = \sum \Delta p(1 - 2p)d$, e $DLI' = \sum \Delta r(1 - 2r)d$, são funções lineares das alterações nos locos em heterozigose ou contribuição dos efeitos de dominância para o progresso com a seleção nas populações I e I', respectivamente;

$HII' = \sum (p - r)^2 d$, é a heterose no cruzamento do ciclo 0 da população I com o ciclo 0 da população I';

$DQI = \sum (\Delta p)^2 d$, e $DQI' = \sum (\Delta r)^2 d$, são funções quadráticas das alterações nos locos em heterozigose das populações I e I', respectivamente. Correspondem ao efeito da oscilação genética nestas populações, pelo uso de tamanhos efetivos populacionais reduzidos ($N_e < 25$);

$DLII' = \sum \Delta p(p - r)d$, e $DLI'I = \sum \Delta r(r - p)d$, são funções lineares das alterações nos locos em heterozigose ou contribuição dos efeitos de dominância das populações I e I', respectivamente, para o progresso com a seleção no cruzamento entre elas;

$HQII' = \sum \Delta p \Delta r d$, é uma função quadrática das alterações nos locos em heterozigose no cruzamento da população I com a população I'.

Os parâmetros genéticos descritos são definidos considerando-se o modelo com dois alelos por loco. Nesta notação μ e μ' correspondem às médias dos homozigotos extremos das populações I e I', respectivamente; p e r correspondem às frequências do alelo favorável nas populações I e I', respectivamente; a , d e $-a$ são os valores genotípicos do homozigoto favorável, do heterozigoto e do homozigoto desfavorável, respectivamente;

e Δp e Δr são as alterações nas frequências do alelo favorável nas populações I e I', respectivamente.

Deve-se mencionar que no modelo proposto por SMITH (1979a, b, 1983), o parâmetro relativo ao efeito da oscilação genética é definido como $DQI = \sum (\Delta p)^2 d$. Contudo, segundo FALCONER (1989), Δp representa alterações nas frequências do alelo favorável devido à seleção, e δp designa alterações nestas frequências devido à oscilação genética. Portanto, como se trata de processos distintos, deve-se considerar $DQI = \sum (\delta p)^2 d$, caracterizando este efeito como decorrente da oscilação genética.

O modelo geral pode ainda ser estendido à primeira geração de autofecundação dos materiais (S_1). Neste caso, de acordo com SMITH (1983), tem-se:

$$[C_{(II \times II)}] = C_{(II \times II)} - \{1/2[DOI + DOI' + DLI(J) + DLI'(J') + (1-\theta)DQI(JJ') + (1-\theta)DQI'(J'J)] + \theta HII' + \theta DLI I'(J) + \theta DLI' I(J') + \theta HQII'(JJ')\};$$

Do exposto, os quatorze tratamentos em questão foram expressos da seguinte maneira, considerando-se os sintéticos IG-3 e IG-4 como o resultado do 1º ciclo de seleção recorrente recíproca aplicado sobre as populações BR-105 e BR-106, respectivamente:

$$BR-105 = C_{(I0 \times I0)} = AOI + 2DOI;$$

$$BR-106 = C_{(I'0 \times I'0)} = AOI' + 2DOI';$$

$$IG-3 = C_{(II \times II)} = AOI + 2ALI + 2DOI + 2DLI + 2DQI;$$

$$IG-4 = C_{(\Gamma_1 \times \Gamma_1)} = AOI' + 2ALI' + 2DOI' + 2DLI' + 2DQI';$$

$$BR-105 S_1 = [C_{(I_0 \times I_0)}] = AOI + DOI;$$

$$BR-106 S_1 = [C_{(\Gamma_0 \times \Gamma_0)}] = AOI' + DOI';$$

$$IG-3 S_1 = [C_{(II \times II)}] = AOI + 2ALI + DOI + DLI + DQI;$$

$$IG-4 S_1 = [C_{(\Gamma_1 \times \Gamma_1)}] = AOI' + 2ALI' + DOI' + DLI' + DQI';$$

$$BR-105 \times BR-106 = C_{(I_0 \times \Gamma_0)} = (1/2)AOI + (1/2)AOI' + DOI + DOI' + HII';$$

$$BR-105 \times IG-3 = C_{(I_0 \times II)} = AOI + ALI + 2DOI + DLI;$$

$$BR-105 \times IG-4 = C_{(I_0 \times \Gamma_1)} = (1/2)AOI + (1/2)AOI' + ALI' + DOI + DOI' + HII' + \\ DLI' + 2DLI'I;$$

$$BR-106 \times IG-3 = C_{(II \times \Gamma_0)} = (1/2)AOI + (1/2)AOI' + ALI + DOI + DOI' + HII' + \\ DLI + 2DLII';$$

$$BR-106 \times IG-4 = C_{(\Gamma_0 \times \Gamma_1)} C_{0I'} \times C_{1I'} = AOI' + ALI' + 2DOI' + DLI';$$

$$IG-3 \times IG-4 = C_{(II \times \Gamma_1)} = (1/2)AOI + (1/2)AOI' + ALI + ALI' + DOI + DOI' + HII' \\ + DLI + DLI' + 2DLII' + 2DLI'I + 2HQII'.$$

Os parâmetros genéticos do modelo foram estimados pela resolução do sistema de equações anteriormente descrito. Neste procedimento foi empregado o método dos mínimos quadrados: $\hat{\beta} = (X'X)^{-1}(X'Y)$, onde $\hat{\beta}$ corresponde ao vetor de parâmetros estimáveis do modelo, Y é o vetor formado pelas médias de tratamentos para o caráter avaliado, e X é a matriz composta pelos coeficientes dos parâmetros, cuja estrutura é apresentada na Tabela 1.

A matriz $(X'X)$ é não-singular e portanto possui inversa única. Consequentemente, o sistema de equações lineares é consistente e determinado, apresentando solução também única $(\hat{\beta})$. As variâncias relacionadas a cada estimativa $[V(\hat{\beta})]$ foram obtidas multiplicando-se a diagonal principal da matriz $(X'X)^{-1}$ pela relação entre o quadrado médio do residuo da análise conjunta e o produto do número de repetições pelo número de locais utilizados nos experimentos. A partir de $V(\hat{\beta})$, foram obtidos os erros associados às estimativas $[s(\hat{\beta})]$, utilizados para verificar a significância dos parâmetros do modelo, através do teste t para a hipótese de nulidade do parâmetro, ao nível de 5% de probabilidade. O parâmetro não significativo de menor valor absoluto de t foi descartado para teste do modelo reduzido e, assim sucessivamente, até que todos os remanescentes se mostrassem significativos. Este procedimento, denominado “backward”, é descrito por DRAPER & SMITH (1966).

No que se refere aos experimentos conduzidos para avaliar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre a variabilidade genética dos materiais, inicialmente foram realizadas análises de variância individuais, por experimento e por local. Em seguida, foram obtidas análises conjuntas para cada experimento e, finalmente, foi realizada a análise conjunta agrupada, cuja estrutura é apresentada na Tabela 2.

Nestas análises a soma de quadrados de “progênies” foi desdobrada em soma de quadrados de progênies do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (“progênies P”) e soma de quadrados de progênies do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (“progênies S”), para permitir a comparação entre os componentes de variância obtidos para os dois tipos de materiais. Procedimento análogo foi adotado para a soma de

quadrados de “progênies x locais”, no caso das análises conjuntas e da análise conjunta agrupada.

Pela manipulação dos quadrados médios da análise de variância conjunta agrupada (Tabela 2) foram estimados os seguintes parâmetros, segundo metodologia apresentada por VENCOVSKY (1987) e VENCOVSKY & BARRIGA (1992):

σ^2 : variância do erro experimental, como $\hat{\sigma}^2 = Q_{12}$;

$\sigma^2_{pp/e}$: variância genética das progênies do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106, dentro de experimentos, como $\hat{\sigma}^2_{pp/e} = (Q_5 - Q_9)/r_l$;

$\sigma^2_{ps/e}$: variância genética das progênies do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4, dentro de experimentos, como $\hat{\sigma}^2_{ps/e} = (Q_6 - Q_{10})/r_l$;

$\sigma^2_{(pp/e)l}$: variância da interação das progênies do cruzamento BR-105 x BR-106, dentro de experimentos, com locais, como $\hat{\sigma}^2_{(pp/e)l} = (Q_9 - Q_{12})/r$;

$\sigma^2_{(ps/e)l}$: variância da interação das progênies do cruzamento IG-3 x IG-4, dentro de experimentos, com locais, como $\hat{\sigma}^2_{(ps/e)l} = (Q_{10} - Q_{12})/r$;

$\sigma^2_{Fp/e} = \sigma^2/r_l + \sigma^2_{(pp/e)l}/l + \sigma^2_{pp/e}$: variância fenotípica ao nível de médias das progênies do cruzamento BR-105 x BR-106, dentro de experimentos, como $\hat{\sigma}^2_{Fp/e} = Q_5/r_l$;

$\sigma_{Fz/e}^2 = \sigma^2/rl + \sigma_{(ps/e)l}^2/l + \sigma_{ps/e}^2$: variância fenotípica ao nível de médias das progênes do cruzamento IG-3 x IG-4, dentro de experimentos, como

$$\hat{\sigma}_{Fz/e}^2 = Qe/rl;$$

$h_p^2 = \sigma_{pp/e}^2/\sigma_{Fp/e}^2$: coeficiente de herdabilidade ao nível de médias das progênes do cruzamento BR-105 x BR-106;

$h_s^2 = \sigma_{ps/e}^2/\sigma_{Fz/e}^2$: coeficiente de herdabilidade ao nível de médias das progênes do cruzamento IG-3 x IG-4;

$RS_p = i\sigma_{pp/e}^2/\sigma_{Fp/e}$: resposta esperada à seleção das progênes do cruzamento BR-105 x BR-106;

$RS_s = i\sigma_{ps/e}^2/\sigma_{Fz/e}$: resposta esperada à seleção das progênes do cruzamento IG-3 x IG-4.

Nas expressões das respostas esperadas à seleção (RS_p e RS_s), i corresponde ao diferencial de seleção estandardizado para uma intensidade de seleção de 10% das progênes, cujo valor é de 1,755 (VENCOVSKY, 1987). Deve-se mencionar que a resposta esperada à seleção de progênes de irmãos germanos interpopulacionais corresponde à resposta esperada à seleção de híbridos duplos obtidos de linhagens endogâmicas (SOUZA JÚNIOR, 1992), o que justifica o emprego deste tipo de progênie no presente estudo.

Para verificar as possíveis alterações na variabilidade genética devido ao efeito da seleção e do tamanho efetivo restrito dos sintéticos, foram calculados intervalos de

confiança ao nível de 5% de probabilidade ($\alpha = 0,05$) para as variâncias genéticas das progênes P e S, dentro de experimentos ($\sigma_{pp/e}^2$, $\sigma_{ps/e}^2$), de acordo com metodologia apresentada por KNAPP et al. (1987), onde os limites inferior e superior do intervalo são dados, respectivamente, pelas seguintes expressões generalizadas:

$$[QM_{pl} / (rl)] \{ [(F - F_1) / F_1] + [(F_2 / F)(1 - F_2 / F_1)] \},$$

e

$$[QM_{pl} / (rl)] \{ [(F - F_3) / F_3] + [(F_4 / F)(1 - F_4 / F_3)] \}.$$

Nestas expressões QM_{pl} representa o quadrado médio da interação “progênes x locais”; r é o número de repetições; l é o número de locais; F é a relação entre o quadrado médio de “progênes” e o quadrado médio da interação “progênes x locais”; $F_1 = F_{(\alpha/2); gl\ p, \infty}$; $F_2 = F_{(\alpha/2); gl\ p, gl\ pl}$; $F_3 = F_{(1 - \alpha/2); gl\ p, \infty}$ e $F_4 = F_{(1 - \alpha/2); gl\ p, gl\ pl}$. Deve-se observar que $gl\ p$ designa o número de graus de liberdade da fonte de variação “progênes”, e $gl\ pl$ o número de graus de liberdade da interação “progênes x locais”.

Foram calculados, também, intervalos de confiança ao nível de 5% de probabilidade ($\alpha = 0,05$) para os coeficientes de herdabilidade ao nível de médias das progênes P e S (h_p^2 , h_s^2), sendo os limites inferior e superior do intervalo dados, respectivamente, por (KNAPP et al., 1985):

$$(1 - F_2 / F), \text{ e } (1 - F_4 / F).$$

Visando detectar possíveis alterações na associação entre caracteres, decorrentes do processo seletivo, foram estimados ainda, para os dois tipos de progênies, P e S, os coeficientes de correlação genética entre as características avaliadas, de acordo com a seguinte expressão, apresentada por VENCOVSKY & BARRIGA (1992):

$$r_{g(XY)} = \text{COV}_{P(XY)} / \sqrt{\sigma_{P(X)}^2 \sigma_{P(Y)}^2}$$

onde:

$r_{g(XY)}$ é o coeficiente de correlação genética entre os caracteres X e Y, em questão; $\text{COV}_{P(XY)}$ é a covariância genética, ao nível de progênies, entre os caracteres X e Y; $\sigma_{P(X)}^2$ e $\sigma_{P(Y)}^2$ correspondem às variâncias genéticas de progênies para os caracteres X e Y, respectivamente. Deve-se mencionar que as estimativas da covariância genética foram obtidas pela manipulação dos produtos médios da análise de covariância conjunta agrupada, cujas esperanças matemáticas equivalem às esperanças de quadrados médios apresentadas na Tabela 2, substituindo-se os componentes de variância pelos respectivos componentes de covariância (CRUZ & REGAZZI, 1994).

