**EFEITO DA DERIVA GENÉTICA SOBRE CARACTERES
QUANTITATIVOS EM UMA POPULAÇÃO DE MILHO (*Zea mays* L.)**

SERGIO CORRALES BLANDÓN
Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. JOSÉ BRANÇO DE MIRANDA FILHO

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

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Abril - 1996

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

Corrales Blandón, Sergio

Efeito da deriva genética sobre caracteres quantitativos em uma população
de milho (*Zea mays* L.) / Sergio Corrales Blandón. - - Piracicaba, 1996.
90p.

Tese (doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luz de Queiroz, 1996.
Bibliografia.

1. Endogamia em milho 2. Genética quantitativa 3. Milho - Melhoramento
4. Milho - Variação genética I. Título

CDD 633.15

**EFEITO DA DERIVA GENÉTICA SOBRE CARACTERES
QUANTITATIVOS EM UMA POPULAÇÃO DE MILHO (*Zea mays L.*)**

SERGIO CORRALES BLANDÓN

Aprovada em : 29.04.1996

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.: José Branco de Miranda Filho

ESALQ/USP

Prof. Dr.: Luciano Lourenço Nass

CENARGEM/EMBRAPA

Prof. Dr.: Roland Vencovsky

ESALQ/USP

Dr.: Paulo de Souza Gonçalves

IAC/Campinas

Prof. Dr.: Lázaro José Chaves

UFG/Goiânia

Prof. Dr. JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO

Orientador

**Aos meus pais
Gonzalo e Elba**

OFEREÇO

**À minha esposa Olivia
as minhas filhas Bethzayda
Rebeca
Gabriela
e Veronica**

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

O autor manifesta os mais profundos agradecimentos a todos aqueles que de alguma maneira contribuíram para a realização do presente trabalho. Em especial às seguintes pessoas e instituições:

- Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho pela orientação e esforço, dedicado no desenvolvimento deste trabalho.
- Prof. Dr. Roland Vencovsky pelos ensinamentos e as valiosas sugestões que foram determinantes para a conclusão deste trabalho.
- Dr. Luciano Lourenço Nass pelo auxílio na correção do manuscrito e pelas valiosas sugestões que contribuíram à melhora deste trabalho.
- Aos Doutores Paulo de Souza Gonçalves e Lázaro José Chaves pelas valiosas sugestões que contribuíram à melhora deste trabalho.
- À bibliotecaria Silvana Marchizelli pela revisão das referências bibliográficas.
- Aos amigos Luis Ariel, Jorge, Ricardo, Ismael e Efrain pelo auxílio, estímulo, convivência e amizade.
- À família Sacchi pela hospitalidade, amizade e convivência.
- À CAPES-PEC/PG pela bolsa concedida.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	vi
RESUMO	xi
SUMMARY	xiv
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. Endogamia e frequências gênicas.....	3
2.2. Endogamia e média de um caráter quantitativo	6
2.3. Capacidade combinatória	11
2.4. Endogamia e variância genética.....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3.1. Material.....	23
3.1.1. Obtenção das linhagens parentais.....	23
3.1.2. Obtenção da população parental.....	23
3.1.3. Obtenção das subpopulações.....	24
3.1.4. Obtenção dos “top-crosses”	24
3.1.5. Obtenção das famílias de meios irmãos	25
3.2. Métodos	26
3.2.1. Descrição e localização dos experimentos	26
3.2.2. Avaliação experimental.....	27
3.2.3. Análise estatística.....	27
3.2.3.1. Análise estatística dos experimentos para o estudo do desem- penho “per se” e depressão endogâmica	29
3.2.3.2. Análise estatística dos experimentos para o estudo da capa - cidade geral e específica de combinação.....	30

3.2.3.2.1. Análise de variância individual e conjunta.....	30
3.2.3.2.2. Análise da capacidade de combinação	33
3.2.3.3. Análise estatística dos experimentos para o estudo da variân- cia genética aditiva	34
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	36
4.1. Experimentos para o estudo do desempenho “per se” e depressão endogâmica.....	36
4.2. Experimentos para o estudo da capacidade geral e específica de combi- nação.....	40
4.3. Experimentos para o estudo da variância genética aditiva.....	44
4.4. Considerações finais.....	48
5. CONCLUSÕES.....	51
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52
TABELAS	70

LISTA DE TABELAS

	Página
Tabela 1.	<p>Quadrados médios residuais por local e quocientes dos quadrados médios residuais entre locais para sete caracteres de milho avaliados em 29 subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.....</p>
	71
Tabela 2.	<p>Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para sete caracteres de milho avaliados em 29 subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.....</p>
	72
Tabela 3.	<p>Médias para sete caracteres de milho obtidas em 29 subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.....</p>
	73
Tabela 4.	<p>Desvios (%) das médias das subpopulações em relação à média da população parental para sete caracteres de milho avaliados nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.....</p>
	74

Página

Tabela 5.	Quadrados médios residuais por local e quocientes dos quadrados médios residuais entre locais para sete caracteres de milho avaliados nas progênes dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembí(L2). Piracicaba, SP, 1995.....	75
Tabela 6.	Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para sete caracteres de milho avaliados nas progênes dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembí (L2). Piracicaba, SP, 1995.....	76
Tabela 7.	Quadrados médios para capacidade geral e específica de combinação estimados nas progênes dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembí (L2). Piracicaba, SP, 1995.....	77
Tabela 8.	Médias para sete caracteres de milho estimadas nas progênes dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembí (L2). Piracicaba, SP, 1995.....	78

	Página
Tabela 9. Estimativas de capacidade geral de combinação para as 29 subpopulações e a população parental obtidas para sete caracteres de milho através de seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.....	79
Tabela 10. Estimativas de capacidade geral de combinação (C.G.C.), médias em cruzamentos (C.C.) e médias “per se” (S.C.) para seis testadores obtidas para sete caracteres de milho nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.....	80
Tabela 11. Quadrados médios residuais por local e quocientes dos quadrados médios residuais entre locais para sete caracteres de milho avaliados em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.....	81
Tabela 12. Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter altura da planta (m/pl) avaliado nas progênies de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.....	82

Página

Tabela 13.	Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter altura da espiga (m/pl) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembí. Piracicaba, SP, 1995.....	83
Tabela 14.	Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter número de ramificações do pendão (ram/pl) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembí. Piracicaba, SP, 1995.....	84
Tabela 15.	Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter número de espigas por planta (esp/pl) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembí. Piracicaba, SP, 1995.....	85
Tabela 16.	Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter produção de espigas (t/ha) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembí. Piracicaba, SP, 1995.....	86

Tabela 17.	Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter comprimento da espiga (m/esp) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembí. Piracicaba, SP, 1995.....	87
Tabela 18.	Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter perímetro da espiga (m/esp) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembí. Piracicaba, SP, 1995.....	88
Tabela 19.	Estimativas de variância genética entre famílias de meios irmãos e seus respectivos desvios padrão para sete caracteres de milho avaliados em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembí. Piracicaba, SP, 1995.....	89
Tabela 20.	Valores médios observados e esperados de variância genética entre famílias de meios irmãos para sete caracteres de milho estimados em cinco subpopulações e relacionados a seus respectivos valores na população parental. Piracicaba, SP, 1996.	90

EFEITO DA DERIVA GENÉTICA SOBRE CARACTERES QUANTITATIVOS EM UMA POPULAÇÃO DE MILHO (*Zea mays* L.)

Autor : SERGIO CORRALES BLANDÓN

Orientador : Prof. DR. JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO

RESUMO

Plantas do híbrido F_1 provenientes do cruzamento entre duas linhagens endogâmicas derivadas do composto ESALQ-PB2, de sementes brancas e ESALQ-PB3, de sementes amarelas, foram inter cruzadas aleatória e manualmente para gerar a população parental (F_2) que originou o material experimental utilizado neste trabalho. Trinta subpopulações de tamanho $N=5$, foram tiradas aleatoriamente dessa população e reproduzidas isoladamente durante duas gerações. Posteriormente, essas subpopulações foram avaliadas com base no seu desempenho “per se” e em cruzamentos com seis testadores. Famílias de meios irmãos, também foram tiradas de cinco subpopulações e da população parental.

As avaliações foram conduzidas nos locais de Piracicaba (ESALQ) e Anhembi. Os seguintes caracteres foram estudados: AP (altura da planta), AE (altura da espiga), NRP (número de ramificações do pendão), NEP (número de espigas por planta), REN (produção de espigas), CE (comprimento da

espigas) e PE (perímetro da espiga). Dessas avaliações foram obtidas estimativas de médias “per se”, de depressão endogâmica, de capacidade geral de combinação e de variância genética aditiva. O objetivo deste trabalho foi explorar, mediante o uso dessas estimativas, a possibilidade de usar a amostragem como técnica auxiliar em programas de melhoramento para produzir endogamia, liberar variabilidade genética e promover o acúmulo diferenciado de fatores genéticos favoráveis entre subpopulações.

Os resultados deste trabalho mostraram que a depressão por endogamia foi significativa ($p \leq 0,05$) para os caracteres AP (-9,42%), AE (-12,22%), NRP (-20,0%) e REN (-17,66%). Os desvios das médias das subpopulações em torno da média da população parental, estatisticamente significativos, foram negativos em 100% dos casos para AP, AE, NRP, NEP, REN e PE. Não obstante, para todos os caracteres, houve algumas subpopulações para as quais esses desvios foram nulos. Para o caráter REN, considerando os dois locais, 20,6% das subpopulações, em média, tiveram desempenho acima da população parental.

Para todos os caracteres as subpopulações diferiram em seus valores de capacidade geral de combinação. Para o caráter REN as subpopulações com estimativas positivas ($p \leq 0,05$), foram: as de número 01, 05 e 21 em Piracicaba-ESALQ e as de número 03, 10, 11, 21 e 27 em Anhembi. As subpopulações de número 10 e 21 tiveram bom desempenho “per se” e boa capacidade geral de combinação. A estimativa para a população parental foi negativa ($p \leq 0,05$) em Piracicaba-ESALQ e não difiriu de zero ($p \leq 0,05$) em Anhembi. A correlação para todos os caracteres entre o desempenho “per se” e as estimativas de capacidade geral de combinação, das subpopulações, foram baixas e estatisticamente não significativas ($p \leq 0,05$).

As variâncias fenotípicas das subpopulações e da população parental não diferiram entre si ($p \leq 0,05$) segundo o teste de Qui-quadrado, exceto,

para os caracteres REN e NEP. Os valores preditos e observados de variância genética entre famílias de meios irmãos foram semelhantes para os caracteres AP, AE, CE e PE. As diferenças em porcentagens foram: de -2,5, 12,3, -28,8 e -7,8, respectivamente.

Visto que a amostragem provocou depressão por endogamia e, o surgimento de subpopulações com médias “per se”, estimativas de capacidade geral de combinação ou de variância genética aditiva, similares ou superiores à da população parental, conclui-se, então, que poderia ser utilizada como técnica auxiliar em programas de melhoramento para produzir endogamia, liberar variabilidade genética e promover o acúmulo diferenciado de fatores genéticos favoráveis entre as supopulações.