Finalmente, as distribuições de frequência dos dados de médias das 169 progênies de irmãos germanos interpopulacionais de cada cruzamento, foram testadas para normalidade pelo teste W de Shapiro-Wilk (SHAPIRO & WILK, 1965), e também para assimetria e kurtose, de acordo com metodologia apresentada por SNEDECOR & COCHRAN (1989), possibilitando avaliar de que maneira os efeitos da seleção e da oscilação genética atuam sobre os padrões de variação dos materiais.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Efeitos da seleção e da oscilação genética nos componentes de médias, heterose e depressão por endogamia

A precisão dos experimentos realizados para verificar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre componentes de médias, heterose e depressão por endogamia, avaliada através do coeficiente de variação (CV), foi boa em todos os locais e para todos os caracteres avaliados (Tabelas 3, 4 e 5). O menor valor do CV foi observado no Areião (Piracicaba) para o caráter posição relativa da espiga na planta (4,60%) e o maior, no mesmo local, para o peso de espigas (18,22%), sendo esta tendência constante nos demais locais. Deve-se mencionar que as estimativas dos coeficientes de variação obtidas neste estudo, encontram-se dentro dos limites aceitáveis para a experimentação agrônômica e se assemelham aos valores encontrados na literatura da cultura do milho, para todas as características avaliadas (COORS, 1988; SOUZA JR. & MIRANDA FILHO, 1989; ARIAS, 1995).

As análises de variância individuais, por local, detectaram diferença altamente significativa ($P < 0,01$) entre os tratamentos, para todos os caracteres avaliados (Tabelas 3, 4 e 5). As médias de tratamentos obtidas em cada local, Andradas, Areião e

Caterpillar, estão apresentadas nas Tabelas 6, 7 e 8, respectivamente. O resumo das análises de variância conjuntas, apresentado na Tabela 9, confirma a boa precisão experimental obtida nas análises individuais e também evidencia diferença altamente significativa ($P < 0,01$) entre os tratamentos para todos os caracteres avaliados, exceção feita à posição relativa da espiga na planta. Houve significância da fonte de variação locais para todas as características avaliadas, o que já era esperado em função das diferentes condições dos ambientes em questão. A interação tratamentos x locais também se mostrou significativa, indicando um comportamento não consistente dos tratamentos nos diferentes locais, para todos os caracteres avaliados.

O desempenho médio dos materiais *per se* (S_0), com uma geração de autofecundação (S_1) e em cruzamentos dialélicos (Tabela 10), mostra que, para o caráter peso de espigas, o processo de seleção recorrente recíproca foi efetivo em melhorar o híbrido interpopulacional, uma vez que o cruzamento IG-3 x IG-4 (165,88 g/pl ou 9215 Kg/ha) foi 16,71% (1319 Kg/ha) mais produtivo que o cruzamento BR-105 x BR-106 (142,13 g/pl ou 7896 Kg/ha). Tal fato comprova a boa capacidade de complementação existente entre as populações BR-105 e BR-106, o que já foi observado em outras oportunidades (NASPOLINI FILHO et al., 1981). Deve-se mencionar ainda, que o cruzamento IG-3 x IG-4 foi 7,64% (654 Kg/ha) mais produtivo que o melhor híbrido comercial utilizado como testemunha (AG-672 - 154,11 g/pl ou 8561 Kg/ha), evidenciando o potencial agrônomico desse material (Tabela 10).

No que se refere ao comportamento dos materiais *per se*, observa-se pela Tabela 10 que a produtividade do sintético IG-3 (134,71 g/pl ou 7484 Kg/ha) aumentou 14,77% (964 Kg/ha) em relação à população original BR-105 (117,37 g/pl ou 6520 kg/ha),

enquanto a do sintético IG-4 (129,43 g/pl ou 7190 Kg/ha) sofreu uma redução de 10,13% (811 Kg/ha) em relação à população original BR-106 (144,02 g/pl ou 8001 Kg/ha). Estes altos valores de alterações com o processo seletivo se devem às altas intensidades de seleção aplicadas, que foram de 2% e 2,5% para a formação dos sintéticos IG-3 e IG-4, respectivamente.

Estes resultados estão de acordo com os de outros trabalhos envolvendo o esquema de seleção recorrente interpopulacional (MOLL et al., 1978; MOLL & HANSON, 1984; HELMS et al., 1989), bem como com os resultados teóricos de avaliação deste processo seletivo (SOUZA JR., 1993), que mostram ser este método eficiente em melhorar o híbrido interpopulacional e uma das populações *per se*, apresentando a população recíproca ganhos não significativos ou, até mesmo, decréscimos significativos no rendimento.

Segundo SOUZA JR. (1993), uma boa alternativa para se contornar este problema é a utilização de um método modificado de seleção recorrente, onde uma das populações, a que apresenta menor valor médio para o caráter em questão, é utilizada como testadora dela mesma e da população recíproca. Portanto, o método apresenta uma abordagem interpopulacional para a população de maior média e intrapopulacional para a população de menor média. No contexto geral, esse processo parece ser superior aos métodos tradicionais, o que, segundo o autor, está relacionado às magnitudes de novos componentes genéticos de variância e covariância por ele sugeridos.

Com relação aos demais caracteres avaliados, verifica-se que a altura das plantas e das espigas do cruzamento IG-3 x IG-4 foi, respectivamente, 4,87% e 6,08% inferior à altura das plantas e espigas do cruzamento BR-105 x BR-106, embora a posição relativa

da espiga na planta não tenha se alterado (Tabela 10). O índice de prolificidade também foi melhorado, sendo que cada 100 plantas do cruzamento IG-3 x IG-4 produzem aproximadamente seis espigas a mais que 100 plantas do cruzamento BR-105 x BR-106. Estes resultados também evidenciam a eficiência do processo seletivo em melhorar o híbrido interpopulacional.

No que concerne às populações *per se*, não foram constatadas diferenças expressivas entre o sintético IG-3 e a população original BR-105 para a altura da planta e da espiga. Já o sintético IG-4 sofreu redução na altura da planta (4,12%) e da espiga (3,98%) quando comparado com a população original BR-106. Verifica-se ainda, que a variedade sintética IG-3 apresentou índice de prolificidade 7,23% superior ao da população BR-105, mas a IG-4 não apresentou diferenças em relação à população BR-106 quanto a este caráter (Tabela 10).

Os valores de heterose dos cruzamentos (Tabela 11) mostram que, também neste aspecto, o processo de seleção recorrente recíproca foi muito eficiente em melhorar o híbrido interpopulacional, uma vez que, para o caráter peso de espigas, o cruzamento original BR-105 x BR-106 apresentou uma superioridade de 8,75% (635 Kg/ha) em relação à média das populações parentais, ao passo que o valor de heterose do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 foi de 25,60% (1878 Kg/ha), o que representa um aumento de aproximadamente 195%. As estimativas de heterose dos cruzamentos BR-105 x IG-4 e BR-106 x IG-3 também se mostraram superiores em relação à heterose do cruzamento original, confirmando a melhoria da capacidade de combinação dos materiais (Tabela 11).

Este progresso significativo na heterose pode ser atribuído às elevadas intensidades de seleção aplicadas sobre as populações BR-105 e BR-106, e também foi reportado por outros autores na avaliação do método de seleção recorrente interpopulacional, para a produção de grãos (EBERHART et al., 1973; PATERNIANI & VENCovsky, 1977). Estudos teóricos realizados por SOUZA JR. & MIRANDA FILHO (1985, 1989) e SOUZA JR. (1993) também suportam os resultados ora apresentados, pois evidenciam que a alteração na heterose tende a ser positiva na seleção interpopulacional, em função desta fazer uso dos efeitos genéticos aditivos e não aditivos, nos locos para os quais existe divergência entre as populações e algum grau de dominância.

Para os caracteres altura da planta e da espiga, verifica-se que os valores de heterose do cruzamento IG-3 x IG-4 foram inferiores aos do cruzamento BR-105 x BR-106, em 54,40% e 49,77% respectivamente, o que já era esperado, em função de a seleção ter sido praticada no sentido de reduzir a expressão destes caracteres. Não houve alteração no que se refere à posição relativa da espiga na planta, e quanto ao índice de prolificidade foi observada uma melhoria de 100% na heterose, correspondente a três espigas em cada 100 plantas (Tabela 11). Estes resultados comprovam, mais uma vez, a eficiência do método de seleção utilizado.

As estimativas de depressão por endogamia total das populações BR-105 e BR-106 e dos sintéticos IG-3 e IG-4, bem como as médias esperadas de linhagens retiradas ao acaso destes materiais estão apresentadas na Tabela 12. Observa-se que, para o caráter peso de espigas, a depressão por endogamia do sintético IG-3 foi 22,24% inferior a da população original BR-105, enquanto que para o sintético IG-4, a depressão por endogamia se manteve nos mesmos níveis da população original BR-106. Em outras

palavras, durante o processo seletivo, houve uma redução na frequência de alelos recessivos de efeito menos favorável na população BR-105, de modo que quando ocorreu aumento na homozigose do sintético IG-3, o seu desempenho médio foi menos prejudicado. O mesmo não foi observado com a população BR-106, talvez devido a um maior efeito do processo aleatório da oscilação genética, atuando em sentido contrário ao do processo seletivo.

De maneira geral, tem sido observada na literatura uma tendência de redução na depressão por endogamia dos materiais submetidos aos diferentes métodos de seleção recorrente, para o caráter produção de grãos (GENTER, 1971; GOULAS & LONQUIST, 1976; OYERVIDES-GARCIA & HALLAUER, 1986; HALLAUER et al., 1988; RODRIGUEZ & HALLAUER, 1988; ODHIAMBO & COMPTON, 1989). Além disso, estudos teóricos realizados por SOUZA JR. (1985) e por FERNANDES (1990), envolvendo esquemas de seleção intra e interpoblacional, demonstram que a depressão por endogamia só diminui em populações com altas frequências dos alelos favoráveis. Estes resultados são coerentes com os apresentados neste estudo, uma vez que se espera um aumento na frequência dos alelos favoráveis para um grande número de locos, na medida em que se pratica o melhoramento das populações. No caso da população BR-106, este aumento pode ter sido prejudicado por um maior efeito negativo da oscilação genética, como comentado anteriormente.

Para os demais caracteres, verifica-se que as estimativas da depressão por endogamia total são de magnitudes bem inferiores às obtidas para o caráter peso de espigas (Tabela 12), indicando, a princípio, que mesmo nas populações originais, boa parte dos alelos recessivos de efeito menos favorável, relativos a altura da planta e da

espiga, posição relativa da espiga na planta e índice de prolificidade, já haviam sido eliminados. Contudo, é possível observar a mesma tendência nas comparações feitas entre as populações e seus respectivos sintéticos, ou seja, de maneira geral o sintético IG-3 apresentou valores de depressão por endogamia total bem inferiores aos da população BR-105, não sendo observadas diferenças expressivas entre o sintético IG-4 e a população BR-106.

Como consequência destes fatos, as linhagens extraídas ao acaso do sintético IG-3 deverão ser aproximadamente cinco vezes mais produtivas (2206 Kg/ha) que aquelas oriundas da população original BR-105 (472 Kg/ha), além de apresentar maior altura de planta (19,04%) e de espiga (23,46%) e de produzir 26 espigas a mais em cada 100 plantas. Por seu turno, as linhagens extraídas do sintético IG-4 deverão apresentar produtividade (1034 Kg/ha) em níveis semelhantes aos obtidos para aquelas oriundas da população original BR-106 (1120 Kg/ha), com menor altura de planta (4,28%) e de espiga (11,01%), apesar da produção de seis espigas a mais em cada 100 plantas (Tabela 12). Conclui-se, então, que a variedade sintética IG-3 se consiste em germoplasma mais adequado para os programas aplicados de obtenção de híbridos de milho, uma vez que a produtividade das linhagens está diretamente relacionada ao preço da semente comercial.

O sucesso de qualquer processo seletivo depende do balanço entre duas forças principais que afetam as frequências alélicas de uma população: seleção e oscilação genética. A resposta à seleção se dá pelo aumento na frequência de alelos favoráveis e pode ser alcançada pela alteração nos efeitos aditivos, de dominância ou em ambos simultaneamente. Já a oscilação genética, que consiste em alterações aleatórias nas frequências alélicas ocorridas em função do tamanho efetivo populacional reduzido, pode

aumentar a resposta à seleção se atuar na direção da mesma ou pode limitar a resposta, se atuar em sentido oposto ao da seleção, o que é mais provável, principalmente nos primeiros ciclos seletivos onde espera-se que as frequências dos alelos favoráveis sejam baixas.

As estimativas dos efeitos genéticos devidos à seleção e a oscilação genética, obtidas de acordo com o modelo de SMITH (1979a, b, 1983), apresentaram valores e significâncias muito diferentes para as duas populações estudadas (Tabela 13). Para o caráter peso de espigas, observa-se que o parâmetro relativo à contribuição dos efeitos aditivos para o ciclo 0 da população BR-106 (AOI') foi significativamente diferente de zero ($P < 0,05$), o que não se verificou para a população BR-105 (apesar de AOI não apresentar significância estatística, deve-se observar que sua estimativa merece consideração do ponto de vista agrônomo - 472 Kg/ha). Por seu turno, os efeitos de dominância (DOI e DOI') contribuíram significativamente para o ciclo 0 de ambas as populações.

O modelo proposto assume que a média do ciclo 0 é dada pela soma $AOI + 2DOI$, no caso da população BR-105 e por $AOI' + 2DOI'$ para a população BR-106, o que caracteriza a proporção entre os efeitos aditivos e de dominância nas populações originais ($AOI:2DOI$ e $AOI':2DOI'$). No presente estudo, esta proporção foi de 7%:93% para a população BR-105 e 14%:86% para a população BR-106 (Tabela 13), evidenciando uma forte preponderância dos efeitos de dominância em ambas as populações originais, o que já foi noticiado por outros autores em pesquisas com materiais genéticos distintos

(HELMS et al., 1989; EYHERABIDE & HALLAUER, 1991; STOJŠIN & KANNENBERG, 1994).

Para os caracteres altura da planta e da espiga, houve contribuição significativa dos efeitos aditivos e de dominância para o ciclo 0 das duas populações avaliadas, porém com predominância dos efeitos aditivos. Já para a posição relativa da espiga na planta, somente os efeitos aditivos contribuíram para o ciclo 0 das populações BR-105 e BR-106, e com relação ao índice de prolificidade, os dois tipos de efeitos, aditivo e dominante, contribuíram para o ciclo inicial de ambas as populações, não ocorrendo uma tendência marcante de predominância entre eles (Tabela 13).

O processo de seleção recorrente recíproca, para o caráter peso de espigas, foi efetivo em aumentar a frequência de alelos favoráveis de efeito aditivo na população BR-105, mas não foi eficiente em melhorar a contribuição dos efeitos de dominância, uma vez que o parâmetro ALI foi significativamente positivo, enquanto o parâmetro DLI não apresentou significância, além de ser negativo (Tabela 13). O inverso ocorreu com a população BR-106, ou seja, houve alteração somente nos locos em heterozigose ou na contribuição dos efeitos de dominância (DLI' significativo e ALI' não significativo e negativo).

O parâmetro ALI foi significativo e positivo enquanto o DLI não mostrou significância para a altura da planta e da espiga, indicando, na população BR-105, alteração somente nos locos em homozigose, no sentido de aumentar a expressão destes caracteres. Na população BR-106, o parâmetro ALI' não foi significativo para estas características, mas ocorreu alteração significativa na contribuição dos efeitos de

dominância (DLI') no sentido de aumentar a altura da espiga, caracterizando o oposto do observado para a população BR-105 (Tabela 13).

Com relação à posição relativa da espiga na planta, não se verificaram alterações na contribuição dos efeitos aditivos e de dominância em nenhuma das populações. Já o que se observa para o índice de prolificidade em ambas as populações, são alterações nos locos em homozigose (ALI e ALI') contribuindo significativamente para aumentar o número de espigas por planta, e alterações nos locos em heterozigose (DLI e DLI') contribuindo para reduzir esse número.

As médias esperadas de linhagens retiradas ao acaso das populações e seus respectivos sintéticos ($\hat{L} = 2\hat{S}_1 - \hat{S}_0$), podem ser estimadas como uma função linear dos parâmetros do modelo de SMITH (1979a, b, 1983) substituindo-se $\bar{S}_1$ e $\bar{S}_0$ por suas expectativas genéticas. Assim, para a população BR-105 tem-se $\hat{L} = A\hat{O}I$ e para o sintético IG-3 tem-se $\hat{L} = A\hat{O}I + 2A\hat{I}$ (Tabelas 12 e 13). Portanto, a alteração na média das linhagens retiradas ao acaso após um ciclo seletivo é dada pela diferença entre estas expressões, ou seja, $\Delta\hat{L} = 2A\hat{I}$. Raciocínio análogo se aplica a população BR-106 e ao sintético IG-4, de modo que $\Delta\hat{L} = 2A\hat{I}'$.

Do exposto, é possível inferir que a alteração na média das linhagens é função somente da alteração nos locos em homozigose ou da contribuição dos efeitos aditivos, o que explica a superioridade das linhagens retiradas ao acaso do sintético IG-3 em relação à população original BR-105 e a inferioridade das linhagens retiradas ao acaso do sintético IG-4 em relação à população BR-106 (Tabela 12), tendo em vista as altas

magnitudes das estimativas positivas de ALI e as baixas magnitudes das estimativas negativas de ALI', para a maioria dos caracteres avaliados (Tabela 13).

O efeito da redução na heterozigose devido à oscilação genética nas populações *per se* (DQI e DQI'), para o caráter peso de espigas, foi negativo e significativo em ambas as populações, correspondendo a -10,96 g/planta (-609 Kg/ha) na população BR-105 e a -30,46 g/planta (-1692 Kg/ha) na população BR-106 (Tabela 13). Estes valores correspondem a 2DQI e 2DQI', respectivamente, porque o modelo assume essa ponderação na composição das médias dos sintéticos IG-3 (ciclo 1 da população BR-105) e IG-4 (ciclo 1 da população BR-106). As estimativas negativas de DQI e DQI' indicam que os efeitos da oscilação genética limitaram o melhoramento para a produtividade de grãos nas populações *per se*, como já evidenciado em outros estudos (EYHERABIDE & HALLAUER, 1991; KEERATINJAKAL & LAMKEY, 1993; STOJŠIN & KANNENBERG, 1994), e explicam a redução na produtividade do sintético IG-4 em relação à população original BR-106 (Tabela 10), bem como seu elevado valor de depressão por endogamia total (Tabela 12).

Como já demonstrado, o parâmetro DQI é função do quadrado da alteração na frequência do alelo favorável por oscilação genética, e da contribuição dos locos em heterozigose para o caráter $[DQI = \sum(\delta p)^2 d]$. Sendo assim, a obtenção de estimativas negativas de DQI (e DQI') poderia ser questionada, pois o quadrado de um desvio $[(\delta p)^2]$ é sempre positivo, e a contribuição dos locos em heterozigose (d), que corresponde a depressão por endogamia total para o caráter, de maneira geral, também é positiva (Tabela 12). A explicação reside no fato de que no desenvolvimento dos modelos

originais, o parâmetro DQI apresenta sinal negativo, sendo subtraído na expressão da expectativa genética, o que não é evidenciado no modelo geral ora apresentado, embora o resultado final de sua aplicação seja coerente (Apêndice).

De acordo com o modelo de SMITH (1979a, b, 1983) a média da população melhorada correspondente ao sintético IG-3, é dada por $AOI + 2ALI + 2DOI + 2DLI + 2DQI$. Como $AOI + 2DOI$ expressa a média da população original BR-105, a resposta esperada à seleção é fornecida por $2ALI + 2DLI + 2DQI$. Pela supressão do parâmetro DQI desta expressão é possível estimar a resposta esperada à seleção, na ausência do efeito da oscilação genética, por $2(ALI + DLI)$. Raciocínio análogo se aplica ao sintético IG-4, de modo que a resposta esperada à seleção na população BR-106, corrigida pelo efeito da oscilação genética, é dada por $2(ALI' + DLI')$. Estas estimativas, juntamente com as respostas observadas à seleção, se encontram apresentadas na Tabela 14.

Verifica-se, para o caráter peso de espigas, que a resposta esperada à seleção, corrigida pelo efeito da oscilação genética, foi 63,32% (609 Kg/ha) superior à resposta observada na população BR-105. Na população BR-106 a resposta observada foi negativa pois, como comentado anteriormente, o sintético IG-4 foi 811 Kg/ha menos produtivo que a população original BR-106, ao passo que a resposta esperada, ajustada para os efeitos da oscilação genética, foi positiva e alta (881 Kg/ha). Em outras palavras, na ausência de oscilação genética, o sintético IG-4 seria 11,01% mais produtivo que a população BR-106.

Os efeitos da oscilação genética também foram pronunciados para os caracteres altura da planta e da espiga nas duas populações em questão. Contudo, nestes casos, estes efeitos atuaram em sentido favorável aos objetivos da seleção, ou seja, no sentido de

reduzir a altura da planta e da espiga, tendo em vista a significância das estimativas negativas de DQI e DQI' para estas características (Tabela 13). O ajuste da resposta esperada pelo efeito da oscilação genética mostrou que as plantas e espigas do sintético IG-3 seriam, respectivamente, 15,26 cm e 6,26 cm mais altas que as plantas e espigas da população BR-105, quando a resposta observada correspondeu a uma redução de 1,10 cm na altura das plantas e de 1,63 cm na altura das espigas. No caso da população BR-106, a redução de 8,97 cm na altura das plantas do sintético IG-4 praticamente não existiria (-0,54 cm), e a altura das espigas deste material seria 12,60 cm superior a da população original, quando observou-se uma redução de 4,53 cm (Tabela 14).

A posição relativa da espiga na planta não foi significativamente afetada pela oscilação genética em nenhuma das populações estudadas mas, o parâmetro DQI, para o índice de prolificidade, se mostrou significativamente negativo, indicando que a oscilação genética ocorreu de maneira a reduzir o número de espigas por planta na população BR-105 (Tabela 13). Nesta situação, a resposta esperada à seleção, corrigida pelo efeito da oscilação genética foi 56,66% superior à resposta observada, correspondendo a uma diferença de aproximadamente três espigas produzidas a mais em cada 100 plantas (Tabela 14). Deve-se salientar que os expressivos valores dos efeitos da oscilação genética observados neste estudo se devem ao tamanho efetivo populacional excessivamente restrito dos sintéticos IG-3 e IG-4.

Os componentes da expressão da depressão por endogamia total [$\hat{d} = 2(\hat{S}_0 - \hat{S}_1)$] também podem ser substituídos pelas respectivas expectativas genéticas fornecidas pelos parâmetros do modelo de SMITH (1979a, b 1983). Assim, a depressão por endogamia

total da população BR-105 corresponde à contribuição dos efeitos de dominância para o seu ciclo 0 ($\hat{d} = 2D\hat{O}I$) e a do sintético IG-3 pode ser dada por $\hat{d} = 2D\hat{O}I + 2D\hat{L}I + 2D\hat{Q}I$ (Tabelas 12 e 13). Consequentemente, a diferença entre estas expressões fornece uma estimativa da alteração ocorrida na depressão por endogamia total após um ciclo de seleção, como $\Delta\hat{d} = 2D\hat{L}I + 2D\hat{Q}I$. Analogamente, a alteração na população BR-106 é dada por $\Delta\hat{d} = 2D\hat{L}I' + 2D\hat{Q}I'$.

Portanto, a alteração na depressão por endogamia total das populações para os sintéticos é função da alteração na contribuição dos efeitos de dominância (DLI e DLI') e dos efeitos da oscilação genética (DQI e DQI'). Observa-se, para a maioria dos caracteres avaliados, que na população BR-105 as estimativas de DLI não foram significativas, apesar de apresentarem o mesmo sinal das estimativas significativas de DQI, que foi, então, o principal parâmetro responsável pela alteração na depressão por endogamia total. Já na população BR-106, a maioria das estimativas de DLI' foram significativas e apresentaram sinais contrários às estimativas também significativas de DQI', de modo que estes efeitos tenderam a se anular (Tabela 13). Estes resultados explicam a redução na depressão por endogamia do sintético IG-3 em relação à população original BR-105, e a manutenção na depressão por endogamia do sintético IG-4 nos mesmos níveis da população original BR-106 (Tabela 12), evidenciando, também neste aspecto, a importância da oscilação genética.

Os parâmetros DLII' e DLI'I não foram significativos para o caráter peso de espigas, indicando que não houve contribuição significativa dos efeitos de dominância das populações BR-105 e BR-106 para o progresso com a seleção no híbrido

interpopulacional, que foi, portanto, mais determinado pelo melhoramento das populações *per se*. Contudo, ocorreu alteração significativa na contribuição dos efeitos de dominância das populações BR-105 e BR-106 no sentido de reduzir a altura da planta e da espiga do cruzamento IG-3 x IG-4 (valores significativos e negativos de DLII' e DLI'I). Para o caráter índice de prolificidade, estas estimativas também foram significativas, porém de sinais contrários, de modo que houve alteração nos efeitos de dominância da população BR-105, contribuindo para reduzir o número de espigas por planta no híbrido interpopulacional, ocorrendo o oposto para a população BR-106 (Tabela 13).

Os valores de heterose do cruzamento entre o ciclo 0 da população BR-105 e o ciclo 0 da população BR-106 (HII') foram significativos para todas as características avaliadas, com exceção da posição relativa da espiga na planta (Tabela 13), e coincidem com as estimativas de heterose apresentadas na Tabela 11. Já o parâmetro HQII' só foi significativo para o índice de prolificidade, indicando que, para esta característica houve alteração dos efeitos de dominância no híbrido interpopulacional. A ausência de significância deste parâmetro em estudos desta natureza tem sido um fato comum e indica que o processo seletivo utilizado foi eficiente em aumentar a frequência de alelos favoráveis de efeito dominante, em locos diferentes de cada população (SMITH, 1983; HELMS et al., 1989; EYHERABIDE & HALLAUER, 1991; KEERATINJAKAL & LAMKEY, 1993).