EFFECT OF GENETIC DRIFT ON QUANTITATIVE TRAITS IN A MAIZE
(*Zea mays L.*) POPULATION

Author : SERGIO CORRALES BLANDÓN

Adviser : Prof. DR. JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO

SUMMARY

Two inbred lines derived from the populations ESALQ-PB2 (white seed) and ESALQ-PB3 (yellow seed) were crossed and the F_1 hybrid was randomly pollinated to obtain the F_2 generation, which was used as the experimental material in this research. Thirty subpopulations of size $N=5$ were randomly taken from the F_2 population and then isolately reproduced during two generations. Lately, those subpopulations were evaluated on the basis of their performance “per se” and in crosses with six testers. Half sib families were also randomly obtained from five subpopulations and from the parental population.

Evaluations were carried out in two locations, Piracicaba-ESALQ-USP) and Anhembi. The following traits were studied: plant height (AP), ear height (AE), tassel branch number (NRP), number of ears per plant (NEP), ear length (CE) and ear perimeter (PE). For each trait, estimates of the subpopulation means (“per se”) inbreeding depression, general combining ability and additive genetic variance were obtained.

The objective of this research was to explore, the possibility of using reduced sample sizes as an auxiliary technique in plant breeding programs in order to inbreeding homozygosis through to release genetic variability and to promote differentiated accumulation of favorable alleles among subpopulations.

The results of this research showed inbreeding depression was significant ($P \leq 0.05$) for the traits AP (-9.42%), AE (-12.22%), NRP (-20.00%) and REN (-17.66%). The deviations of subpopulations means in relation to the mean of the parental population, statically significant ($P \leq 0.05$), were negative for the 100% of the cases for AP, AE, NRP, NEP, REN and PE. However, for all the characters there were some subpopulations for which those deviates were null. For character REN, considering the two environments, 20.6% of the subpopulations showed a performance above the parental population.

For all the traits the subpopulations differed in their general combining ability estimates. For character REN, the subpopulations with positive estimates ($P \leq 0.05$) were: those numbered as 01, 05 and 21 in Piracicaba-ESALQ and 03, 10, 11, 21 and 27 in Anhembí. The subpopulations of numbers 10 and 21 had a good performance “per se” and good general combining ability. The estimate for parental population was negative ($P \leq 0.05$) in Piracicaba-ESALQ and not different of zero ($P \leq 0.05$) in Anhembí. The correlation between performance “per se” and estimates of general combining ability, of the subpopulations, were low and statically non significant ($P \leq 0.05$).

The phenotypic variances of the subpopulations and the parental population were not different ($P \leq 0.05$) by the Chi-square test, except, for the characters REN and NEP. The predicted values and observed values for genetic variance among half sib families were similar for characters AP, AE, CE and PE, with deviations of the order of : -2.5% , 12.3% , -28.8% and -7.8%.

Due to fact that sampling caused inbreeding depression and, originated subpopulations with “per se” means, general combining ability estimates or additive genetic variance, similar or higher than those of the parental population, it is concluded that the technique might be used in plant breeding programs.

INTRODUÇÃO

Em programas de melhoramento de plantas a existência de variabilidade genética é uma exigência básica na obtenção de genótipos superiores. Essa variabilidade pode ser gerada mediante introgressão genética e mutações e, em populações com alto grau de melhoramento variabilidade adicional pode ser liberada através de processos endogâmicos. A endogamia, além de liberar variabilidade genética pode ser utilizada para diminuir a carga genética, identificar progenitores potenciais, identificar fontes para derivar linhagens e/ou para determinar a importância dos efeitos epistáticos na expressão de um caráter.

Diversos procedimentos podem ser utilizados para produzir endogamia, os mais comuns envolvem cruzamentos entre parentes como irmãos completos, meios irmãos, autofecundação e combinações dos anteriores. Menos freqüente é o uso da deriva genética provocada pela amostragem, através da qual, pode-se produzir endogamia de maneira lenta.

A maior aplicação da endogamia está relacionada à obtenção de linhagens homozigóticas requeridas na produção de variedades híbridas. A autofecundação, devido a sua rapidez para atingir a homozigosidade total, é o procedimento mais utilizado neste propósito, no entanto, apresenta como desvantagem baixa eficiência na produção de linhagens. Uma alta proporção destas, são descartadas já nas primeiras gerações de autofecundação em vista da falta de adaptação decorrente da fixação de alelos prejudiciais.

Diversas propostas surgiram na tentativa de superar as dificuldades associadas à autofecundação, entre elas: parcela endogâmica e linhagem ampla. Essas propostas foram concebidas visando diminuir a fixação de alelos letais e ampliar as possibilidades para combinações alélicas favoráveis que para o caso da autofecundação esta limitada apenas a um indivíduo.

A deriva genética, provocada pela amostragem, também foi sugerida como uma alternativa que poderia ser útil para gerar endogamia, ampliar a variabilidade genética ou promover o acúmulo diferenciado de alelos favoráveis entre subpopulações. Apesar da potencialidade dessas propostas pouca ou nenhuma pesquisa tem sido desenvolvida com o intuito de avaliar a aplicabilidade em programas de melhoramento de plantas.

O alcance da deriva genética como técnica de auxílio pode ser verificada mediante diversos procedimentos de uso comum nos programas de melhoramento, tais como: desempenho “per se”, depressão endogâmica, estimativas de capacidade geral de combinação e de variância genética aditiva.

O objetivo deste trabalho foi explorar mediante o uso desses procedimentos a possibilidade de usar a amostragem como técnica auxiliar em programas de melhoramento para produzir endogamia, descobrir variabilidade genética e promover o acúmulo de fatores genéticos favoráveis entre subpopulações.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Endogamia e frequências gênicas

Em espécies alógamas os cruzamentos entre parentes ou endogamia resulta de restrições impostas no seu sistema reprodutivo. É nula quando todos os indivíduos apresentam a mesma probabilidade de acasalamento e máxima quando um indivíduo acasala-se consigo mesmo. A endogamia é medida através do coeficiente de endogamia F , o qual pode ser interpretado em função da maneira em que a população está estruturada e sob qualquer circunstância representa a probabilidade de que dois alelos de um mesmo loco num indivíduo procedam de um mesmo ancestral. Em populações com genealogias conhecidas o nível de endogamia de um indivíduo qualquer, F , é uma medida de relacionamento entre os seus progenitores; em populações abertas mede o desvio das frequências genotípicas daquelas esperadas sob equilíbrio de Hardy-Weinberg e em populações divididas pode ser interpretado como uma medida da dispersão das frequências gênicas em torno das suas respectivas frequências, na população base (FALCONER, 1989).

A dispersão das frequências gênicas ou deriva genética é consequência do processo de amostragem e surge porque os genes da população base podem estar mal representados, em suas frequências, nos gametas que constituirão as amostras, na geração seguinte. Contudo, o processo dispersivo pode ser considerado como um processo meramente estatístico e ser descrito

através da variância da amostragem, ou como um processo endogâmico e ser descrito em função do coeficiente de endogamia. Quando encarado como um processo de amostragem e para dois alelos por loco, as frequências gênicas entre as amostras seguem a distribuição binomial, $[p_o(A) + q_o(a)]^{2N}$. Considerando os parâmetros dessa distribuição $E(p_i) = p_o$ e $\sigma_{p_i}^2 = p_o(1 - p_o)\left(\frac{1}{2N}\right)$, é evidente que enquanto as frequências alélicas permanecem constantes, através das amostras, a variância cresce numa proporção que é dependente do tamanho da amostra e da frequência gênica na população base; será máxima para valores de $p_o = q_o = 1/2$ e tamanho de amostras igual a um. Dentro de cada amostra, porém, o valor esperado das frequências gênicas mudará através de gerações numa magnitude de $p_{j(i)} = p_o \pm \sqrt{\sigma_{p(i-1)}^2}$. No final do processo dispersivo as frequências gênicas dentro das amostras terão atingido um dos dois estados estacionários; zero (perdido) ou 1 (fixado), e a proporção das amostras em que o alelo será fixado ou perdido corresponderá as suas respectivas frequências gênicas na população base (CROW & KIMURA, 1970).

Para expressar o processo dispersivo em função do coeficiente de endogamia as restrições da população ideal devem ser impostas à população base (FALCONER, 1989). Sob essas pressuposições e considerando uma população de N indivíduos hermafroditas com dois alelos por loco, a probabilidade de tirar um gameta carregando o alelo A_i na geração t , tendo previamente fixado um alelo A_i , é $1/2N$, e a probabilidade de tirar um alelo A_j é $(1-1/2N)$, contudo, esse alelo A_j pode vir a ser A_i com uma probabilidade igual ao coeficiente de endogamia da geração $t-1$ e desse modo $F_t = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})F_{t-1}$. A generalização para qualquer geração em relação à população base pode ser derivada como segue:

$$F_1 = \frac{1}{2N}; F_2 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N}) \frac{1}{2N}; F_3 = \frac{1}{2N} [1 + (1 - \frac{1}{2N}) + (1 - \frac{1}{2N})^2],$$

continuando com esse raciocínio até a geração t , obtém-se:

$$F_t = \frac{1}{2N} [1 + (1 - \frac{1}{2N}) + (1 - \frac{1}{2N})^2 + (1 - \frac{1}{2N})^3 + \dots + (1 - \frac{1}{2N})^{t-2} + (1 - \frac{1}{2N})^{t-1}]$$

A soma desses termos correspondem à soma dos termos de uma progressão geométrica finita com $a_1=1$; $q=1-1/2N$ e $n=1$. Substituindo esses valores na equação $S = a_1(q^n - 1) / q - 1$, tem-se: $F_t = 1 - (1 - \frac{1}{2N})^t$. Com esses resultados a variância que se origina da amostragem pode ser expressa em função do coeficiente de endogamia de cada amostra: $\sigma_{p_i}^2 = p_o(1 - p_o) \left(\frac{1}{2N} \right) = p_o q_o F$, para a primeira geração e $\sigma_{p_i}^2 = p_o q_o F_t$, para uma geração qualquer (FALCONER, 1989).

O exemplo a seguir tenta ilustrar a correspondência de ambos os enfoques. Considere um caráter controlado por um loco e dois alelos ($p=q=0,5$) numa população em equilíbrio de Hardy-Weinberg, as freqüências dos seis tipos possíveis de acasalamentos entre os genótipos dessa população e a freqüência de um dado alelo em cada um dos acasalamentos. Após uma geração todos os indivíduos dentro de cada família serão irmãos completos e como os acasalamentos são aleatórios na geração seguinte todos os indivíduos serão primos em primeiro grau com um coeficiente de endogamia igual ao coeficiente de parentesco de seus progenitores ($F=0,25$). A variância das freqüências alélicas entre as famílias, $\sigma_{p(A)}^2 = p_o q_o F_t = \frac{1}{16}$, corresponde à redução na proporção de heterozigotos esperada na população parental após de aplicar um $F=0,25$ (LI, 1976).

Em populações em que os acasalamentos não são aleatórios, além do coeficiente de endogamia que se gera entre subpopulações (F_{st}), outro coeficiente (F_{is}) é originado em consequência dos cruzamentos endogâmicos

dentro das subpopulações. As relações entre ambos, $1-F_{it}=(1-F_{is})(1-F_{st})$ foram dadas por WRIGHT (1943 e 1951). Nessa expressão, F_{is} é a probabilidade dos dois alelos no indivíduo i da subpopulação s derivada da população t serem réplicas de um ancestral comum; F_{st} é a probabilidade de dois alelos tomados aleatoriamente na subpopulação s sejam autozigotos e F_{it} representa a probabilidade conjunta de identidade do indivíduo i . A estimação desses coeficientes numa população assim estruturada, exige, evidentemente, o uso de marcadores genéticos.

Embora as conseqüências do processo dispersivo e as expressões para quantificá-las tenham sido derivadas para uma população sob condições restritivas, são válidas para qualquer população quando submetida às condições da população ideal.

A conversão é feita de forma automática através do uso do tamanho efetivo da população (N_e). O N_e , pode ser estimado com base no tamanho da população parental (coeficiente de endogamia) ou com base no tamanho da descendência (variância de amostragem), porém, ambas as estimativas convergem, somente, quando o tamanho da população é considerado constante (CROW & KIMURA, 1970).

2.2. Endogamia e média de um caráter quantitativo

Até agora as conseqüências do processo dispersivo foram relacionadas exclusivamente à perda parcial ou total da heterozigosidade. Quando essa perda é associada a valores genotípicos, na presença de dominância, a média de um dado caráter é afetada numa proporção $2pqF$. Isso porque com endogamia os alelos recessivos mascarados ou encobertos nos heterozigotos aumentam a

proporção de homozigotos que sabidamente possuem menor valor adaptativo. A queda na média do vigor de um caráter, devido a cruzamentos entre parentes, é conhecida como depressão por endogamia.

No milho, as pesquisas sobre endogamia iniciaram no século XIX, porém foi SHULL (1908), quem entendeu esse fenômeno de maneira correta e mostrou a sua aplicação no melhoramento de plantas, através da produção de híbridos, ainda sugerindo a obtenção de linhagens, a partir de uma população heterogênea, mediante ciclos sucessivos de seleção e autofecundação.

Com o passar do tempo, dificuldades decorrentes da produção de híbridos evidenciaram a necessidade de ensaiar novos métodos para desenvolver linhagens mais vigorosas, de aumentar a frequência de alelos favoráveis nas populações parentais e de determinar com mais precisão o tipo de ação gênica envolvido na expressão de um dado caráter. Nessa circunstância, a endogamia tornou-se uma ferramenta útil para medir o progresso derivado das providências que foram tomadas para contornar essas dificuldades.

A autofecundação, como procedimento de produzir linhagens apresenta vantagem sobre outros esquemas menos endogâmicos, do tipo de meios irmãos ou irmãos completos, quando a comparação é associada ao período de tempo necessário para atingir a homozigosidade completa. Contudo é pouco eficiente porque uma alta proporção de linhagens é eliminada já na primeira geração, em consequência de seu reduzido desempenho provocado pela fixação aleatória de recessivos letais (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988).

Em teoria, linhagens mais vigorosas poderiam ser derivadas através de processos menos endogâmicos que permitam a seleção contra esses letais desde o início do processo de endogamia. Nesse respeito, os seguintes procedimentos foram propostos: parcela de endogamia (MACAULAY, 1928); combinação de métodos de autofecundação-irmãos completos e de progênies S_1 -

irmãos completos (Lindstrom, 1939¹ citado por HALLAUER & MIRANDA FILHO 1988 e KINMAN, 1952) e o método de linha ampla sugerido, inicialmente por BAKER & CURNOW (1969) e reinterpretado por Stringfield (1974)² citado por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988).

Os resultados experimentais derivados do uso desses métodos, não mostraram de forma consistente que linhagens mais vigorosas tenham sido derivadas através de processos menos endogâmicos e, as diferenças entre métodos, quando existiram, embora significativas não foram relevantes. Linhagens derivadas por acasalamentos de irmãos completos superaram, em produção de grãos, no máximo, em 10 % às derivadas por autofecundação (LOEFFEL, 1971; GOOD & HALLAUER, 1977 e CORNELIUS & DUDLEY, 1974).

O desempenho médio para um caráter determinado por qualquer número de locos, independente do grau de dominância, é relacionado linearmente com seu nível de heterozigosidade, enquanto, o desvio da linearidade é atribuído a interações interalélicas ou epistasia (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988).

Estudos de endogamia através de regressão têm revelado que a produção de grãos no milho pode ser descrita adequadamente por um modelo genético aditivo - dominante. Em todos os casos analisados mais de 90% da variação na queda do vigor foi explicada pelo coeficiente de endogamia. A mesma situação foi observada para caracteres da planta (altura da planta e da espiga), da espiga (comprimento, diâmetro e número de fileiras de grãos) e para peso de

¹ LINDSTROM, M.E. Analysis of modern maize breeding principles and methods. *Proceeding Seventh International Genetic Congress*, 7:191-6, 1939.

² STRINGFIELD, G.H. Developing heterozygous parent stocks for maize hybrids, *Dekalb Ag Research, Dekalb, I 11*, 1974.

sementes (HALLAUER & SEARS, 1973; CORNELIUS & DUDLEY, 1974; GOOD & HALLAUER, 1977 e BENSON & HALLAUER, 1994).

Estimativas de depressão endogâmica, expressas pela diferença entre as médias das gerações S_0 e S_1 em relação à S_0 , foram obtidas por diversos autores, para vários caracteres, em variedades ou compostos (SING *et al*, 1967; PATERNIANI, 1980; GERALDI & VENCovsky, 1980; VIANA *et al*, 1982; LIMA *et al*, 1984; GAMA *et al*, 1985 e EAGLES & HARDACRE, 1993; NASS & MIRANDA FILHO 1995); variedades sintéticas (GENTER, 1971; MEGHJI *et al*, 1984; LAMKEY & SMITH, 1987; COORS, 1988 e WALTERS *et al*, 1991a) e híbridos simples e duplos (GAMA & HALLAUER, 1977; GAMA *et al*, 1985 e FRASCAROLI & LANDI, 1994). Os valores de depressão por endogamia variaram entre 0% e 58%, para produção de grãos; entre 9,6% e 20,3%, para altura da planta; entre 3,9% e 27,4%, para altura da espiga; entre 5,1% e 12,6% para comprimento da espiga; entre 2,2% e 8,9%, para o diâmetro da espiga; entre 0,6% e 5,2%, para número de fileiras de grãos por espiga e entre 3,9% e 14,7%, para peso de 300 sementes. Comparações entre materiais para o mesmo nível de F, são, na prática, impossíveis uma vez que os fatores que afetam a depressão endogâmica: frequência gênica, grau de dominância e número de locos são desconhecidos (CROW & KIMURA, 1970).

Das comparações entre as populações melhoradas e suas respectivas populações originais, desconsiderando os métodos de melhoramento, foi evidente que as primeiras, na maioria dos casos, manifestaram menor depressão. Dessa maneira a depressão endogâmica deixou transparecer que nas populações melhoradas houve maior frequências de alelos favoráveis, menor número de locos segregantes ou frequências gênicas acima de 0,5 (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988).

Se populações melhoradas são constituídas de maior proporção de híbridos superiores (SHULL, 1908; 1909 e COMSTOCK, 1964), e portanto são melhores fontes de linhagens, então, a depressão endogâmica poderia ser usada como um critério complementar na escolha de populações parentais, tal como sugerido por VENCOVSKY (1987). Os resultados de BENSON & HALLAUER (1994), confirmaram essa teoria; a população BSSS(R)C9 derivada de BSSSCo mediante nove ciclos de seleção recorrente recíproca foi mais produtiva que a população parental em qualquer nível de endogamia. O mesmo raciocínio vale para populações melhoradas mediante o uso de progênes autofecundadas; a população BS13(S)C3, derivada de BSSSCo após sete ciclos de seleção com um testador e três ciclos de seleção com progênes S_2 foi menos afetada pela endogamia em relação a BSSS(R)C9 (LAMKEY & SMITH, 1987 e WALTERS et al, 1991a).

Estudos de endogamia, também têm sido utilizados para determinar as causas genéticas do progresso contínuo na produção de grãos e outros caracteres no milho (RUSSELL, 1974; 1984; 1985; DUVICK, 1977 e CASTLEBERRY & CRUM, 1984). Comparações, através de décadas, de linhagens e seus respectivos sintéticos indicaram que o progresso na produção de grãos, pode ser atribuído a efeitos aditivos (melhoramento das linhagens) ao invés da exploração de novos padrões heteróticos (MEGHJI et al, 1984; LAMKEY & SMITH, 1987 e SAN VICENTE & HALLAUER, 1993).

2.3. Capacidade Combinatória

O uso de híbridos intervarietais como alternativa de aumentar a produção de grãos no milho não teve sucesso entre os melhoristas no final do século XIX, devido, entre outras causas: à inconstante superioridade dos híbridos em relação aos seus progenitores; à falta de diferenças na aparência fenotípica entre híbridos e variedades; à crescente expectativa decorrente dos resultados das pesquisas sobre endogamia e heterose e finalmente, porque a heterose de híbridos de linhagens endogâmicas foi mais expressiva do que a dos híbridos de variedades (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988 e HALLAUER, 1990).

As pesquisas relativas ao uso de linhagens na produção de híbridos de milho foram iniciadas em torno de 1905. SHULL (1908; 1909 e 1910) percebeu, de seus estudos sobre endogamia e heterose, que os híbridos complexos presentes num campo de milho poderiam ser isolados e perpetuados através do processo de endogamia-hibridação. Esses resultados sustentam, até agora, os métodos modernos para o melhoramento dessa espécie. Embora as bases já estivessem estabelecidas, a produção comercial de híbridos de milho só foi possível após a sugestão de JONES (1918). Ele recomendou o uso de híbridos duplos ao invés de simples como uma alternativa de contornar as dificuldades derivadas do baixo volume de produção e custeio das sementes.

No início dos programas de produção de híbridos, o pequeno número de linhagens permitiu a avaliação de todas as combinações híbridas mas conforme os programas cresceram, o número destas tornou-se elevado sendo que novas metodologias de avaliação tornaram-se necessárias. Alguns pesquisadores tentaram associar o desempenho de alguns caracteres nas linhagens com seus respectivos desempenhos nos híbridos (JORGENSEN & BREWBAKER, 1927; NILSSON-LEISSNER, 1927 e JENKINS, 1929); outros, no entanto, foram convencidos de que o valor de uma linhagem só poderia ser conhecido quando

avaliado em combinações híbridas. Após a sugestão de Davis (1927)³ citado por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988) e das evidências apresentadas por JENKINS & BRUNSON (1932) e JOHNSON & HAYES (1936), a avaliação das linhagens através da capacidade combinatória foi plenamente adotada, e desde então, usada costumeiramente pelos melhoristas de milho. Linhagens tidas como superiores por esta metodologia, frequentemente, geram híbridos mais produtivos (RAWLINGS & THOMPSON, 1962; LAMKEY & HALLAUER, 1986 e HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988).

SPRAGUE & TATUM (1942) fizeram a decomposição da variância total dos híbridos numa parte devida à diferença entre a média da linhagem em cruzamentos e a média geral (capacidade geral de combinação; C.G.C.) e outra devida à diferença entre a média do híbrido e a média dos cruzamentos dos respectivos progenitores (capacidade específica de combinação; C.E.C.). A contribuição desses autores, porém, deriva da observação que a C.E.C. foi mais pronunciada entre progenitores selecionados e que o contrário foi observado em relação à C.G.C.. Esses resultados motivaram a criação de métodos de melhoramento de populações (JENKINS, 1940; HULL, 1945 e COMSTOCK et al, 1949) e trouxeram a discussão o tipo de testador mais adequado para explorar os efeitos genéticos do tipo aditivo e/ou não aditivos.