A alteração na heterose do cruzamento interpopulacional ($\Delta\hat{h}$) também pode ser expressa como uma função linear dos parâmetros do modelo de SMITH (1979a, b, 1983).

A heterose [$\hat{h} = \hat{F}_1 - (\hat{P}_1 + \hat{P}_2) / 2$] do cruzamento original BR-105 x BR-106 é dada por

$\hat{h} = \hat{HII}'$ e a do cruzamento melhorado IG-3 x IG-4 por $\hat{h} = \hat{HII}' + 2\hat{DLII}' + 2\hat{DLI}'I + 2\hat{HQII}' - 2\hat{DQI} - 2\hat{DQI}'$. Verifica-se, então, que a diferença entre estas funções expressa a alteração ocorrida na heterose como $\Delta\hat{h} = 2(\hat{DLII}' + \hat{DLI}'I + \hat{HQII}') - (\hat{DQI} + \hat{DQI}')$, e que esta alteração pode ser decomposta em uma parte resultante dos efeitos da seleção [$2(\hat{DLII}' + \hat{DLI}'I + \hat{HQII}')$] e outra resultante dos efeitos da oscilação genética ($\hat{DQI} + \hat{DQI}'$) nas populações BR-105 e BR-106.

Pela magnitude dos parâmetros estimadores de $\Delta\hat{h}$ (Tabela 13), observa-se que a parte resultante dos efeitos da oscilação genética ($\hat{DQI} + \hat{DQI}'$) assumiu um papel fundamental na alteração da heterose do cruzamento interpopulacional. Para o caráter peso de espigas, 92,58% dessa alteração se deveu a provável restituição da condição de heterozigose nos locos onde a oscilação genética atuou, nas duas populações em questão, especialmente na BR-106. Pelo mesmo raciocínio, 33,33% da alteração na heterose para o índice de prolificidade ocorreu em função dos efeitos da oscilação genética na população BR-105 ($\hat{DQI}$ significativo).

No caso da altura da planta e da espiga, como a oscilação genética atuou no sentido favorável de reduzir a expressão destes caracteres, grande parte da redução objetivada na heterose, foi suprimida pela restituição da condição de heterozigose nos locos para os quais a oscilação genética causou fixação de alelos recessivos de efeito mais favorável nas duas populações estudadas. Se fossem descontados $\hat{DQI}$ e $\hat{DQI}'$, a alteração na heterose para a altura da planta passaria de -5,93 cm (Tabela 11) a -18,34 cm e para a altura da espiga passaria de -4,39 cm a -16,90 cm.

Apesar da importância da oscilação genética para a resposta na heterose, a resposta direta à seleção no híbrido interpopulacional não é alterada por este fator. De acordo com o modelo de SMITH (1979a, b, 1983) a diferença entre a expectativa genética do cruzamento IG-3 x IG-4 e a expectativa genética do cruzamento BR-105 x BR-106, que corresponde à resposta direta no híbrido interpopulacional, equivale a $ALI + ALI' + DLI + DLI' + 2DLII' + 2DLI'I + 2HQII'$ e, portanto, não inclui os efeitos da oscilação genética.

Contudo, esta informação pode ser útil no sentido de quantificar a contribuição de cada população para o progresso com a seleção no cruzamento entre elas. Isto é possível pela separação dos parâmetros relativos a cada material, de modo que a contribuição da população BR-105 é dada por $ALI + DLI + 2DLII'$ e a da população BR-106 por $ALI' + DLI' + DLI'I$. Estas estimativas se encontram apresentadas na Tabela 14, juntamente com as respostas observadas no híbrido interpopulacional. Deve-se ressaltar que a diferença entre a resposta direta à seleção e a soma das contribuições das populações corresponde a $2HQII'$, parâmetro que normalmente não apresenta significância, como comentado anteriormente.

Observa-se, para o caráter peso de espigas, que as alterações ocorridas na população BR-105 apresentaram maior contribuição para a resposta no híbrido interpopulacional que as alterações na população BR-106. Já a redução na altura da planta e da espiga observada no cruzamento IG-3 x IG-4 se deu por uma maior contribuição das alterações sofridas pela população BR-106 e, no que se refere ao índice de prolificidade, enquanto as mudanças na população BR-106 contribuíram para

aumentar o número de espigas por planta no híbrido interpopulacional, as da população BR-105 contribuíram para reduzi-lo (Tabela 14).

Deve-se mencionar ainda que, para o caráter peso de espigas, que reflete a produtividade dos materiais e, portanto, apresenta maior relevância neste estudo, a resposta direta à seleção recorrente recíproca, ou seja, a resposta no híbrido interpopulacional (1319 Kg/ha), foi de magnitude semelhante à média das respostas indiretas nas populações *per se*, após o ajuste para os efeitos da oscilação genética (1227 Kg/ha), como se observa na Tabela 14. Resultados semelhantes foram encontrados por outros autores, confirmando a importância da oscilação genética como um fator limitante ao progresso esperado com a seleção para a produção de grãos (SMITH, 1983; HELMS et al., 1989; EYHERABIDE & HALLAUER, 1991; KEERATINUAKAL & LAMKEY, 1993), sendo indispensável a sua consideração na avaliação dos processos seletivos com a cultura do milho.

4.2. Efeitos da seleção e da oscilação genética na variabilidade genética

A utilização do delineamento em látice na avaliação das progênes de irmãos germanos interpopulacionais dos dois tipos de cruzamentos, BR-105 x BR-106 e IG-3 x IG-4, foi uma estratégia correta em todos os experimentos e locais, e para todos os caracteres avaliados, com exceção do índice de prolificidade tomado no experimento 1 do Areião, como se verifica pelas estimativas de eficiência do látice relacionadas nas Tabelas 15, 16, 17 e 18.

A precisão dos experimentos 1 e 2, avaliada através do coeficiente de variação (CV), encontra-se dentro dos limites aceitáveis para a experimentação agrônômica em ambos os locais e para todos os caracteres avaliados, exceção feita ao índice de espiga tomado no experimento 1 do Areião. Observa-se que, de maneira geral, as estimativas do CV para os caracteres peso de espigas e índice de prolificidade foram superiores em relação àquelas obtidas para os caracteres altura da planta, altura da espiga e posição relativa da espiga na planta (Tabelas 15 a 18). Apesar disso, estas estimativas se assemelham aos valores normalmente encontrados na literatura da cultura do milho (COORS, 1988; SOUZA JR. & MIRANDA FILHO, 1989; ARIAS, 1995).

As análises de variância individuais (Tabelas 15 a 18) mostraram que as progênes de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (progênes P ou PP), só não se diferenciaram significativamente entre si para o caráter peso de espigas tomado no experimento 2 do Areião e para o caráter índice de prolificidade tomado nos dois locais de avaliação do experimento 2. Já as progênes de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (progênes S ou PS) só não apresentaram

variação significativa entre si para o caráter peso de espigas tomado no experimento 1 da Caterpillar e no experimento 2 do Areião, e para o caráter índice de prolificidade tomado em ambos os locais de avaliação do experimento 1, e no experimento 2 do Areião.

O contraste entre os dois tipos de progênes, PP e PS, para o caráter peso de espigas foi significativo nos experimentos 1 e 2 da Caterpillar, indicando que nestes casos a média das progênes do cruzamento BR-105 x BR-106 se desviou significativamente da média das progênes do cruzamento IG-3 x IG-4. Para os caracteres altura da planta, altura da espiga e posição relativa da espiga na planta, o contraste PP vs PS foi significativo em todos os experimentos e locais de avaliação, e, no que se refere ao índice de prolificidade, houve diferença significativa entre as médias dos dois tipos de progênes somente no experimento 2 da Caterpillar (Tabelas 15 a 18).

Uma observação importante a ser feita é que, para o caráter posição relativa da espiga na planta, apesar do contraste PP vs PS ter se mostrado significativo em todas as situações, as diferenças observadas entre as médias dos dois tipos de progênes foram mínimas ou não existiram, como no caso do experimento 2 da Caterpillar (Tabela 18). Isso ocorreu em função da aproximação numérica realizada, uma vez que as diferenças ocorreram principalmente a partir da segunda ou terceira casa decimal. Como a precisão experimental observada para esta característica foi excelente, essas pequenas diferenças entre os materiais foram detectadas. Este fato indica, pelo menos a princípio, que neste caso a variação estatística não reflete variações agrônômicas, o que significa dizer que na prática não existiu variabilidade para esta característica.

O resumo das análises de variância conjuntas realizadas para os experimentos 1 e 2 se encontram apresentados nas Tabelas 19 e 20, respectivamente. Observa-se que apesar

da proximidade dos dois locais onde foram conduzidos os experimentos, houve diferença significativa entre eles para todos os caracteres avaliados, nos experimentos 1 e 2, exceção feita a altura da planta no experimento 1. As progênies P só não diferiram significativamente entre si para os caracteres peso de espigas e índice de prolificidade tomados no experimento 1. Já as progênies S não apresentaram variação significativa entre si somente para o caráter índice de prolificidade tomado no experimento 2. Houve diferença significativa entre as médias dos dois tipos de progênies, PP e PS, para todos os caracteres tomados nos experimentos 1 e 2, exceto para o índice de prolificidade no experimento 1 e para o peso de espigas no experimento 2.

Foi observada interação significativa entre as 85 progênies P do experimento 1 com locais, evidenciando um comportamento não consistente destes materiais nos diferentes locais, para os caracteres peso de espigas e índice de prolificidade. Este fato justifica a ausência de variação significativa entre estas progênies para estas características na análise conjunta do experimento 1, variação esta que foi observada nas análises individuais (Tabelas 15 e 16). Provavelmente houve anulação das diferenças observadas em cada local, quando se considerou a média dos dois ambientes. Já as 84 progênies P do experimento 2 interagiram significativamente com locais somente para a posição relativa da espiga na planta e, no que se refere às progênies S dos experimentos 1 e 2, não houve interação significativa com locais, para nenhum dos caracteres avaliados (Tabelas 19 e 20).

A interação do contraste PP vs PS com locais foi significativa para os caracteres peso de espigas e posição relativa da espiga na planta, tomados no experimento 1 e para o peso de espigas e índice de prolificidade no experimento 2, indicando que nestes casos a

diferença entre a média das progênes P e a média das progênes S variou significativamente de local para local.

Houve homogeneidade dos erros obtidos nas análises conjuntas realizadas para os experimentos 1 e 2, uma vez que a relação entre o maior e o menor quadrado médio do resíduo observados nestas análises, encontra-se dentro dos limites aceitáveis para a experimentação agrônômica (GOMES, 1973), para todos os caracteres avaliados. Portanto, a partir das análises individuais e das análises conjuntas foi possível obter as análises conjuntas agrupadas, que se encontram apresentadas na Tabela 21. Observa-se, inicialmente, que ocorreu diferença significativa entre os locais Areião e Caterpillar, o que não se verificou entre os experimentos 1 e 2, para todos os caracteres avaliados. A interação experimentos x locais só não foi significativa para o peso de espigas, indicando que, para os demais caracteres, houve um comportamento diferencial dos experimentos 1 e 2 nos diferentes locais.

Foi observada significância para as progênes dos dois tipos de cruzamento (PP e PS) dentro de experimentos, para todos os caracteres avaliados, exceto para o índice de prolificidade avaliado nas progênes P, indicando a presença de variabilidade genética nestes materiais. A interação progênes dentro de experimentos x locais só foi significativa para o índice de prolificidade avaliado nas progênes P, o que justifica a ausência de variabilidade observada para esta característica, neste material. Para os demais caracteres, portanto, as 169 progênes de cada tipo, PP e PS, apresentaram comportamento consistente nos dois locais onde foram avaliadas (Tabela 21).

O contraste (PP vs PS)/E foi significativo para a altura da planta e da espiga e para a posição relativa da espiga na planta, indicando que, nestes casos, a média das progênes

P se desviou significativamente da média das progênes S, dentro de experimentos. As plantas e espigas das progênes do cruzamento IG-3 x IG-4 (PS) foram, respectivamente, 5,39 cm e 6,22 cm mais baixas, em média, que as plantas e espigas das progênes do cruzamento BR-105 x BR-106 (PP). Com relação a posição relativa da espiga na planta, vale a ressalva feita anteriormente relativa a significância do contraste PP vs PS (Tabela 21).

A média das progênes S também foi superior a média das progênes P, para o caráter peso de espigas (2,69 g/pl ou 150 kg/ha), apesar da não significância do contraste (PP vs PS)/E correspondente. Contudo, esta superioridade foi de magnitude bem menor que a observada nos experimentos conduzidos para se investigar os efeitos da seleção e da oscilação genética sobre componentes de médias, heterose e depressão por endogamia (23,75 g/pl ou 1319 Kg/ha - Tabela 10). Tal fato pode ser explicado, pelo menos em parte, pelo melhor controle ambiental observado neste último caso (3 locais; 10 repetições / local), frente ao observado no primeiro (2 locais; 2 repetições / local). Além disso, a interação do contraste (PP vs PS)/E com locais foi significativa para esta característica mostrando que, provavelmente, houve anulação das diferenças observadas em cada local, quando se considerou a média dos dois ambientes (Tabela 21). Portanto, estes resultados tendem a mostrar, mais uma vez, a eficiência do processo seletivo que resultou na obtenção das variedades sintéticas IG-3 e IG-4.