Contudo, os resultados experimentais mostraram que o melhoramento para ambos os efeitos poderia ser obtido desconsiderando-se a estrutura genética do testador (HORNER et al, 1973; RUSSELL et al, 1973; WALEJKO & RUSSELL, 1977 e ZAMBEZI et al, 1986). Com esse precedente, a identificação do testador conveniente surgiu como uma opção de aumentar a eficiência dos programas de melhoramento de populações. Na opinião de vários autores (HULL, 1945; MATZINGUER, 1953; RAWLINGS & THOMPSON,

³ DAVIS, R.L. Report of the plant breeder. Report "Puerto Rico Agricultural Experiment Station", Mayaguez :14-5, 1927.

1962; ALLISON & CURNOW, 1966; REYES & MOLINA, 1982 e HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988), esse testador deveria atender aos seguintes propósitos: classificar corretamente as linhagens; prever o comportamento das linhagens em combinação com outros testadores e/ou ambientes; discriminar eficientemente entre seus top-crosses e possuir baixa expressão do caráter sob estudo. Obter tal testador é, na prática, impossível. Não obstante, testadores selecionados com base na baixa expressão do caráter, geralmente classificaram adequadamente as linhagens e produziram maiores variâncias entre seus top-crosses. ALLISON & CURNOW (1966) recomendam que na falta de um bom testador o uso da população parental garante baixa frequência gênica para aqueles locos que requerem ser melhorados.

Do ponto de vista genético, pode ser demonstrado que o efeito da capacidade geral de combinação para um dado caráter no genótipo i é: $g_i = (p_i - \bar{p})[a + (1 - 2p)d]$. Uma análise cuidadosa dessas componentes revela que para um caráter quantitativo, desconsiderando-se os efeitos de amostragem, a C.G.C. é uma medida indireta da quantidade de alelos favoráveis que um genótipo possui, porém, é uma medida relativa, pois $\bar{p}$ é dependente do grupo de materiais sob teste. Em consequência, é esperado que valores de C.G.C. para o mesmo caráter num material genético estimados em grupos diversos, sejam diferentes, e não comparáveis (VENCOVSKY, 1987). Estudos teóricos relacionando a estrutura genética dos testadores com a sua eficiência em discriminar materiais com diferentes proporções de alelos favoráveis têm sido feitos substituindo na equação da C.G.C. os seus prováveis

valores de frequências alélicas (t). Para diversos valores de frequências alélicas

$$t = 0;$$

$$0,5 > t > 0;$$

$$t = 0,5;$$

$$1,0 > t > 0,5$$

$$t = 1;$$

os seus respectivos valores de C.G.C sugerem que genótipos

$$g_i = (p_i - \bar{p})(a + d)$$

$$g_i = (p_i - \bar{p})(a + dx)$$

$$g_i = (p_i - \bar{p})(a) \quad , \text{ onde, } x = (1 - 2t)$$

$$g_i = (p_i - \bar{p})(a - dx)$$

$$g_i = (p_i - \bar{p})(a - d)$$

superiores podem ser identificados por testadores com frequências alélicas entre $1 > t > 0$ numa amplitude de dominância, de parcial a completa. Quando a sobredominância é de importância na expressão do caráter e para valores de $t > 0,5$, valores positivos de C.G.C. indicam alta concentração de alelos desfavoráveis e dessa maneira, também possibilitam a identificação de genótipos superiores (ALLISON & CURNOW, 1966 e VENCOVSKY, 1987). Resultados teóricos apresentados por HULL (1945) e RAWLINGS & THOMPSON (1962), também confirmaram que a eficiência do testador está relacionada à baixa frequência gênica nos locos submetidos ao melhoramento.

Os conceitos de C.G.C. e C.E.C. têm sido de grande utilidade no melhoramento de plantas, quer seja, no melhoramento de populações, seleção de linhagens, escolha de progenitores e predição de combinações híbridas. A última, porém é de suma importância em modelos genéticos desbalanceados e para caracteres nos quais a C.E.C. é de pouca importância (DANTAS, 1992). Estimativas para ambos os efeitos obtidas para diversos caracteres e culturas através de diversas metodologias (GRIFFING, 1956; HAYMAN, 1954a; 1954b;

KEMPTHORNE & CURNOW, 1961; GARDNER & EBERHART, 1966 e GERALDI & MIRANDA FILHO, 1988) são abundantes na literatura.

2.4. Endogamia e variância genética

A variância dos valores genotípicos entre os indivíduos de uma população foi, primeiramente, decomposta por Fisher (1918)⁴, citado por FALCONER (1989) através de um modelo de regressão linear simples entre os valores aditivos dos alelos, nos indivíduos, e seus respectivos valores genotípicos. A linha de regressão ajustada, para um loco e dois alelos e uma população em equilíbrio de Hardy-Weinberg, corresponde a:

$$\hat{Y} = b(X_i - \bar{X}) = pq[a + d(1 - 2p)](X_i - \bar{X}) / \sigma_p^2 = pq\alpha(X_i - \bar{X}) / \sigma_p^2,$$

onde b mede a taxa de câmbio nos valores genotípicos por unidade de câmbio nos valores aditivos e α representa o efeito médio de substituição gênica. Se nessa expressão forem substituídos os valores aditivos dos alelos $X = 2(AA)$, $X = 1(Aa)$, $X = 0(aa)$, $\bar{X} = 2p$ e $\sigma_p^2 = 2p$, então chegar-se-á aos valores genéticos de $2q\alpha(AA)$, $(q-p)\alpha(Aa)$ e $-2p\alpha(aa)$ (FALCONER, 1989). O autor denominou a variação devida ao efeito linear dos alelos $SQR = (b^2 \sum x_i^2) / (\sum x_i^2)^2$, de variância genética aditiva e a parcela não explicada pela aditividade ($SQT - SQR$) denominou de variância genética dominante. Na presença de seleção (s), a nova frequência gênica para o alelo p é $p_1 = p_0 + bs = \Delta_p = bs$ e a mudança correspondente nos valores genotípicos referida à média da população pode ser expressa por

⁴ FISHER, R.A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. **Trans. Royal Society**, 52:399-433, 1918.

$\mu_1 = (p_0 + \Delta_p)^2 a + 2(p_0 + \Delta_p)(q_0 - \Delta_p)d + (q_0 - \Delta_p)^2 (-a)$, resolvendo esses termos e desprezando os valores de $(\Delta_p)^2$, pois a mudança de p em poucos ciclos de seleção é pequena, obtém-se a bem conhecida equação de progresso genético: $G_s = 2pq\alpha^2 / \sigma_p^2 = 2pq\alpha^2 i / \sigma_p$ (HARTL & CLARK, 1989).

Quando o progresso é estimado mediante regressão, através de vários ciclos de seleção, o termo $(\Delta_p)^2$ é diferente de zero e nessa situação, este teria uma fase linear no início e uma curvilínea, conforme os ciclos se sucedem (EBERHART, 1964). Em populações endogâmicas o Δ_p e como consequência o progresso genético são acrescidos numa proporção F .

Em programas de seleção recorrente que visam aumentar as frequências de alelos favoráveis, o coeficiente de endogamia F pode resultar de cruzamentos intencionais entre indivíduos aparentados ou da recombinação do pequeno número de indivíduos selecionados causada pela alta intensidade de seleção. O último é consequência do progresso genético e resulta da seleção e da deriva genética ($G_s = p_0 + \Delta_p + \delta_p$). Na ausência de seleção e na presença de efeitos gênicos só do tipo aditivo, a variância genética total de uma população partida cresce numa proporção $(1 + F_t)\sigma_p^2$ em relação à população de referência. Esse acréscimo pode ser associado a dois componentes; $2\sigma_p^2 F_t$ e $(1 - F_t)\sigma_p^2$, os quais correspondem à variância entre e dentro de amostras, respectivamente. Quando a dominância é levada em conta a variância genética deixa de ser função direta da heterozigosidade $(1-F)$ e suas relações tornam-se mais complexas (CROW & KIMURA, 1970).

ROBERTSON (1952) mostrou para o caso de um alelo favorável e recessivo, que a variância genética dentro das amostras aumenta até atingir o máximo em $F=0,5$ e tende para zero conforme o F se aproxima de 1,0. Segundo ele, essa situação se apresenta para frequências gênicas $q < 0,41$. A

medida que os ciclos de amostragem se sucedem, a variância dentro de cada amostra tende para zero e é nula quando $F=1,0$. Neste ponto, uma proporção 'p' das amostras terão fixado o alelo favorável e uma proporção '1-p' terão fixado o alelo correspondente. A probabilidade de fixação gênica considerando intensidade de seleção, efeitos gênicos aditivos, tamanho de população e frequência gênica, corresponde a:

$$U(p) = \frac{1 - e^{-2N_e s p}}{1 - e^{-2N_e s}} \quad (\text{CROW \& KIMURA, 1970}).$$

Baseado nessa equação ROBERTSON (1960), concluiu que se a resposta à seleção for devida à fixação de alelos com baixa frequência na população original, a restrição no tamanho da população poderia reduzir o limite seletivo ($N_e s p$), em decorrência da fixação de alelos desfavoráveis. A probabilidade de fixação gênica, referida à população partida em amostras, é interpretada como a proporção das amostras, nas quais, após um processo seletivo o alelo 'A' teria sido fixado.

Quando efeitos dominantes ($d>0$) são incluídos o progresso genético fica acrescido dos efeitos dominantes e do efeito da oscilação gênica ponderada por efeitos aditivos e dominantes, o contrário é esperado para ($d<0$). Na ausência de seleção e $d>0$, o progresso fica em função do desvio da variância dominante e do tamanho da amostra, $(-\sigma_\beta / 2n)$. Este caso, ilustra o efeito da depressão endogâmica causada pela magnitude da dominância e o tamanho reduzido de população (KOJIMA, 1961).

As interrelações entre os vários fatores que afetam a variância e/ou progresso genético (frequência gênica, tipo de ação gênica, magnitude do efeito gênico, grau de recombinação, intensidade de seleção, herdabilidade, tamanho efetivo e esquemas de seleção) têm sido verificadas através de estudos simulados considerando-se diversos modelos genéticos.

As maiores probabilidades de fixação gênica foram estimadas na presença de altos valores de tamanho efetivo, associados à alta herdabilidade, alta intensidade de seleção e alta frequência gênica inicial (BAKER & CURNOW, 1969 e PEREIRA & VENCovsky, 1988). Todavia, alelos de efeitos maiores permaneceram na população, mesmo após 12 gerações de seleção, baixa frequência gênica inicial, alta intensidade de seleção e baixa herdabilidade (YOUNG & SKAVARIL, 1976). O progresso genético foi dependente do tamanho efetivo quando relacionado ao limite seletivo. Porém, quando relacionado à décima geração, a superioridade de usar um $N_e = \infty$ sobre um $N_e = 32$, resultou em apenas 9,0%. (BAKER & CURNOW, 1969). Pequeno tamanho efetivo, devido a alta intensidade de seleção associado a alta herdabilidade reduziram de maneira drástica a variância genética; com $i = 0,10$ e $h^2 = 0,9$ esta, foi esgotada em apenas cinco ciclos de seleção (YOUNG, 1966). Resultado semelhante foi observado ao se comparar a queda na variância genética dentro de famílias de irmãos completos após 15 gerações, geradas de forma aleatória ou com base em valores genotípicos individuais (VERRIER *et al*, 1989).

Comparações entre esquemas de seleção S_1 , massal e espiga por fileira modificado, também evidenciaram a queda na variância genética como resultado do tamanho de população. Enquanto com progênies S_1 o progresso genético foi nulo após 14 ciclos de seleção, através dos outros esquemas, ainda houve progresso após 30 gerações (CHOO & KANNENBERG, 1979a e 1979b).

Ao nível experimental a falta de progresso tem sido associada a fatores tanto de natureza genética como estatística, entre os quais podem ser citados: controle local deficiente, incapacidade de identificar genótipos superiores, controle parental inadequado e alta intensidade de seleção em pequenas populações (HULL, 1945 e 1952). Os primeiros fatores têm sido contornados através do desenvolvimento de técnicas mais adequadas aos

propósitos do melhorista. O último porém contém dois aspectos, na prática, difícil de conciliar; alto progresso genético por unidade de tempo e manutenção da variabilidade genética através dos ciclos de seleção.

Da relação inversa entre o progresso e a variância genética residual e do interesse imediatista dos melhoristas é óbvio supor que todos os programas de seleção recorrente provocam queda na variância genética dos materiais submetidos a melhoramento. Os estudos experimentais relacionados com a evolução da variância genética em ciclos sucessivos de seleção não são tão freqüentes como aqueles feitos visando fazer predições. No entanto, os poucos casos reportados são unânimes em afirmar o que era esperado com base na teoria e nos estudos de simulação. A redução do tamanho efetivo provocada pelas altas intensidades de seleção restringiu severamente a variabilidade genética das populações, após um ou diversos ciclos de seleção, independente do esquema adotado. Esse decréscimo foi de 70% com famílias de meios irmãos (HORNER *et al*, 1973) em torno de 50% com famílias de irmãos completos (MOLL, 1991 e LANDI & FRASCAROLI, 1993) e menor de 50% com seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos (MIRANDA *et al*, 1977; LIMA, 1977; SAWAZAKI, 1979; SANTOS & NASPOLINI FILHO, 1986). Reduções no coeficiente de variação genética, também foram relatadas por PATERNIANI (1967) e WEBEL & LONNQUIST (1967).

Não obstante, o importante dessa questão é saber o momento durante o processo de melhoramento em que a variabilidade genética da população precisa ser restabelecida para possibilitar progressos posteriores. MIRANDA *et al* (1977) ilustram bem essa situação na população IAC-1 Opaco 2, na qual, a variância genética foi reduzida, sensivelmente, após um ciclo de seleção.

Neste ponto vale a pena lembrar que as reduções na variabilidade genética nos diferentes esquemas de seleção não são comparáveis pois foram originadas em populações diversas. Contudo, MOLL & SMITH (1981) e MULAMBA *et al* (1983) após comparar os esquemas de seleção massal, progênes S_1 e de meios irmãos, na mesma população, concluíram que todos eles, exceto o massal, reduziram a variância genética. Quando o progresso foi medido mediante o coeficiente de regressão, também foi evidenciado a superioridade de testadores em relação ao uso de progênes S_2 (EBERHART *et al*, 1973).

O estudo mais detalhado que relaciona os efeitos de tamanho efetivo e intensidade de seleção com o progresso genético, para o caráter conteúdo de óleo, foi conduzido por SILVELA *et al* (1989). Eles usaram três tamanhos de população; $N=6$, $N=10$, e $N=50$ e duas intensidades de seleção dentro de famílias de meios irmãos; 5 e 17%, durante 10 gerações. Seus resultados mostraram que maior progresso genético foi obtido na combinação de maior tamanho efetivo e menor intensidade de seleção ($N=50$ e intensidade de seleção de 17%); que o efeito de endogamia foi mais apreciável nas pequenas populações ($N=6$ e $N=10$), independente da intensidade de seleção e que a herdabilidade realizada foi pouco afetada pela intensidade de seleção, porém declinou à medida que diminuiu o tamanho da população.

A importância da deriva genética em populações submetidas à seleção, também pode ser determinada a partir de uma análise de variância entre amostras, tiradas, de maneira aleatória, da mesma população à maneira sugerida por BAKER & CURNOW (1969). Através dessa metodologia ODHIAMBO & COMPTON (1989) e TRAGESSER *et al* (1989) chegaram à conclusão que a deriva genética foi mais intensa com progênes S_1 em relação a famílias de meios irmãos. Outra evidência das conseqüências da amostragem foi claramente exposta

por CARLONE JÚNIOR & RUSSELL (1988) e (1989). Eles fizeram uma análise comparativa, para 14 caracteres, entre linhagens S_2 e suas versões; obtidas após vários ciclos de cruzamentos fraternais. Essas comparações revelaram que houve diferenças para 50% das características avaliadas, além disso, as avaliações foram mais consistentes quando o número de plantas consideradas nos cruzamentos passou de 10 para 20.

Em programas de seleção recorrente interpopulacional a deriva genética parece incidir com maior intensidade quando o objetivo é o melhoramento simultâneo de ambas as variedades (SRR). PENNY & EBERHART (1971) e HELMS et al (1989), verificaram que esse efeito, medido como a diferença entre as médias de produção de grãos com e sem ajuste por deriva genética, foi da ordem de 75% nas populações BSSS e BSCB1, e de 62% na população BSSS após nove e sete ciclos de SRR, respectivamente. Quando a população BSSS foi melhorada através de um testador a queda foi só de 22%. Resultados semelhantes, obtidos mediante regressão, foram apresentados por EBERHART et al (1973).

Até agora, a redução na variabilidade e/ou no progresso genético, nas populações submetidas ao melhoramento, foi atribuída à baixa probabilidade de fixação gênica provocada pelo pequeno tamanho efetivo e alta intensidade de seleção. Porém, a contribuição relativa de ambos os efeitos; seleção e deriva genética não foi quantificada. Com essa finalidade, SMITH (1979a; 1979b e 1983), idealizou um modelo genético, no qual, o progresso genético intrapopulacional, após 'n' ciclos de seleção foi definido em função de ambos os efeitos:

$$C_n - C_o = 2n\alpha \Delta_p - n^2 2pqd \left(\frac{1}{2N_e} \right) = 2n\alpha \Delta_p - (2pqdF) n^2.$$

Quando os esquemas de seleção interpopulacionais foram considerados no modelo, o efeito da deriva genética não ficou tão direto e foi

condicionado à magnitude de outros parâmetros: o DQI e o ALI. O primeiro mede a proporção de heterozigotos na população melhorada, a qual, pode ter sido afetada pela seleção ou pela deriva genética. O ALI, por sua vez mede o acréscimo de homozigotos causado exclusivamente pela seleção. Se o DQI muda e o ALI permanece inalterado, ou se ambos mudam na mesma direção, então o DQI é considerado uma medida da deriva genética, caso contrário é atribuído à seleção.

Estimativas de DQI obtidas de diversos programas de seleção recorrente interpopulacional indicaram que o progresso genético indireto foi drasticamente afetado pela deriva genética (SMITH, 1979a; 1979b e 1983; TANNER & SMITH, 1987; EYHERABIDE & HALLAUER, 1991 e WALTERS *et al*, 1991b). O caso mais notório foi apresentado por HELMS *et al* (1989); neste estudo a média da população BSSS(R) C_{10} permaneceu inalterada após dez ciclos de SRR e, aumentou 42%, após o ajuste por deriva genética.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

3.1.1. Obtenção das linhagens parentais

As linhagens S₄ ($F=0,9375$), utilizadas neste estudo, foram derivadas das populações (compostos) ESALQ-PB2 e ESALQ-PB3, sintetizadas a partir dos cruzamentos entre sete variedades de porte baixo e as populações Composto Dentado e Composto Flint, respectivamente (MIRANDA FILHO, 1974). Esses compostos, após três gerações de homogeneização, foram submetidos a autofecundação (MIRANDA FILHO, 1979), e em seguida a três ciclos de seleção recorrente com progênies endogâmicas (MARQUES, 1988). Nas linhagens S₂, geradas pelos ciclos de seleção, foram aplicados dois ciclos de autofecundação para produzir as linhagens S₄. Uma linhagem de cada composto, tomada de maneira aleatória, foi utilizada para produzir a população base ou população parental (F₂).

3.1.2. Obtenção da população parental

As plantas do híbrido interpopulacional, produzido pelos cruzamentos entre uma linhagem S₄ de sementes brancas oriunda do composto ESALQ-PB2 e uma linhagem S₄ de sementes amarelas proveniente do composto ESALQ-PB3, foram inter cruzadas de maneira aleatória e manual, para gerar a

população base ou parental (F_2), da qual, foram tomadas as amostras (subpopulações). A formação do híbrido e a obtenção da geração F_2 foi feita nos anos agrícolas 1991/1992 e 1992/1993, respectivamente.

3.1.3. Obtenção das subpopulações

Para a obtenção das subpopulações foram semeadas 1000 sementes da população parental. Por ocasião do florescimento foram constituídas 30 subpopulações de tamanho $N=5$; dentro de cada subpopulação, as inflorescências femininas, previamente protegidas, foram polinizadas com uma mistura de pólen procedentes das cinco plantas. Na colheita as cinco espigas de cada subpopulação foram colhidas e debulhadas conjuntamente.

A seguir, 20 sementes de cada subpopulação, tomadas de maneira aleatória, foram semeadas para obter o segundo ciclo de amostragem; as subpopulações foram obtidas dentro das mesmas restrições reprodutivas impostas no ciclo um. Sob esse tipo de acasalamento restritivo é esperada uma taxa média de endogamia de $F_1 = 1/(2N_e)$ e $F_2 = \{[1/(2N_e) + [1 - 1/(2N_e)] F_1]\}$, para cada uma das subpopulações do primeiro e segundo ciclo de amostragem, respectivamente. Na ausência de controle parental, como neste caso, $N=N_e=5$, resulta um $F_2=0,19$ (FALCONER, 1989 e CROW & KIMURA, 1970).

3.1.4. Obtenção dos "top-crosses"

Sementes de cada subpopulação (fêmeas) foram semeadas em fileiras de 5m de comprimento, numeradas de maneira consecutivas e precedidas

foram: BR-106, Pichilingue 7928, Poza Rica 8024, Suwan (linhagem S8), Ag-Ituiutaba e População parental. Por ocasião do florescimento, as inflorescências femininas, previamente protegidas, foram polinizadas com mistura de pólen de cada macho perfazendo 180 cruzamentos. A polinização foi gradativa e no mínimo 20 plantas de cada macho, foram consideradas de cada vez. Na colheita as espigas de cada subpopulação, resultante dos cruzamentos, foram colhidas e debulhadas conjuntamente.

3.1.5. Obtenção das famílias de meios irmãos

Para a obtenção das famílias de meios irmãos foi considerada uma amostra aleatória de cinco subpopulações as de número 2, 7, 12, 20 e 26, além da população parental. Trezentas sementes de cada uma delas foram semeadas em parcelas contíguas. Quando as plantas atingiram o florescimento, as inflorescências femininas de, no mínimo, 80 delas, previamente protegidas, foram polinizadas seguindo o mesmo procedimento adotado na obtenção dos “top-crosses”. Na colheita a espiga procedente de cada planta dentro de cada subpopulação foi colhida e debulhada de forma individual, constituindo uma família de meios irmãos. Dificuldades de natureza agronômica fizeram o número de famílias variar entre 30 (subpopulação 12) e 69 (população parental).