A partir dos quadrados médios das análises conjuntas agrupadas foram obtidas estimativas de componentes de variância, coeficientes de herdabilidade e progresso esperado com a seleção, para os dois tipos de progênes interpopulacionais (Tabelas 22 e 23). As variâncias genéticas das progênes dos dois tipos de cruzamentos, BR-105 x

BR-106 e IG-3 x IG-4, dentro de experimentos ($\hat{\sigma}_{pp/e}^2$ e $\hat{\sigma}_{ps/e}^2$, respectivamente), foram significativamente diferentes de zero para todos os caracteres avaliados, com exceção da estimativa de $\hat{\sigma}_{pp/e}^2$ para o índice de prolificidade, como se observa pelos intervalos de confiança obtidos ao nível de 5% de probabilidade para estes parâmetros. Por estes intervalos de confiança observa-se também que a variância genética das progênes P ($\hat{\sigma}_{pp/e}^2$) não diferiu significativamente da variância genética das progênes S ($\hat{\sigma}_{ps/e}^2$), a não ser para o caráter índice de prolificidade. Pode-se inferir, portanto, que o processo seletivo não provocou redução na variabilidade genética dos materiais.

A variância da interação de progênes dentro de experimentos com locais só foi expressiva para o caráter índice de prolificidade tomado nas progênes P ($\hat{\sigma}_{(pp/e)l}^2$), o que já era esperado em função da significância desta fonte de variação na análise conjunta agrupada (Tabela 21). Consequentemente, para esta característica, a variância fenotípica ao nível de médias das progênes P, dentro de experimentos ($\hat{\sigma}_{Fp/e}^2$), foi de magnitude bem superior à estimativa do mesmo componente obtido para as progênes S ($\hat{\sigma}_{Fs/e}^2$), como se verifica na Tabela 22.

De maneira análoga ao observado para as variâncias genéticas, as estimativas dos intervalos de confiança obtidos para os coeficientes de herdabilidade mostraram que este parâmetro só não foi significativamente diferente de zero ($P < 0,05$) para as progênes P ($\hat{h}_p^2$), no que se refere ao caráter índice de prolificidade. Para os demais caracteres, as estimativas significativas de herdabilidade não foram estatisticamente diferentes para os dois tipos de progênes interpopulacionais, indicando que a variabilidade genética foi

liberada nas mesmas proporções tanto no cruzamento das populações BR-105 e BR-106 como no cruzamento dos sintéticos IG-3 e IG-4 (Tabelas 22 e 23). Vale mencionar que os valores de herdabilidade foram relativamente altos e coerentes com aqueles normalmente citados na literatura da cultura do milho, para a maioria dos caracteres em questão (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1981), evidenciando a grande quantidade de variabilidade genética e/ou boa precisão observadas nos experimentos (Tabelas 22 e 23).

Como consequência da manutenção da variabilidade genética e da herdabilidade dos materiais após o processo seletivo, para uma intensidade de seleção de 10% a resposta à seleção nas progênes P (RS_p) não diferiu da resposta à seleção nas progênes S (RS_s), para todos os caracteres avaliados (Tabelas 22 e 23). Portanto, do exposto até aqui, pode-se concluir que, apesar do tamanho efetivo restrito das variedades sintéticas, o efeito conjunto da seleção e da oscilação genética parece não ter afetado a variabilidade genética e, conseqüentemente, a resposta esperada à seleção nestes materiais. SCHNICKER & LAMKEY (1993) procuraram detectar alterações na variabilidade genética do híbrido interpopulacional BSSS x BSCB1, após 11 ciclos de seleção recorrente recíproca para produção de grãos, e também não observaram diferenças significativas entre o híbrido de ciclo 11 e o cruzamento original, no que se refere às estimativas de parâmetros genéticos. Esta mesma tendência tem sido verificada em vários outros trabalhos envolvendo diferentes métodos de seleção recorrente (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1981; HALLAUER, 1984; STUCKER & HALLAUER, 1992; HOUTHAUS & LAMKEY, 1995).

Deve-se salientar que alguns trabalhos mostram que a variância genética aditiva das populações sob melhoramento tende a se reduzir após o primeiro ciclo de seleção,

apesar de permanecer em seguida relativamente constante e em níveis satisfatórios para a continuidade do processo seletivo (WEBEL & LONQUIST, 1967; COMPTON & BAHADUR, 1977; RAMALHO 1977; COORS, 1988). Dentre estes autores, alguns apontam como causa provável do fato, a utilização, no primeiro ciclo seletivo, do máximo da variabilidade genética livre existente na população, correspondente a segregação entre blocos poligênicos. Do primeiro ciclo em diante, utiliza-se, em grande parte, a variabilidade genética latente, presente dentro de blocos poligênicos e que é gradativamente liberada pela permuta genética. Por este ponto de vista, a variabilidade livre das populações consideradas neste estudo não teria sofrido redução drástica.

Ressalte-se ainda, o fato de que a variância genética de progênies de irmãos germanos interpulacionais corresponde a variância genética de híbridos duplos obtidos de linhagens endogâmicas (SOUZA JÚNIOR, 1992). Logo, as respostas esperadas à seleção nas progênies P (RS_p) e nas progênies S (RS_s) correspondem, respectivamente, às respostas esperadas à seleção de híbridos duplos de linhagens endogâmicas retiradas das populações BR-105 e BR-106 e de híbridos duplos de linhagens endogâmicas retiradas dos sintéticos IG-3 e IG-4, ou seja, após o processo de seleção recorrente recíproca.

A média dos híbridos duplos selecionados a partir das populações BR-105 e BR-106 pode ser expressa por $\overline{HD}_p = \overline{PP} + RS_p$, e a dos híbridos duplos selecionados a partir dos sintéticos IG-3 e IG-4 por $\overline{HD}_s = \overline{PS} + RS_s$, onde $\overline{PP}$ e $\overline{PS}$ representam as médias da interpulacão BR-105 x BR-106 e da interpulacão IG-3 x IG-4, respectivamente. Mas $\overline{PS} = \overline{PP} + GS$, onde GS é o progresso observado com a seleção recorrente recíproca no híbrido interpulacional e, portanto, $\overline{HD}_s = \overline{PP} + GS + RS_s$.

Do exposto, é possível medir a alteração ocorrida na média dos híbridos duplos da seguinte maneira: $\Delta HD = \overline{HD}_s - \overline{HD}_p$ ou, $\Delta HD = GS + RS_s - RS_p$. Como as estimativas de RS_s e RS_p foram muito semelhantes para todos os caracteres avaliados neste estudo, estes parâmetros tendem a se anular e a alteração na média dos híbridos duplos praticamente é obtida por $\Delta HD = GS$. Observa-se, então, que o progresso com a seleção de híbridos duplos é função direta do progresso com a seleção recorrente recíproca. Este raciocínio pode ser generalizado para qualquer situação, evidenciando a importância dos métodos de seleção recorrente como base para o sucesso dos programas aplicados de obtenção de híbridos de milho.

As estimativas do coeficiente de correlação genética entre os caracteres avaliados se encontram apresentadas na Tabela 24. Verifica-se que aparentemente este parâmetro também não foi afetado pelo processo seletivo, pois, de maneira geral, caracteres altamente correlacionados na interpopulação BR-105 x BR-106 mantiveram este padrão de comportamento na interpopulação IG-3 x IG-4, o mesmo tendendo a ocorrer para caracteres com baixo grau de associação genética. Esta estabilidade das estimativas do coeficiente de correlação genética após a prática da seleção recorrente é coerente com os resultados obtidos por SCHNICKER & LAMKEY (1993) e WALTERS et al. (1991). Deve-se mencionar que tanto a magnitude como o sinal das estimativas obtidas se encontram dentro da faixa normalmente observada nos estudos com a cultura do milho (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1981).

Um último aspecto a ser comentado se refere a distribuição das médias das 169 progênies de irmãos germanos interpopulacionais de cada cruzamento. Para os caracteres

peso de espigas, altura da planta, altura da espiga e posição relativa da espiga na planta, o teste estatístico W de SHAPIRO & WILK (1965) para normalidade e os coeficientes de assimetria e kurtose não apresentaram significância para os dois tipos de progênies, PP e PS (Tabela 25). Isso indica que, para estas características, o processo de melhoramento do híbrido interpopulacional se deu sem que houvesse perda de normalidade e presença de assimetrias na distribuição dos dados.

Com relação ao caráter índice de prolificidade, o teste de normalidade W foi significativo para as progênies do cruzamento BR-105 x BR-106 mas não foi para as progênies do cruzamento IG-3 x IG-4, mostrando que a ausência de normalidade na distribuição do híbrido interpopulacional original, deixou de existir após um ciclo de seleção recorrente recíproca, mesmo com as fortes intensidades de seleção utilizadas neste processo. Já os coeficientes de assimetria e kurtose foram significativos e positivos para os dois tipos de progênies interpopulacionais, indicando que a assimetria à direita e a pequena amplitude de variação observadas na distribuição das progênies do cruzamento BR-105 x BR-106 se mantiveram na distribuição das progênies do cruzamento IG-3 x IG-4 (Tabela 25).

Do exposto, pode-se dizer que o balanço seleção / oscilação genética, observado após um ciclo de intensiva seleção recorrente recíproca sobre as populações BR-105 e BR-106, não alterou significativamente os padrões de variação das progênies interpopulacionais, garantindo a integridade da variabilidade genética necessária para a realização de futuros ciclos de seleção.

5. CONCLUSÕES

a) A avaliação das variedades sintéticas de milho IG-3 e IG-4, como resultado de um ciclo de seleção *recorrente recíproca* com aplicação de elevadas intensidades de seleção sobre as populações BR-105 e BR-106, mostrou que o processo seletivo foi eficiente em melhorar a média e a heterose do híbrido *interpopulacional* e em melhorar a média e reduzir a depressão por endogamia da população BR-105, mas não foi efetivo em melhorar a população BR-106, que apresentou *decréscimo* em seu *desempenho* individual e manteve seus níveis de depressão por endogamia, para a maioria dos caracteres avaliados. Recomenda-se, do exposto, o emprego da modificação sugerida por SOUZA JR. (1993) para o método de seleção *recorrente recíproca*, que visa melhorar o *desempenho* do híbrido *interpopulacional* e das duas populações *per se*.

b) De maneira geral, os efeitos significativos da seleção se constituíram por modificações nas frequências de alelos de efeito aditivo e dominante na população BR-105 e de alelos de efeito dominante na população BR-106, atuando no sentido de aumentar ou reduzir a expressão dos caracteres. Já os efeitos da oscilação genética, ocorridos em função da perda de locos em heterozigose, atuaram significativamente no sentido de reduzir a expressão da maioria das características, em ambas as populações.

c) Para o caráter peso de espigas, de maior importância prática, as respostas indiretas esperadas à seleção, corrigidas pelo efeito da oscilação genética, foram sempre positivas e de magnitudes muito superiores às respostas observadas, indicando que o tamanho efetivo restrito dos sintéticos limitou o melhoramento das populações *per se*. Por outro lado, a resposta direta à seleção no híbrido interpopulacional não é aparentemente afetada pela oscilação genética, dependendo apenas dos efeitos da seleção ocorridos em cada população.

d) A magnitude das alterações observadas na heterose do híbrido interpopulacional e na depressão por endogamia das populações foi função de modificações nas frequências de alelos de efeito dominante nas populações *per se* e no híbrido interpopulacional e, principalmente, função dos efeitos da oscilação genética. Fica evidenciada, portanto, a importância deste componente, se fazendo indispensável a sua consideração na avaliação dos programas de melhoramento com a cultura do milho.

e) Apesar do tamanho efetivo restrito das variedades sintéticas, a interpopulação IG-3 x IG-4 apresentou diferenças pequenas, porém não significativas em relação a interpopulação BR-105 x BR-106, no que se refere à expressão da variabilidade genética e, conseqüentemente, da resposta esperada à seleção, para a maioria das características avaliadas. Além disso, o processo de melhoramento do híbrido interpopulacional se deu sem que houvesse perda de normalidade e presença de assimetrias na distribuição dos dados. Pode-se inferir, portanto, que o efeito conjunto da seleção e da oscilação genética não afetou significativamente os padrões de variação das progênies interpopulacionais avaliadas, garantindo a integridade da variabilidade genética necessária para a realização de futuros ciclos de seleção.

TABELAS

Tabela 1. Estrutura da matriz X, formada pelos coeficientes dos parâmetros do modelo de SMITH (1983), relativos aos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos.

Tratamentos	Parâmetros													
	AOI	AOI'	ALI	ALI'	DOI	DOI'	HII'	DLI	DLI'	DQI	DQI'	DLII'	DLII'	HQII'
BR-105	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BR-106	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
IG-3	1	0	2	0	2	0	0	2	0	2	0	0	0	0
IG-4	0	1	0	2	0	2	0	0	2	0	2	0	0	0
BR-105 S ₁	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BR-106 S ₁	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
IG-3 S ₁	1	0	2	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
IG-4 S ₁	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
BR-105 X BR-106	1/2	1/2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
BR-105 X IG-3	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
BR-105 X IG-4	1/2	1/2	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	0
BR-106 X IG-3	1/2	1/2	1	0	1	1	1	1	0	0	0	2	0	0
BR-106 X IG-4	0	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0
IG-3 X IG-4	1/2	1/2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	2	2

Tabela 2. Esquema da análise conjunta agrupada envolvendo experimentos e locais.

FV	GL	QM	E(QM)
Experimentos (E)	1	Q ₁	-
Locais (L)	1	Q ₂	-
E x L	1	Q ₃	-
Progênes (P) / E	336	Q ₄	-
Progênes P (PP) / E	167	Q ₅	$\sigma^2 + r\sigma_{(pp/e)l}^2 + rl\sigma_{pp/e}^2$
Progênes S (PS) / E	167	Q ₆	$\sigma^2 + r\sigma_{(ps/e)l}^2 + rl\sigma_{ps/e}^2$
(P/P vs P/S) / E	2	Q ₇	-
(P/E) x L	336	Q ₈	-
(PP/E) x L	167	Q ₉	$\sigma^2 + r\sigma_{(pp/e)l}^2$
(PS/E) x L	167	Q ₁₀	$\sigma^2 + r\sigma_{(ps/e)l}^2$
[(PP vs PS) / E] x L	2	Q ₁₁	-
Erro combinado	672	Q ₁₂	σ^2

Obs.: r e l, correspondem, respectivamente, a número de repetições e de locais.

Tabela 3. Resumo das análises de variância realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Andradas, MG. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Blocos	9	349,69	681,61**	277,83**	12,24	196,19
Tratamentos	15	14572,39**	1325,08**	470,49**	41,17**	1160,90**
Erro	135	441,75	135,60	76,22	8,24	149,90
CV(%)		15,66	5,53	8,30	5,74	14,24
Média		134,23	210,72	105,24	0,50	0,86

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 4. Resumo das análises de variância realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Areião, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Blocos	9	469,50	427,08**	403,09**	47,99**	422,09*
Tratamentos	15	10696,54**	2732,54**	1450,39**	26,41**	1066,40**
Erro	135	502,73	168,28	85,17	6,89	211,69
CV(%)		18,22	6,12	7,66	4,60	16,92
Média		123,07	211,82	120,49	0,57	0,86

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 5. Resumo das análises de variância realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Blocos	9	520,97	88,06	45,90	3,69	189,54
Tratamentos	15	10071,57**	1361,82**	945,68**	37,63**	1167,35**
Erro	135	400,38	194,96	138,49	11,58	200,19
CV(%)		16,27	6,78	10,68	6,42	18,86
Média		122,99	206,04	110,24	0,53	0,75

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 6. Médias obtidas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Andradás, MG. 1994/95.

Tratamento	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)	NE (esp/pl)
BR-105	112,27	211,50	107,50	0,51	0,80
BR-106	157,42	221,60	102,40	0,46	0,93
IG-3	136,81	204,40	104,40	0,51	0,91
IG-4	146,99	212,80	102,20	0,48	0,97
BR-105 S ₁	62,02	183,10	87,70	0,48	0,62
BR-106 S ₁	89,89	200,00	105,00	0,52	0,70
IG-3 S ₁	93,45	210,50	107,00	0,51	0,84
IG-4 S ₁	78,85	199,60	98,00	0,49	0,73
BR-105 x BR-106	148,30	221,80	105,20	0,48	0,92
BR-105 x IG-3	129,05	219,50	108,00	0,49	0,90
BR-105 x IG-4	158,86	223,50	112,50	0,50	0,94
BR-106 x IG-3	180,55	228,00	114,10	0,50	0,92
BR-106 x IG-4	170,47	216,30	117,50	0,54	0,91
IG-3 x IG-4	188,49	213,10	104,80	0,49	1,00
C-855	171,56	201,90	100,20	0,49	0,88
AG-672	122,78	203,90	107,40	0,52	0,76

Tabela 7. Médias obtidas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Areião, Piracicaba, SP. 1994/95.

Tratamento	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)	NE (esp/pl)
BR-105	128,97	219,50	126,30	0,58	0,97
BR-106	143,25	220,90	126,50	0,57	0,90
IG-3	137,03	221,80	124,60	0,56	0,98
IG-4	112,42	204,80	115,70	0,56	0,85
BR-105 S ₁	65,74	184,90	106,10	0,57	0,66
BR-106 S ₁	78,86	191,90	104,70	0,54	0,71
IG-3 S ₁	78,25	198,10	105,90	0,53	0,71
IG-4 S ₁	67,90	184,10	101,40	0,55	0,72
BR-105 x BR-106	148,44	233,70	136,50	0,58	0,91
BR-105 x IG-3	131,01	224,80	129,20	0,57	0,92
BR-105 x IG-4	145,39	218,20	127,90	0,59	0,95
BR-106 x IG-3	140,48	226,30	133,60	0,59	0,88
BR-106 x IG-4	143,50	219,90	127,00	0,58	0,89
IG-3 x IG-4	161,95	223,10	127,60	0,57	0,96
C-855	123,27	191,00	104,00	0,54	0,90
AG-672	162,61	226,20	130,90	0,58	0,90

Tabela 8. Médias obtidas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

Tratamento	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)	NE (esp/pl)
BR-105	110,86	203,50	109,40	0,54	0,71
BR-106	131,38	210,00	112,20	0,53	0,77
IG-3	130,30	205,00	109,30	0,53	0,77
IG-4	128,87	208,00	109,60	0,53	0,78
BR-105 S ₁	61,03	193,20	97,80	0,51	0,52
BR-106 S ₁	77,53	197,10	103,50	0,52	0,55
IG-3 S ₁	89,93	197,40	104,40	0,53	0,74
IG-4 S ₁	75,31	180,60	91,30	0,50	0,63
BR-105 x BR-106	129,66	220,70	126,90	0,57	0,80
BR-105 x IG-3	134,51	213,10	115,40	0,54	0,80
BR-105 x IG-4	144,62	216,80	121,70	0,56	0,86
BR-106 x IG-3	152,79	216,80	115,80	0,53	0,81
BR-106 x IG-4	141,89	215,50	115,50	0,53	0,79
IG-3 x IG-4	147,18	207,10	113,80	0,55	0,85
C-855	135,05	197,70	96,20	0,50	0,77
AG-672	176,93	221,10	121,10	0,55	0,93

Tabela 9. Resumo das análises de variância conjuntas realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Andradas, MG; Areião e Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Locais (L)	2	6696,21*	1510,21*	9671,75**	1878,28**	6065,95**
Blocos / Locais	27	446,72	398,92	242,27	21,20	269,15
Tratamentos (T)	15	31622,17**	4546,41**	2292,10**	46,50	2796,99**
T x L	30	1859,17**	436,52**	287,23**	29,29**	298,62*
Erro médio	405	448,28	166,28	99,96	8,90	187,23
CV(%)		16,70	6,15	8,93	5,63	16,48
Média		126,76	209,53	111,99	0,53	0,83

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 10. Médias gerais obtidas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados nos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, *per se*, autofecundados e em cruzamentos dialélicos, e nas testemunhas C-855 e AG-672. Andradadas, MG; Areião e Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

Tratamento	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)	NE (esp/pl)
BR-105	117,37	211,50	114,40	0,54	0,83
BR-106	144,02	217,50	113,70	0,52	0,87
IG-3	134,71	210,40	112,77	0,53	0,89
IG-4	129,43	208,53	109,17	0,52	0,87
BR-105 S ₁	62,93	187,07	97,20	0,52	0,60
BR-106 S ₁	82,09	196,33	104,40	0,53	0,66
IG-3 S ₁	87,21	202,00	105,77	0,52	0,76
IG-4 S ₁	74,02	188,10	96,90	0,52	0,69
BR-105 x BR-106	142,13	225,40	122,87	0,54	0,88
BR-105 x IG-3	131,52	219,13	117,53	0,53	0,87
BR-105 x IG-4	149,62	219,50	120,70	0,55	0,92
BR-106 x IG-3	157,94	223,70	121,17	0,54	0,87
BR-106 x IG-4	151,95	217,23	120,00	0,55	0,86
IG-3 x IG-4	165,88	214,43	115,40	0,54	0,94
C-855	143,29	194,53	100,13	0,51	0,85
AG-672	154,11	217,07	119,77	0,55	0,86

Tabela 11. Heterose [$\hat{h}$, $\hat{h}(\%)$] dos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4 em cruzamentos dialélicos, para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE).

Material	Parâmetro	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)	NE (esp/pl)
BR-105 x BR-106	$\hat{h}$	11,44	10,90	8,82	0,01	0,03
	$\hat{h}(\%)$	8,75	5,08	7,73	1,89	3,48
BR-105 x IG-3	$\hat{h}$	5,48	8,18	3,95	0,00	0,02
	$\hat{h}(\%)$	4,35	3,88	3,48	0,00	1,92
BR-105 x IG-4	$\hat{h}$	26,22	9,48	8,92	0,02	0,07
	$\hat{h}(\%)$	21,25	4,51	7,98	3,77	8,62
BR-106 x IG-3	$\hat{h}$	18,57	9,75	7,93	0,01	0,00
	$\hat{h}(\%)$	13,33	4,56	7,00	2,86	0,00
BR-106 x IG-4	$\hat{h}$	15,22	4,21	8,57	0,03	0,00
	$\hat{h}(\%)$	11,13	1,97	7,69	5,77	0,00
IG-3 x IG-4	$\hat{h}$	33,81	4,97	4,43	0,01	0,06
	$\hat{h}(\%)$	25,60	2,37	3,99	2,86	6,89

Tabela 12. Depressão por endogamia total [$\bar{d}$, $\bar{d}(\%)$] e médias esperadas de linhagens retiradas ao acaso ($\hat{L}$) dos materiais BR-105, BR-106, IG-3 e IG-4, para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE).

Material	Parâmetro	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)	NE (esp/pl)
BR-105	$\bar{d}$	108,87	48,87	34,40	0,04	0,46
	$\bar{d}(\%)$	92,76	23,10	30,07	7,41	55,42
	$\hat{L}$	8,49	162,63	80,00	0,50	0,37
IG-3	$\bar{d}$	95,01	16,80	14,00	0,02	0,26
	$\bar{d}(\%)$	70,52	7,98	12,41	3,77	29,21
	$\hat{L}$	39,71	193,60	98,77	0,51	0,63
BR-106	$\bar{d}$	123,85	42,33	18,60	0,00	0,42
	$\bar{d}(\%)$	85,99	19,46	16,36	0,00	48,27
	$\hat{L}$	20,17	175,17	95,10	0,54	0,45
IG-4	$\bar{d}$	110,81	40,87	24,53	0,00	0,36
	$\bar{d}(\%)$	85,62	19,60	22,47	0,00	41,37
	$\hat{L}$	18,61	167,67	84,63	0,52	0,51

Tabela 13. Estimativas de mínimos quadrados dos parâmetros genéticos do modelo de SMITH (1983), para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), após um ciclo de seleção nas populações de milho BR-105 e BR-106.

População	Parâmetro	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
BR-105	AOI	8,49	162,63*	80,00*	50,00*	36,90*
	DOI	54,44*	24,43*	17,20*	2,00	22,90*
	ALI	15,61*	15,48*	9,38*	0,55	13,60*
	DLI	-1,45	-7,85	-6,25	-0,95	-8,90*
	DQI	-5,48*	-8,18*	-3,95*	0,15	-1,70*
	DLII'	0,83	-4,67*	-2,42*	0,00	-2,85*
BR-106	AOI'	20,17*	175,17*	95,10*	53,80*	44,80*
	DOI'	61,92*	21,17*	9,30*	-0,70	21,00*
	ALI'	-0,78	-3,75	-5,23	-1,60	3,55*
	DLI'	8,71*	3,48	11,53*	4,40	-4,25*
	DQI'	-15,23*	-4,22*	-8,57*	-2,80	0,65
	DLI'I	-0,22	-2,82*	-4,23*	-1,15	2,50*
BR-105 x	HII'	11,44*	10,90*	8,82*	1,30	2,95*
BR-106	HQII'	0,22	-1,68	-1,80	-0,40	1,40*

*: Significativo ao nível de 5% de probabilidade.

†: Valores multiplicados por 10^2 .

Tabela 14. Respostas esperadas à seleção, corrigidas pelo efeito da oscilação genética $[2(\text{ALI} + \text{DLI})]$, respostas observadas à seleção (entre parênteses), e contribuição para a resposta no híbrido interpopulacional ($\text{ALI} + \text{DLI} + 2\text{DLI}'$), para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), após um ciclo de seleção nas populações de milho BR-105 e BR-106.