A obtenção dos “top-crosses” e das famílias de meios irmãos foi feita no ciclo agrícola 1994/1995 e todos os trabalhos até aqui descritos foram conduzidos na área experimental do Departamento de Genética da ESALQ/USP.

3.2. Métodos

3.2.1. Descrição e localização dos experimentos

O material experimental foi distribuído em três tipos de experimentos.

Experimentos para o estudo do desempenho “per se” e da depressão endogâmica (tipo I) : constituído de 30 tratamentos; 29 subpopulações, mais a população parental.

Experimentos para o estudo da capacidade geral e específica de combinação (tipo II) : constituído de seis experimentos cada um com 36 tratamentos; 30 provenientes dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com cada testador mais seis tratamentos comuns (testadores), incluídos para possibilitar a análise conjunta dos 186 tratamentos dentro e entre locais.

Experimentos para o estudo da variância genética aditiva (tipo III) : constituído de seis experimentos que correspondem às famílias de meios irmãos obtidas das subpopulações 02, 07, 12, 20, 26 e da população parental com número de tratamentos de 57, 45, 30, 62, 42 e 69, respectivamente.

Os tipos de experimentos foram estabelecidos, de forma contígua, nos locais experimentais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi, ambos do Departamento de Genética da ESALQ/USP, em 21 de março e 26 de janeiro de 1995, respectivamente.

3.2.2. Avaliação experimental

Em todos os experimentos, os tratamentos foram sorteados e avaliados no delineamento de blocos completos casualizados, com três repetições. A parcela experimental constou de uma fileira de 4,0m com espaçamento de 1,0m entre fileiras e 0,20m entre plantas.

Os caracteres considerados no estudo foram: altura da planta (AP), altura da espiga (AE), número de ramificações do pendão (NRP), comprimento da espiga (CE), perímetro da espiga (PE), número de espigas por planta (NEP), produção de espigas (REN) e estande. A última, foi utilizada para criar a variável NEP e como covariável para REN. Todos os caracteres, exceto, NEP e REN foram medidos com base na média de cinco indivíduos tomados aleatoriamente de cada parcela. AP e AE foram expressos em metros/planta; CE e PE em metros/espiga; NRP em ramificações do pendão/planta; NEP em número de espiga/planta e REN em toneladas/hectare ou gramas/planta. As medições foram feitas conforme NASS (1992).

3.2.3. Análise estatística

Para cada caráter foi feita análise individual (por local) e análise conjunta (entre locais). As análises individuais foram requeridas para verificar a homogeneidade das variâncias dos erros experimentais e as conjuntas foram utilizadas para definir a forma mais conveniente de interpretar os resultados. Se os efeitos da interação tratamentos com locais deram significativos as análises foram mantidas ao nível de local, caso contrário, entre locais. Isso porque na análise de médias e na presença de interação do tipo complexa, diferenças entre médias de tratamentos dentro de local podem ser eliminadas,

quando analisadas através de locais, e assim interferir na interpretação dos resultados (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992).

Sob esse critério REN foi o único caráter analisado para cada local, nos experimentos do tipo I e II. No experimento do tipo III, todos os caracteres foram analisados considerando os dois locais. As análises foram realizadas após o ajuste pela covariável estande. No experimento do tipo I, o ajuste foi feito pela média do estande de cada experimento na análise individual e a média do estande dos dois locais na análise conjunta. No experimento do tipo II, o ajuste foi feito pela média do estande nos seis experimentos, na análise individual e na média dos dois locais na análise conjunta. No experimento do tipo III, todos os experimentos foram ajustado pelo estande ideal (20 plantas/parcela). Todos os ajustes foram realizados seguindo a metodologia da análise de covariância apresentada por STEEL & TORRIE (1980).

A média ajustada para cada tratamento foi obtida através da expressão $\bar{Y}_{i\text{aj}} = \bar{Y}_i - b(\bar{X}_i - \bar{X}_{..})$, sendo $(\bar{Y}_i)$ a média observada do tratamento i ; $(\bar{X}_i)$ o estande médio correspondente ao tratamento; $(\bar{X}_{..})$ a média geral para a covariável estande e $\hat{b} = \frac{E_{xy}}{E_x}$ é o coeficiente de regressão linear estimado entre ambas as variáveis mediante uma análise de covariância. Na qual E_{xy} corresponde à soma de produtos para o erro incluindo as duas variáveis e E_x corresponde à soma de quadrados do erro para a variável estande, conforme exposto por VENCOVSKY & BARRIGA (1992). O ajuste pelo estande inicial (N) foi feito através da expressão $\hat{Y}_{ij} = Y_{ij} - b(X_{ij} - N)$, sendo Y_{ij} o valor observado do tratamento i e X_{ij} o seu estande respectivo. A obtenção do coeficiente de regressão assim como a sua significância correspondem à da análise anterior.

3.2.3.1. Análise estatística dos experimentos para o estudo do desempenho “per se” e depressão endogâmica

O objetivo deste experimento foi determinar se a amostragem afetou os valores médios dos caracteres, em cada subpopulação e entre as subpopulações, em relação à população parental.

O modelo estatístico adotado foi:

$$Y_{ij} = \mu + t_i + b_j + e_{ij},$$

e

$$Y_{ijm} = \mu + t_i + b_{j(m)} + l_m + (tl)_{im} + e_{ijm}$$

para a análise de um local e conjunta, respectivamente, onde :

μ = a média do experimento

t_i = efeito de tratamentos; $i=1,...,30$

b_j = efeito de blocos; $j=1,..,3$

$b_{j(m)}$ = efeito de blocos dentro de local; $j=1,..,3$

l_m = efeito de locais ; $m=1,2$

$(tl)_{im}$ = efeito da interação tratamentos com locais

e_{ij} = erro associado ao tratamento i do bloco j

e_{ijm} = erro associado ao tratamento i do bloco j do local m

Nesses modelos todos os efeitos, exceto a média experimental e locais foram considerados aleatórios.

A seguir a soma de quadrados devida a tratamentos foi desdobrada numa parte correspondente às diferenças entre subpopulações e outra correspondente à diferença entre a média conjunta das subpopulações “versus” a

média da população parental. O último contraste foi usado para testar o efeito médio de depressão causado pela endogamia. Os desvios das médias das subpopulações em torno da média da população parental foram testados mediante o teste 't', conforme GOMES (1990), mesmo que o contraste anterior tivesse dado não significativo. Isso porque sendo a deriva genética aleatória e dependendo do controle genético do caráter, esse contraste pode, em teoria, não refletir as mudanças genéticas que possam vir a ocorrer em cada subpopulação em decorrência da endogamia. A partição da soma de quadrados devida à interação tratamentos com locais foi desconsiderada devida à falta de significância estatística. A variável REN foi analisada para cada local.

3.2.3.2. Análise estatística dos experimentos para o estudo da capacidade geral e específica de combinação

3.2.3.2.1. Análise de variância individual e conjunta

O objetivo deste grupo de experimentos foi determinar se a amostragem afetou as estimativas de capacidade geral de combinação das subpopulações em relação à população parental.

As análises destes experimentos foram realizada em duas etapas. A primeira, que incluiu os tratamentos comuns, teve como objetivo a obtenção das estimativas dos quadrados médios dos erros efetivos e as médias ajustadas para os tratamentos regulares (cruzamentos). As análises da variância foram realizadas segundo o esquema para blocos completos casualizados com

tratamentos comuns apresentado por GOMES (1990) mediante os modelos estatísticos:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + b_{j(k)} + c_k + (tc)_{ik} + e_{ijk}$$

e

$$Y_{ijkm} = \mu + t_i + b_{j(km)} + c_k + l_m + (tc)_{ik} + (tl)_{im} + (cl)_{km} + (tcl)_{ikm} + e_{ijkm}$$

para a análise num local e conjunta, respectivamente, onde:

μ = média do experimento

t_i = efeito de tratamentos; $i=1, \dots, 186$

$b_{j(k)}$ = efeito de blocos dentro de experimentos; $j=1, \dots, 3$

$b_{j(km)}$ = efeito de blocos dentro de experimentos e local

c_k = efeito de experimentos; $k=1, \dots, 6$

l_m = efeito de locais; $m=1, 2$

$(tc)_{ik}$ = efeito da interação tratamentos comuns com experimentos

$(tl)_{im}$ = efeito da interação tratamentos com locais

$(cl)_{km}$ = efeito da interação experimentos com locais

$(tcl)_{ikm}$ = efeito da interação tratamentos comuns com experimentos com locais

e_{ijk} = erro associado ao tratamento i do bloco j do experimento k

e_{ijkm} = erro associado ao tratamento i do bloco j do experimento k do local m

Nesses modelos todos os efeitos, exceto o de blocos e do erro foram considerados fixos.

Com as médias dos tratamentos regulares (cruzamentos), ajustadas pelos efeitos dos tratamentos comuns, foram feitas outras análises considerando os seguintes modelos:

$$\bar{Y}_i = \mu + t_i + \bar{e}_i$$

e

$$\bar{Y}_{im} = \mu + t_i + l_m + (tl)_{im} + \bar{e}_{im}$$

para a análise individual e conjunta, respectivamente. Nesses modelos os efeitos $\bar{e}_i$ e $\bar{e}_{im}$ representam os erros médios associados a cada observação.

Os efeitos de tratamentos e da interação tratamentos com locais foram testados contra os quadrados médios dos erros efetivos que foram estimados a partir dos erros das análises de variância que incluíram tanto tratamentos comuns quanto regulares através das expressões sugeridas por VENCOVSKY (comunicação pessoal)⁵

$$QME_{ef.} = \left\{ \left[1 + \frac{T(C-1)}{G(TC-1)} \right] \overline{QME} \right\} e$$

$$QME_{ef.} = \left\{ \left[1 + \frac{T(C-1)}{G(TC-1)} \right] \overline{\overline{QME}} \right\}$$

para os testes ao nível de local e entre locais, respectivamente. Nessas expressões T representa o número de tratamentos regulares, C o número de experimentos, G o número de tratamentos comuns, $\overline{QME}$ o quadrado médio do erro da análise por local considerando todos os tratamentos (regulares e comuns) e $\overline{\overline{QME}}$ o quadrado médio do erro da análise conjunta considerando todos os tratamentos

⁵ VENCOVSKY, R. Professor Titular do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP

(regulares e comuns). Os resultados destas análises orientaram o estudo sobre a capacidade combinatória.