População	Parâmetro	PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP) [†]	NE (esp/pl) [†]
BR-105	$2(\text{ALI} + \text{DLI})$	28,32	15,26	6,26	-0,80	9,40
		(17,34)	(-1,10)	(-1,63)	(-1,00)	(6,00)
	$\text{ALI} + \text{DLI} + 2\text{DLI}'$	15,81	-1,70	-1,70	-0,40	-1,00
BR-106	$2(\text{ALI}' + \text{DLI}')$	15,86	-0,54	12,60	5,60	-1,40
		(-14,59)	(-8,97)	(-4,53)	(0,00)	(0,00)
	$\text{ALI}' + \text{DLI}' + 2\text{DLI}'$	7,50	-5,90	-2,17	0,50	4,30
BR-105 x BR-106		(23,75)	(-10,97)	(-7,47)	(0,00)	(6,00)

[†]: Valores multiplicados por 10^2 .

Tabela 15. Resumo das análises de variância realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 85 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e 84 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S). Experimento 1. Areião, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Repetições	1	2782,34**	29,59	37,78	13,96	0,48
Progênies (P)	168	597,30**	325,80**	282,00**	19,00**	1238,90
Progênies P (PP)	84	627,49**	353,71**	293,58**	17,63**	2277,73**
Progênies S (PS)	83	572,11*	263,13**	200,13**	15,85**	198,34
PP vs PS	1	152,75	3181,97**	6105,00**	395,19**	343,66
Erro Efetivo	144	412,85	113,68	79,26	4,73	1053,79
CV(%)		15,42	4,67	6,66	3,75	37,29
Média: P		131,73	227,96	133,54	0,58	0,87
PP		132,41	231,00	137,86	0,60	0,88
PS		131,05	224,84	129,20	0,57	0,86
Eficiência do látex		102,86	110,22	102,51	100,86	-

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 16. Resumo das análises de variância realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 85 progênes de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênes P) e 84 progênes de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênes S). Experimento 1. Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Repetições	1	4080,43**	78,61	42,60	26,57*	152,85
Progênes (P)	168	721,34*	254,37**	226,46**	16,98**	300,94
Progênes P (PP)	84	736,94*	255,52**	221,64**	14,87**	442,36**
Progênes S (PS)	83	641,56	219,29**	193,83**	17,47**	161,56
PP vs PS	1	6033,35**	3070,25**	3338,62**	178,45**	0,00
Erro Efetivo	144	539,87	77,06	66,08	6,41	234,33
CV(%)		15,70	3,85	6,49	4,60	16,64
Média: P		148,03	227,64	125,24	0,55	0,92
PP		143,83	230,62	128,45	0,56	0,92
PS		152,28	224,58	122,00	0,54	0,92
Eficiência do látex		103,98	100,61	100,88	102,03	100,31

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10^4 .

Tabela 17. Resumo das análises de variância realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 84 progênes de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênes P) e 85 progênes de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênes S). Experimento 2. Areião, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Repetições	1	8231,36**	1,183	370,76	80,32**	4196,54**
Progênes (P)	168	974,42	359,52**	258,59**	20,98**	293,58
Progênes P (PP)	83	1177,30	324,14**	299,10**	23,08**	270,06
Progênes S (PS)	84	774,03	380,35**	198,39**	18,21**	320,21
PP vs PS	1	967,30	1546,84**	1952,06**	79,36**	8,82
Erro Efetivo	144	891,09	134,98	116,52	8,66	260,35
CV(%)		23,42	5,06	7,99	5,07	19,92
Média: P		127,48	229,79	134,99	0,58	0,81
PP		129,18	231,75	137,45	0,59	0,81
PS		125,79	227,78	132,59	0,58	0,81
Eficiência do látex		111,57	123,42	117,39	102,10	104,79

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 18. Resumo das análises de variância realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 84 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e 85 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S). Experimento 2. Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Repetições	1	5226,88**	73,86	0,67	2,54	1119,28**
Progênies (P)	168	723,19**	270,56**	183,34**	15,57**	199,65
Progênies P (PP)	83	638,93*	271,81**	185,86**	15,60**	129,74
Progênies S (PS)	84	764,94**	244,76**	160,72**	14,83**	248,18*
PP vs PS	1	4209,43**	2334,35**	1874,93**	75,24**	1925,66**
Erro Efetivo	144	431,67	135,79	92,55	6,99	161,83
CV(%)		14,07	5,32	8,16	4,89	13,98
Média: P		147,65	219,04	117,87	0,54	0,91
PP		144,10	221,82	120,36	0,54	0,89
PS		151,16	216,37	115,39	0,54	0,93
Eficiência do látex		108,32	107,75	112,42	102,40	102,85

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10^4 .

Tabela 19. Resumo das análises de variância conjuntas realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 85 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e 84 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S). Experimento 1. Areião e Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Locais (L)	1	44885,34**	19,906	11680,62**	2151,53**	5048,65**
Progênies (P)	168	780,32**	474,34**	437,22**	30,05**	796,85
Progênies P (PP)	84	725,51	517,33**	448,24**	27,45**	1377,75
Progênies S (PS)	83	819,59**	361,43**	315,22**	26,70**	216,01*
PP vs PS	1	2124,95*	6234,38**	9637,54**	526,50**	210,97
P x L	168	538,32	105,73	73,62	5,96	743,26
PP x L	84	638,90*	91,90	66,98	5,04	1342,34**
PS x L	83	394,06	120,99	78,74	6,63	143,89
(PP vs PS) x L	1	4061,18**	0,20	206,42	27,63*	168,25
Erro médio	336	476,36	95,37	72,67	5,57	644,06
CV(%)		15,60	4,28	6,59	4,14	28,20
Média: P		139,88	227,79	129,40	0,57	0,90
PP		138,12	230,81	133,15	0,58	0,90
PS		141,66	224,74	125,60	0,56	0,89

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 20. Resumo das análises de variância conjuntas realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 84 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e 85 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S). Experimento 2. Areião e Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Locais (L)	1	68802,94**	19235,56**	49694,70**	4112,76**	17120,72**
Progênies (P)	168	1080,45**	496,95**	344,49**	28,00**	300,67**
Progênies P (PP)	83	1256,53**	448,32**	358,74**	28,40**	264,27**
Progênies S (PS)	84	912,57*	506,30**	285,88**	26,06**	326,94
PP vs PS	1	568,40	3747,84**	4084,98**	157,76**	1115,19*
P x L	168	617,15	132,89	98,98	8,57	192,56
PP x L	83	559,70	147,63	126,23	10,28*	135,54
PS x L	84	626,40	118,82	73,23	6,98	241,46
(PP vs PS) x L	1	4608,50**	91,52	0,734	0,20	817,62*
Erro médio	336	661,28	135,38	104,54	7,82	211,09
CV(%)		18,70	5,18	8,08	4,99	16,89
Média: P		137,57	224,42	126,43	0,56	0,86
PP		136,64	226,79	128,90	0,56	0,85
PS		138,48	222,08	124,00	0,56	0,87

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 21. Resumo das análises de variância conjuntas agrupadas realizadas para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S). Experimentos 1 e 2. Areião e Caterpillar, Piracicaba, SP. 1994/95.

FV	GL	QM				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)†	NE (esp/pl)†
Experimentos (E)	1	1811,42	3872,88	2961,42	84,50	4140,00
Locais (L)	1	112390,15**	10355,05**	54601,91**	4140,50**	19012,50**
E x L	1	1265,54	9192,32**	6573,46**	84,50**	2113,00*
Progênies (P) / E	336	930,39**	485,64**	390,85**	29,02**	548,76
Progênies P (PP) / E	167	989,43**	483,03**	403,76**	27,92**	821,01
Progênies S (PS) / E	167	866,36**	434,30**	300,46**	26,38**	271,47*
(PP vs PS) / E	2	1346,68	4991,11**	6861,26**	342,13**	969,60
P/E x L	336	577,74	119,31	86,30	7,26	467,91
PP/E x L	167	599,54	119,60	96,43	7,66	738,94**
PS/E x L	167	510,93	119,90	75,97	6,80	192,67
[(PP vs PS)/E] x L	2	4334,84**	45,86	103,58	13,91	819,44
Erro combinado	672	568,82	115,38	88,60	6,69	427,57
CV(%)		17,19	4,75	7,36	4,62	23,48
Média: P		138,72	226,10	127,91	0,56	0,88
PP		137,38	228,80	131,02	0,57	0,88
PS		140,07	223,41	124,80	0,56	0,88

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Quadrados médios multiplicados por 10⁴.

Tabela 22. Estimativas de componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$, $\hat{\sigma}_p^2$, $\hat{\sigma}_{pe}^2$, $\hat{\sigma}_f^2$), coeficientes de herdabilidade ($\hat{h}^2$) e respostas esperadas à seleção (RS) para os caracteres peso de espigas (PE) e índice de prolificidade (NE), avaliados em 169 progênes de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênes P) e 169 progênes de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênes S).

Material	Parâmetro	PE (g/pl)	NE (esp/pl) †
Progênes P	$\hat{\sigma}^2$	568,82	427,57
	$\hat{\sigma}_{pp/e}^2$	38,87 ≤ 97,47 ≤ 165,47	-33,33 ≤ 20,52 ≤ 81,95
	$\hat{\sigma}_{(pp/e)l}^2$	15,36	155,50
	$\hat{\sigma}_{Fp/e}^2$	247,36	205,25
	$\hat{h}_p^2$	0,18 ≤ 0,39 ≤ 0,55	-0,22 ≤ 0,10 ≤ 0,34
	RS _p	10,87	0,02
Progênes S	$\hat{\sigma}^2$	568,82	427,57
	$\hat{\sigma}_{ps/e}^2$	38,15 ≤ 88,86 ≤ 148,17	2,29 ≤ 19,70 ≤ 38,36
	$\hat{\sigma}_{(ps/e)l}^2$	0,00	0,00
	$\hat{\sigma}_{Fse}^2$	216,59	67,87
	$\hat{h}_s^2$	0,20 ≤ 0,41 ≤ 0,56	0,04 ≤ 0,29 ≤ 0,48
	RS _s	10,59	0,04

†: Componentes de variância multiplicados por 10⁴.

Tabela 23. Estimativas de componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$, $\hat{\sigma}_p^2$, $\hat{\sigma}_{pi}^2$, $\hat{\sigma}_F^2$), coeficientes de herdabilidade ($\hat{h}^2$) e respostas esperadas à seleção (RS) para os caracteres altura da planta (AP), altura da espiga (AE) e posição relativa da espiga na planta (r), avaliados em 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S).

Material	Parâmetro	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP) †
Progênies P	$\hat{\sigma}^2$	115,38	88,60	6,69
	$\hat{\sigma}_{pp/e}^2$	67,56 ≤ 90,86 ≤ 122,02	57,42 ≤ 76,83 ≤ 102,86	3,70 ≤ 5,06 ≤ 6,87
	$\hat{\sigma}_{(pp/e)l}^2$	2,11	3,91	0,485
	$\hat{\sigma}_{Fp/e}^2$	120,76	100,94	6,98
	$\hat{h}_p^2$	0,66 ≤ 0,75 ≤ 0,82	0,68 ≤ 0,76 ≤ 0,82	0,63 ≤ 0,72 ≤ 0,80
	RS _p	14,51	13,42	0,03
Progênies S	$\hat{\sigma}^2$	115,38	88,60	6,69
	$\hat{\sigma}_{ps/e}^2$	57,42 ≤ 78,60 ≤ 106,71	41,60 ≤ 56,12 ≤ 75,52	3,62 ≤ 4,89 ≤ 6,60
	$\hat{\sigma}_{(ps/e)l}^2$	2,26	0,00	0,05
	$\hat{\sigma}_{Fs/e}^2$	108,57	75,12	6,59
	$\hat{h}_s^2$	0,62 ≤ 0,72 ≤ 0,80	0,66 ≤ 0,75 ≤ 0,81	0,65 ≤ 0,74 ≤ 0,81
	RS _s	13,24	11,36	0,03

†: Componentes de variância multiplicados por 10^4 .

Tabela 24. Estimativas de coeficientes de correlação genética (r_g) entre os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta e índice de prolificidade (NE), avaliados em 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S).

Material	Caráter	r_g				
		PE (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	r (AE/AP)	NE (esp/pl)
Progênies P	PE (g/pl)	-	-	-	-	-
	AP (cm)	0,57*	-	-	-	-
	AE (cm)	0,56*	0,84*	-	-	-
	r (AE/AP)	0,34*	0,36*	0,81*	-	-
	NE (esp/pl)	0,98*	0,11	0,09	0,03	-
Progênies S	PE (g/pl)	-	-	-	-	-
	AP (cm)	0,58*	-	-	-	-
	AE (cm)	0,42*	0,77*	-	-	-
	r (AE/AP)	0,09	0,18*	0,77*	-	-
	NE (esp/pl)	0,41*	0,31*	0,56*	0,58*	-

*: Significativo ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste t .

Tabela 25. Teste de normalidade (W) e estimativas dos coeficientes de assimetria e kurtose das distribuições de frequência das 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre as populações BR-105 e BR-106 (Progênies P) e das 169 progênies de irmãos germanos do cruzamento entre os sintéticos IG-3 e IG-4 (Progênies S), para os caracteres peso de espigas (PE), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga na planta (r) e índice de prolificidade (NE).