3.2.3.2.2. Análise da capacidade de combinação

Para a análise da variância da C.G.C. e C.E.C. foram considerados os modelos genético-estatísticos:

$$\bar{Y}_{rp} = \mu + g_r + g_p + s_{rp} + \bar{e}_{rp}$$

e

$$\bar{Y}_{rpm} = \mu + g_r + g_p + s_{rp} + l_m + (gl)_{rm} + (gl)_{pm} + (sl)_{rpm} + \bar{e}_{rpm}$$

para um local e entre locais, respectivamente, onde:

μ = média dos cruzamentos

g_r = efeito da capacidade geral de combinação de testadores; $r=1, \dots, 6$

g_p = efeito da capacidade geral de combinação de amostras; $p=1, \dots, 30$

s_{rp} = efeito da capacidade específica de combinação

$(gl)_{rm}$ = efeito da interação capacidade geral de combinação de testadores com locais

$(gl)_{pm}$ = efeito da interação capacidade geral de combinação de amostras com locais

$(sl)_{rpm}$ = efeito da interação da capacidade específica de combinação com locais

$\bar{e}_{rp}$ = erro associado a cada observação em cada local

$\bar{e}_{rpm}$ = erro associado a cada observação entre locais

Para a obtenção de soluções únicas foram impostas as seguintes restrições no sistema de equações lineares:

$$\sum \hat{g}_r = \sum \hat{g}_p = 0 \quad \text{e} \quad \sum \hat{s}_{rp} = 0 \quad \text{para todo } r \text{ e } p$$

A interação tratamentos com locais não foi particionada em razão de sua falta de significância estatística.

Os efeitos de capacidade geral de combinação (C.G.C.), erros associados (dp) e teste de significância estatística (t), para amostras, foram estimados da maneira a seguir:

$$C.G.C._p = \frac{\sum \bar{Y}_{.p}}{R} - \frac{\sum \bar{Y}_{..}}{RP}; \quad dp = \sqrt{\frac{QME_{ef.}}{R}}; \quad t = C.G.C./dp$$

$$C.G.C._p = \frac{\sum \bar{Y}_{.p.}}{LR} - \frac{\sum \bar{Y}_{...}}{LRP}; \quad dp = \sqrt{\frac{QME_{ef.}}{R}}; \quad t = C.G.C./dp, \quad \text{para um local e entre locais, respectivamente, onde } \bar{Y}_{.p} \text{ é a média da amostra } p \text{ através dos } R \text{ testadores; } \bar{Y}_{..} \text{ é a média geral e } \bar{Y}_{.p.} \text{ é a média da amostra } p \text{ através dos } R \text{ testadores e } L \text{ locais.}$$

3.2.3.3. Análise estatística dos experimentos para o estudo da variância genética aditiva

Os seis experimentos deste grupo foram estabelecidos visando quantificar o efeito da amostragem sobre as variâncias genéticas aditivas, para

todos os caracteres, em relação à população parental. As análises da variância foram realizadas conforme os modelo estatístico:

$$Y_{ij} = \mu + t_i + b_j + e_{ij}$$

e

$$Y_{ijm} = \mu + t_i + b_{j(m)} + l_m + (tl)_{im} + e_{ijm}$$

para um local e entre locais, respectivamente. Nesses modelos todos os efeitos, exceto a média e locais, foram considerados aleatórios, o significado de cada um desses efeitos foi definido no primeiro experimento.

A variância de tratamentos, que no caso corresponde a 0,25 da variância genética aditiva (σ_A^2), foi obtida através do método dos momentos da análise de variância, o qual consiste em igualar os quadrados médios de tratamentos a suas respectivas E(QM). A forma de estimação para um caráter qualquer, entre locais, foi feita pela expressão $E(QMT) = \sigma^2 + BL\sigma_T^2$ de onde resulta $\hat{\sigma}_T^2 = [(QMT - QME) / BL] = (1 / 4)\hat{\sigma}_A^2$. A variância para essa estimativa foi obtida pela expressão:

$$\hat{V}(\sigma_T^2) = \frac{2}{(BL)^2} \left[\frac{(QMT)^2}{(T - 1) + 2} + \frac{(QME)^2}{L(T - 1)(B - 1) + 2} \right],$$

conforme HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988). Nessas expressões B é o número de blocos, L é o número de locais e T é o número de tratamentos.

A hipótese de igualdade de variâncias fenotípicas foi testada mediante o teste Qui-quadrado, conforme apresentado por STEEL & TORRIE (1980),

$$X_C^2 = 2,3026 \left[\sum (n_i - 1) \log_{10} \overline{QMT} - \sum (n_i - 1) \log_{10} QMT_i \right]$$

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Experimentos para o estudo do desempenho “per se” e depressão endogâmica

Previamente à realização da análise da variância conjunta e para todos os caracteres, foi verificada a magnitude dos quocientes entre os quadrados médios residuais obtidos em ambos os locais (Tabela 1). Embora em todos os casos, estes, foram inferior a 2, a análise entre locais foi mantida na ausência da interação tratamentos com locais, a qual, neste experimento foi significativa só para a variável REN.

Para todos os caracteres o teste F mostrou diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre as médias dos tratamentos; sendo que a maior parte dessa variação foi atribuída às diferenças entre as médias das subpopulações (Tabela 2). O contraste entre as médias das 29 subpopulações e a população parental que neste caso representa o efeito médio da depressão endogâmica foi significativo ($p \leq 0,05$) para os caracteres AP, AE, NRP e RENL1, cujos os valores foram de -9,42%, -12,22%, -20,00% e -17,66%, respectivamente. RENL2, apresentou um valor expressivo de depressão endogâmica (-14,32%), porém, não foi significativo ($p \leq 0,05$). NEP, CE e PE, foram os caracteres com menores valores de depressão endogâmica: -4,44%, -3,81% e -3,73%, respectivamente (Tabela 3).

A dispersão das médias das subpopulações provocada pela amostragem atingiu amplitudes de 41,3 cm para AP (subpopulações 29 e 30), 27,5 cm para AE (subpopulações 8 e 13), 8,17 para NRP (subpopulações 23 e 26), 0,44 para NEP (subpopulações 6 e 17), 2,88 e 2,75 t/ha para RENL1 (subpopulações 23 e 27) e RENL2 (subpopulações 3 e 30), respectivamente, 3,1 cm para CE (subpopulações 13 e 30) e 2,1 cm para PE (subpopulações 3 e 30).

Os desvios (%) das médias das subpopulações em relação à média da população parental, para todos os caracteres, são apresentados na Tabela 4. O teste t aplicado a esses desvios revelou que aqueles que foram significativos ($p \leq 0,05$) tiveram sinal negativo em 100% dos casos para AP, AE, NRP, NEP, RENL1 e PE, em 85,7% dos casos para o caráter RENL2 e em 83,3% dos casos para o caráter CE. Porém, 41,38% das subpopulações para os caracteres AP e AE; 20,68% das subpopulações para o caráter NRP; 89,66% das subpopulações para o caráter NEP; 34,48% das subpopulações para o caráter RENL1; 58,62% das subpopulações para o caráter RENL2 e 68,96% para os caracteres CE e PE, apresentaram desvios que não diferiram estatisticamente ($p \leq 0,05$) da população parental (Tabela 4).

Estudos teóricos mostram que a partição de uma população em equilíbrio de Hardy-Weinberg produz um coeficiente de endogamia que é função do tamanho efetivo das subpopulações e do número de gerações de amostragem. Quanto mais pequeno for o tamanho e maior o número de gerações de amostragem, maior será o coeficiente de endogamia e como consequência mais diferenciadas se tornarão as subpopulações.

Uma consequência imediata da endogamia, na presença da dominância, é a depressão endogâmica. Esta surge como resultado do aumento na proporção de indivíduos homozigóticos que sabidamente possuem menor valor adaptativo. No milho, HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988), encontraram, no seu levantamento bibliográfico que a dominância esteve presente no controle

genético dos caracteres aqui estudados. Com esse precedente e considerando a variabilidade genética dos compostos (MIRANDA FILHO, 1974) de onde as linhagens que originaram a população parental foram derivadas poderia se esperar que todos os caracteres considerados neste estudo manifestassem valores expressivos de depressão endogâmica. Não obstante, valores significativos foram observados apenas para os caracteres AP, AE, NRP e RENL1.

Apesar que o caráter CE apresentou baixa depressão endogâmica, todavia a sua magnitude foi maior do valor predito por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988) a partir de vários resultados experimentais, nos quais, foi admitida uma relação linear entre a depressão endogâmica e o nível de homozigossidade. Levando em conta essa relação linear, os valores de depressão endogâmica estimados para os caracteres AP, AE e REN, para um $F=0,19$, se localizaram entre os valores limites estimados por outros pesquisadores (PATERNIANI, 1980; GERALDI & VENCOVSKY, 1980; VIANA et al, 1982 e GAMA et al, 1985) para um nível de endogamia de $F=0,5$.

Uma análise mais detalhado para o caráter REN considerando a média da depressão endogâmica de 45% , para um valor de $F=0,50$, estimada dos resultados de VIANA et al (1982) apartir de 40 populações e dos resultados de GERALDI & VENCOVSKY (1980) e LIMA et al (1984) apartir de 9 e 32 populações brasileiras, respectivamente, revela que o valor predito para $F=0,19$ de 18% é bastante próximo do valor observado, na média dos dois locais, de 16%. Uma análise semelhante poderia ser estendida para os outros caracteres.

Chama a atenção o ocorrido com NRP, segundo ANDRADE & MIRANDA FILHO (1979) e GERALDI et al (1985) este caráter é determinado em grande parte por ação gênica do tipo aditivo e em conseqüência deveria ser pouco afetado pela endogamia. No entanto, PATERNIANI (1995) trabalhando com as mesmas subpopulações na primeira geração de amostragem ($F=0,10$) estimou

uma depressão endogâmica de -9,75% e NASS & MIRANDA FILHO (1995) observaram resultados semelhantes trabalhando com populações semi-exóticas de milho, para um $F=0,5$.

Apesar de RENL2 ter apresentado um valor médio consideravelmente menor que a média da população parental, não foi estatisticamente significativo. Porém, esse fato não deve ser interpretado como uma causa da natureza genética do caráter nem como ausência de efeito da amostragem. No entanto, revela que determinadas condições de estresse podem mascarar o efeito da endogamia porque indivíduos com maior proporção de alelos favoráveis poderiam não conseguir manifestar todo o seu potencial genético, tal como comentado por MIRANDA FILHO (comunicação pessoal)⁶. Essa situação pode ser observada na magnitude das somas de quadrados das amostras em ambos os locais. Em Anhembi foi notória a presença de déficit hídrico antes e durante o período de florescimento, no entanto, em Piracicaba as necessidades hídricas foram supridas oportunamente mediante irrigação.

Para os desvios das subpopulações em relação à população parental os resultados mostraram que a deriva genética causada pela amostragem provocou o acúmulo diferenciado de fatores genéticos favoráveis entre as subpopulações como evidenciado por seus valores médios para todos os caracteres. Vale a pena ressaltar que apesar dos valores médios significativos para a maioria das subpopulações e para todos os caracteres tenham sido inferiores aos da população parental, deixando transparecer tanto a natureza genética quanto a direção da deriva genética, houveram algumas subpopulações que não foram afetadas pela amostragem. Por exemplo, para o caráter REN, as subpopulações de número 3, 10, 13, 21 e 27 em Piracicaba-ESALQ e as de número 3, 5, 10, 13, 21

⁶ MIRANDA FILHO, J.B. Professor Titular do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP

24 e 28 em Anhembí, apresentaram desempenho médio semelhante ao da população parental.