Caráter	Material	W †	Coeficiente	
			Assimetria	Kurtose
PE (g/pl)	Progênies P	0,98	-0,14	-0,16
	Progênies S	0,98	0,21	0,00
AP (cm)	Progênies P	0,98	0,19	-0,17
	Progênies S	0,98	0,05	-0,36
AE (cm)	Progênies P	0,99	0,22	0,16
	Progênies S	0,98	0,21	0,11
r (AE/AP)	Progênies P	0,99	0,16	-0,09
	Progênies S	0,99	0,09	-0,41
NE (esp/pl)	Progênies P	0,61**	6,87**	71,02**
	Progênies S	0,98	0,32*	1,44**

*, **: Significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

†: Teste de normalidade de SHAPIRO & WILK (1965).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARIAS, C. A. A. Componentes de variância e covariância genética relacionados à seleção recorrente intra e interpopulacional no milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1995. 139p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- COMPTON, W. A. & BAHADUR, K. Ten cycles of progress from modified ear-to-row selection in corn. *Crop Sci.*, Madison, 17: 378-80, 1977.
- COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F.; HARVEY, P. H. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.*, 41: 360-7, 1949.
- COORS, J. G. Response to four cycles of combined half-sib and S_1 family selection in maize. *Crop Sci.*, Madison, 28: 891-6, 1988.
- CROW, J. F. Breeding structures of populations. II. Effective population number. In: KEMPTHORNE, O.; BANCROFT, T. A.; GOWEN, J. W.; LUSH, J. L. *Statistics and mathematics in Biology*. Ames, Iowa State College Press, 1954. p. 543-56.

CROW, J. F. & KIMURA, M. *An introduction to population genetics theory*. New York, Harper & Row, 1970. 591p.

CRUZ, C. D. & REGAZZI, A. J. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. 1ª ed. Viçosa: UFV, Imprensa Universitária, 1994. 390p.

DARRAH, L. L.; EBERHART, S. A.; PENNY, L. H. Six years of maize selection in Kitale II, Ecuador 573 and Kitale composite A by use of the comprehensive breeding system. *Euphytica*, Wageningen, 27: 191-204, 1978.

DRAPER, N. R. & SMITH, H. *Applied regression analysis*. New York, John Wiley & Sons, 1966. 407p.

DUDLEY, J. W. & LAMBERT, R. J. Ninety generations of selection for oil and protein in maize. *Maydica*, 37: 81-7, 1992.

EBERHART, S. A.; DEBELA, S.; HALLAUER, A. R. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB1 maize varieties and half-sib selection in BSSS. *Crop Sci.*, Madison, 13: 451-6, 1973.

EYHERABIDE, G. H. & HALLAUER, A. R. Reciprocal full-sib recurrent selection in maize: II. Contributions of additive, dominance, and genetic drift effects. *Crop Sci.*, Madison, 31: 1442-8, 1991.

FALCONER, D. S. *Introduction to quantitative genetics*. 3rd ed., London, Longman Scientific and Technical, 1989. 438p.

FERNANDES, J. S. C. Progressos esperados em linhagens de milho (*Zea mays* L.) via seleção recorrente intra e interpoblacional. Piracicaba, 1990. 235p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

GARDNER, C. O. & EBERHART, S. A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, Raleigh, 22: 439-51, 1966.

GENTER, C. F. Yields of S_1 lines from original and advanced synthetic varieties of maize. *Crop Sci.*, Madison, 11: 821-4, 1971.

GENTER, C. F. Comparison of S_1 and testcross after two cycles of recurrent selection in maize. *Crop Sci.*, Madison, 13: 527-37, 1973.

GOMES, F. P. *Curso de estatística experimental*. 5ª ed. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP, 1973. 430p.

- GOULAS, K. C. & LONQUIST, J. H. Combined half-sib and S_1 family selection in a maize composite population. *Crop Sci.*, Madison, 16: 461-4, 1976.
- HALLAUER, A. R. Reciprocal full-sib selection in maize. *Crop Sci.*, Madison, 24: 755-9, 1984.
- HALLAUER, A. R. & MIRANDA FILHO, J. B. *Quantitative genetics in maize breeding*. 1st ed. Ames, Iowa State University Press, 1981. 468p.
- HALLAUER, A. R.; RUSSELL, W. A.; LAMKEY, K. R. Corn breeding. In: SPRAGUE, G. F. & DUDLEY, J. W. *Corn and corn improvement*. 3rd ed. Madison, Am. Soc. Agron., 1988. p.463-564.
- HAMMOND, J. J. & GARDNER, C. O. Modification of the variety cross diallel model for evaluating cycles of selection. *Crop Sci.*, Madison, 14: 6-8, 1974.
- HELMS, T. C.; HALLAUER, A. R.; SMITH, O. S. Genetic drift and selection evaluated from recurrent selection programs in maize. *Crop Sci.*, Madison, 29: 602-7, 1989.
- HOLTHAUS, J. F. & LAMKEY, K. R. Population means and genetic variances in selected and unselected Iowa Stiff Stalk synthetic maize populations. *Crop Sci.*, Madison, 35: 1581-9, 1995.

HULL, F. G. Recurrent selection and specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.*, **37**: 134-45, 1945.

JENKINS, M. T. Segregation of genes affecting yield of grain in maize. *J. Am. Soc. Agron.*, **32**: 55-63, 1940.

KEERATINJAKAL, V. & LAMKEY, K. R. Genetic effects associated with reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations. *Crop Sci.*, Madison, **33**: 78-82, 1993.

KNAPP, S. J.; ROSS, W. M.; STROUP, W. W. Precision of genetic variance and heritability estimates from sorghum populations. *Crop Sci.*, Madison, **27**: 265-8, 1987.

KNAPP, S. J.; STROUP, W. W.; ROSS, W. M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Sci.*, Madison, **25**: 192-4, 1985.

LAMKEY, K. R. & SMITH, O. S. Performance and inbreeding depression of populations representing seven eras of maize breeding. *Crop Sci.*, Madison, **27**: 695-9, 1987.

LANDI, P. & FRASCAROLI, E. Responses to four cycles of full-sib family recurrent selection in an F₂ maize population. *Maydica*, **38**: 31-7, 1993.

MALECOT, G. *Les mathématiques de l'Hérédité*. Paris, Masson et Cie., 1948. 63p.

METTLER, L. E. & GREGG, T. G. *Genética de populações e evolução*. 1ª ed. São Paulo, Polígono, 1969. 262p.

MIRANDA FILHO, J. B. & VIEGAS, G. P. Milho híbrido. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G. P. *Melhoramento e produção do milho*. 2ª ed. Campinas, Fundação Cargill, 1987. Vol. 1, cap. 7, p. 277-340.

MOLL, R. H.; COCKERHAM, C. C.; STUBER, C. W.; WILLIAMS, W. P. Selection responses, genetic-environmental interactions, and heterosis with recurrent selection in maize. *Crop Sci.*, Madison, 18: 599-603, 1978.

MOLL, R. H. & HANSON, W. D. Comparison of effects of intrapopulation versus interpopulation selection in maize. *Crop Sci.*, Madison, 24: 1047-52, 1984.

MOLL, R. H. & STUBER, C. W. Comparisons of response to alternative selection procedures initiated with two populations of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, Madison, 11: 706-11, 1971.

NASPOLINI FILHO, V.; GAMA, E. E. G.; VIANNA, R. T.; MORO, J. R. General and specific combining ability for yield in a diallel among 18 maize (*Zea mays* L.) populations. *Rev. Brasil. Genet.*, Ribeirão Preto, 4: 571-7, 1981.

ODHLAMBO, M. O. & COMPTON, W. A. Five cycles of reciprocal S_1 vs. reciprocal full-sib index selection in maize. *Crop Sci.*, Madison, 29: 314-9, 1989.

OYERVIDES-GARCIA, M. & HALLAUER, A. R. Selection-induced differences among strains of Iowa Stiff Stalk synthetic maize. *Crop Sci.*, Madison, 26: 506-11, 1986.

PATERNIANI, E. Avaliação do método de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos no melhoramento do milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1968. 92 p. (Docência Catedrática - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

PATERNIANI, E. & MIRANDA FILHO, J. B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G. P. *Melhoramento e produção do milho*. 2ª ed. Campinas, Fundação Cargill, 1987. Vol. 1, cap. 6, p. 217-74.

PATERNIANI, E. & VENCovsky, R. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on testcrosses of half-sib families. *Maydica*, 22: 141-52, 1977.

PEREIRA, M. B. & VENCovsky, R. Limites da seleção recorrente. I. Fatores que afetam o acréscimo das frequências alélicas. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, 23(7): 769-80, 1988.

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

RODRIGUEZ, O. A. & HALLAUER, A. R. Effects of recurrent selection in corn populations. *Crop Sci.*, Madison, **28**: 796-800, 1988.

RUSSELL, W. A.; EBERHART, S. A.; VEGA, U. A. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. *Crop Sci.*, Madison, **13**: 257-61, 1973.

SCHNICKER, B. J. & LAMKEY, K. R. Interpopulation genetic variance after reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations. *Crop Sci.*, Madison, **33**: 90-5, 1993.

SHAPIRO, S. S. & WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, **52**: 591-611, 1965.

SMITH, O. S. A model for evaluating progress from recurrent selection. *Crop Sci.*, Madison, **19**: 223-6, 1979a.

- SMITH, O. S. Application of a modified diallel analysis to evaluate recurrent selection for grain yield in maize. *Crop Sci.*, Madison, **19**: 819-22, 1979b.
- SMITH, O. S. Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCB1, and BS13 maize populations. *Crop Sci.*, Madison, **23**: 35-40, 1983.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. *Statistical methods*. 8th ed. Ames, Iowa State University Press, 1989. 534p.
- SOUZA JR., C. L. Procedures for estimating expected genetic progress in inbred lines via recurrent intrapopulation selection. *Rev. Brasil. Genet.*, Ribeirão Preto, **8**(2): 329-42, 1985.
- SOUZA JR., C. L. Interpopulation genetic variances and hybrid breeding programs. *Rev. Brasil. Genet.*, Ribeirão Preto, **15**: 643-56, 1992.
- SOUZA JR., C. L. Comparisons of intra-, interpopulation, and modified recurrent selection methods. *Rev. Brasil. Genet.*, Ribeirão Preto, **16**(1):91-105, 1993.
- SOUZA JR., C. L. Manutenção de coleções de bancos de germoplasmas. Piracicaba, 1995. 28p. (Publicação Didática - Depto. de Genética, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

SOUZA JR., C. L. & MIRANDA FILHO, J. B. Alterações na heterose via seleção intra e interpopulacional. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, **20**(10): 1197-201, 1985.

SOUZA JR., C. L. & MIRANDA FILHO, J. B. Genetic variability in two maize (*Zea mays* L.) populations and its relationship with intra- and interpopulation recurrent selection. *Rev. Brasil. Genet.*, Ribeirão Preto, **12**(2): 271-85, 1989.

SOUZA JR., C. L.; SANTOS, M. X.; MAGNAVACA, R.; GAMA, E. E. G. Estimativas de parâmetros genéticos na interpolação de milho BR-105 x BR-106 e suas implicações no melhoramento. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, **28**: 473-9, 1993.

SPRAGUE, G. F. & EBERHART, S. A. Corn breeding. In: SPRAGUE, G. F. Corn and corn improvement. *Agronomy*, Madison, **18**: 305-62, 1977.

STOJŠIN, D. & KANNENBERG, L. W. Genetic changes associated with different methods of recurrent selection in five maize populations: I. Directly selected traits. *Crop Sci.*, Madison, **34**: 1466-72, 1994.

STUCKER, D. S. & HALLAUER, A. R. Genetic variability as affected by selection in Iowa Stiff Stalk synthetic maize. *J. Hered.*, **83**: 410-8, 1992.

- TRAGESSER, S. L.; YOUNGQUIST, W. C.; SMITH, O. S.; COMPTON, W. A. Drift vs. selection effects from five recurrent selection programs in maize. *Maydica*, 34: 23-32, 1989.
- VENCOVSKY, R. Herança Quantitativa. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G. P. *Melhoramento e produção do milho*. 2^a ed. Campinas, Fundação Cargill, 1987. Vol. 1, cap. 5, p. 137- 216.
- VENCOVSKY, R. & BARRIGA, P. *Genética biométrica no fitomelhoramento*. 1^a ed. Ribeirão Preto, Revista Brasileira de Genética, 1992. 486p.
- WALTERS, S. P.; RUSSELL, W. A.; LAMKEY, K. R. Comparison of phenotypic correlations among S₁ lines, and their testcrosses, from four Iowa Stiff Stalk populations of maize. *Maydica*, 36: 39-44, 1991.
- WEBEL, O. D. & LONQUIST, J. H. An evaluation of modified ear-to-row selection in a population of corn. *Crop Sci.*, Madison, 7: 651-5, 1967.
- WRICKE, G. & WEBER, W. E. *Quantitative genetics and selection in plant breeding*. Berlin, W.G. & C., 1986. 406p.
- WRIGHT, S. Coefficients of inbreeding and relationship. *Americ. Nat.*, 56: 330-8, 1922.

WRIGHT, S. Evolution in mendelian populations. *Genetics*, **16**: 97-159, 1931.