Um aspecto interessante da deriva genética causada pela amostragem foi; além de produzir endogamia lenta equivalente em termos de F à gerada pela autofecundação, ainda provocar, para o caráter REN, o surgimento, na média dos locais, de 20,6% de subpopulações com desempenho superior, em média, ao da população parental. Esse resultado mostra que a dificuldade levantada por MACAULAY (1928), KINMAN (1952) e BAKER & CURNOW (1969) relativa à baixa eficiência de produção de linhagens dos procedimentos tradicionais de produzir endogamia poderia ser contornada mediante o uso da deriva genética causada pela amostragem. Contudo, mais informações são requeridas a fim de avaliar o seu verdadeiro potencial em programas de melhoramento de plantas alógamas.

4.2. Experimentos para o estudo da capacidade geral e específica de combinação

Para todas os caracteres sob estudo a magnitude dos quocientes entre os quadrados médios residuais, foi verificada antecipadamente à análise conjunta. Estes, variaram entre 1,01 e 1,51 para AP e REN, respectivamente (Tabela 5).

Na Tabela 6 são apresentados os quadrados médios para todas as fontes de variação consideradas na análise conjunta. A interação tratamentos com locais foi significativa ($p \leq 0,05$) apenas para a variável REN e em consequência adotou-se o mesmo critério do experimento anterior para a interpretação dos resultados. Para todos os caracteres analisados a soma de quadrados de tratamentos (cruzamentos), dada a sua significância estatística

($p \leq 0,05$) foi decomposta nos efeitos de capacidade geral de combinação de testadores, capacidade geral de combinação de subpopulações e capacidade específica de combinação. O teste F aplicado a esses quadrados médios mostrou que tanto testadores quanto subpopulações diferiram ($p \leq 0,05$) em seus valores de C.G.C., porém, maior variação foi observada entre os testadores. A C.E.C. foi de pouca importância na expressão dos caracteres, exceto para AE e NRP, para os quais a contribuição à variação total foi semelhante à da C.G.C. (Tabela 7).

As médias para todos os caracteres assim como os valores de C.G.C. são apresentados nas Tabelas 8 e 9. Ao contrário do ocorrido com a dispersão das médias “per se” em que a maior parte dos valores significativos para todos os caracteres foram inferiores à média da população parental (Tabela 3), os valores de C.G.C. diferentes de zero ($p \leq 0,05$) tiveram distribuição menos assimétrica em torno dela. A exceção foi para o caráter NEP cujas estimativas de C.G.C. estatisticamente significativas ($p \leq 0,05$), foram positivas. Para todos os caracteres a população parental apresentou valores que não diferiram estatisticamente de zero ($p \leq 0,05$), exceto para RENL1 cuja estimativa foi de - 0,556.

As porcentagens de subpopulações com estimativas de C.G.C. diferentes de zero, promissoras para propósitos de melhoramento foram: de -10,3 e 17,2 para AP; -6,8 e 10,3 para AE e NRP; 10,3 para NEP e CE; 17,2 para RENL2 e 13,8 para RENL1 e PE. Considerando apenas o caráter REN as melhores subpopulações foram: as de número 01, 05, 10, 21 em Piracicaba-ESALQ(L1) e as de número 03, 10, 11, 21 e 27 em Anhembi(L2). As subpopulações de número 10 e 11 mostraram superioridade consistente entre locais.

Os coeficientes de correlação estimados entre o desempenho “per se” das subpopulações e seus respectivos valores de C.G.C. foram de : -0,024 para AP; -0,053 para AE; -0,077 para NRP; -0,114 para NEP; -0,085 para REN

(Piracicaba); 0,288 para REN (Anhenbí); 0,076 para CE e 0,303 para PE. Em todos os casos esses valores foram não significativos segundo o teste t ($p \leq 0,05$).

O desempenho dos testadores em combinações híbridas superou o “per se”, porém essa superioridade foi irrelevante no caso da população parental, para a qual, os valores observados em cruzamentos e desempenho “per se”, foram: 1,736 e 1,732 para AP; 0,914 e 0,930 para AE; 14,393 e 15,622 para NRP; 1,117 e 1,154 para NEP; 4,482 e 4,516 para RENL1; 0,135 e 0,137 para CE e 0,136 e 0,137 para PE. As maiores diferenças foram observadas para o caráter REN e com maior intensidade no testador endogâmico (S_8) derivado da variedade SUWAN. Essa diferença foi de 2,837 para Piracicaba-ESALQ(L1) e 2,329 (t/ha) para Anhenbí. A população parental, quando considerada como testador, apresentou valores negativos de C.G.C. para todos os caracteres (Tabela 10).

Como mostrado no experimento anterior, a deriva genética produziu diferenciação entre as subpopulações como consequência da dispersão aleatória de alelos. Essa diferenciação também foi revelada mediante a análise da capacidade combinatória. Para todos os caracteres a deriva genética provocou o surgimento de subpopulações com estimativas de capacidade geral de combinação diferentes às apresentadas pela população parental. Assim aumento ou diminuição para a expressão de todos os caracteres pode ser conseguido pela seleção. Para o caso do caráter REN as subpopulações de número 01, 05, 10 e 21 em Piracicaba e as de número 03, 10, 11, 21 e 27 em Anhenbí, tiveram valores relevantes de C.G.C., que bem poderiam ser de utilidade em programas de melhoramento. Materiais com essas qualidades poderiam ser incluídos como progenitores em programas de cruzamentos, como fontes de linhagens e/ou utilizados em programas de seleção recorrente. BAKER & CURNOW (1969) propuseram usar a deriva genética como uma alternativa de aumentar a variabilidade genética e

dessa maneira identificar, através de avaliações, subpopulações superiores. Os resultados da análise da capacidade combinatória revela que esse procedimento pode ser usado com sucesso para esses propósitos.

Para todos os caracteres as subpopulações identificadas como superiores mediante o desempenho “per se” não foram necessariamente as mesmas quando utilizado o critério das estimativas de C.G.C.. Essa falta de correspondência foi evidenciada pelos baixos coeficientes de correlação entre eles, para todos os caracteres. VENCOVSKY (1987) mostra que a C.G.C. reflete a proporção de alelos favoráveis presente num material genético, e os resultados experimentais apresentados por JENKINS & BRUNSON (1932) e LAMKEY & HALLAUER (1986) evidenciaram que materiais com altos valores de C.G.C. produzem melhores combinações híbridas, conseqüentemente a C.G.C. fornece uma medida mais acurada do valor genético de um indivíduo. Quando o objetivo da avaliação é identificar fontes para o desenvolvimento de linhagens, VENCOVSKY (1987), prova que o desempenho “per se” do material não é um bom critério de escolha, devido a que o efeito dos heterozigotos mascara a verdadeira contribuição dos homozigotos, dos quais depende o bom desempenho das linhagens. Segundo SMITH (1986) a correspondência entre o desempenho “per se” das linhagens e seu desempenho em combinações híbridas é esperado a ser menor ou igual a $r=0,5$; para um caráter quantitativo controlado por muitos genes e com dominância completa. Por outro lado, MIRANDA FILHO (comunicação pessoal) argumenta que a pouca associação pode ser atribuída, em parte, à falta de expressão de alelos favoráveis causada pela presença de alelos desfavoráveis afetando funções vitais nos indivíduos.

4.3. Experimentos para o estudo da variância genética aditiva

Neste tipo de experimento as componentes de variâncias para os sete caracteres sob estudo foram estimadas a partir da análise da variância conjunta, após a determinação da magnitude dos quocientes entre os quadrados médios residuais estimados em cada local. Dos 42 quocientes estimados apenas quatro tiveram um valor acima de dois; estes aconteceram para as variáveis NRP, NEP, e REN na amostra 07 e REN na amostra 12 (Tabela 11).

Para cada caráter o teste F revelou a existência ($p \leq 0,05$) de variabilidade genética entre as famílias de meios irmãos, para todas as subpopulações, exceto para a de número 02 e os caracteres NEP e REN. Contudo, essas variâncias foram semelhantes entre si ($p \leq 0,05$) como revelado pelo teste Qui-quadrado. Diferenças foram observadas somente para os caracteres NEP e REN (Tabelas 12-18).

As estimativas das variâncias genéticas entre famílias de meios irmãos assim como seus respectivos erros padrão são apresentados na Tabela 19. Para o caráter REN as maiores estimativas foram apresentadas pela população parental seguida das subpopulações de número 20, 12, 07, e 26. Para NEP a subpopulação 20 mostrou a maior variabilidade genética e foi superior em mais de cinco vezes à da população parental.

O valor médio da variância genética das cinco subpopulações, para todos os caracteres, e o valor teórico esperado com base nos valores observados na população parental são apresentados na Tabela 20. Para todos os caracteres, exceto, NRP REN e NPE, os valores preditos e observados foram bastantes semelhantes. As diferenças em porcentagem em relação ao valor

esperado foram: de -2,5 para AP; 12,3 para AE; 41,1 para NRP; 185,8 para NEP; -60,9 para REN -28,8 para CE e -7,8 para PE.

Um aspecto de grande importância na estimação de parâmetros genéticos diz respeito ao número de progênies necessárias para a obtenção de estimativas precisas. Um dos critérios utilizados na determinação do número adequado de progênies está relacionado à consistência da estimativa através das amostras e à magnitude do erro a ela associada. Levando em consideração esses aspectos MARQUEZ-SANCHEZ & HALLAUER (1970) concluíram que 200 plantas oriundas de uma variedade sintética, intercruzadas conforme o delineamento I de COMSTOCK & ROBINSON (1948), foram adequadas para obter estimativas acuradas de σ_A^2 e σ_D^2 , para o caráter produção de grãos.

Por outro lado, LIMA NETO (1995) observou que 75 progênies de meios irmãos ou irmãos completos tiradas do composto ESALQ-PB4, foram suficientes para obter estimativas confiáveis de variância genética para os caracteres produção de grãos, altura de planta, altura de espiga e número de espigas por planta. Desses resultados é evidente que o número adequado para obter estimativas de variâncias está bastante relacionado com a variabilidade genética da população objeto de estudo.

Nestes experimentos, o número reduzido e diferenciado de progênies de meios irmãos; 30 para a subpopulação de número 02 e 69 para a população parental e a magnitude da variância genética apresentada pela população parental, a qual, apesar de se originar do cruzamento entre duas linhagens ($F=0,9375$) foi semelhante à reportadas por outros pesquisadores (MIRANDA et al, 1977; RISSI, 1980 e MAMEDE, 1991) para materiais de ampla base genética, sugerem que tanto os resultados expostos, quanto a discussão que se segue, devem ser considerados com cautela.

Segundo CROW & KIMURA (1970), na ausência de dominância, a variância genética de uma população partida em subpopulações de tamanho restrito, distribui-se numa proporção $(1 - F_t)\sigma_A^2 = (1 - \frac{1}{2Ne})^t \sigma_{A0}^2$ dentro e $2F_t\sigma_A^2$ entre as amostras. Não obstante, SOUZA JÚNIOR (1995) prova que após vários ciclos de amostragem, na ausência de epistasia e desequilíbrio de ligação a variância genética média esperada numa subpopulação é dada por $\sigma_{Gt}^2 = (1 - \frac{1}{2Ne})^t \sigma_{A0}^2 + (1 - \frac{1}{2Ne})^{2t} \sigma_{D0}^2$. Dessa expressão ressaltam três aspectos de grande importância para a interpretação dos resultados provenientes da deriva genética causada pela amostragem: a) a variância genética é função apenas do tamanho das subpopulações e do número de gerações de amostragem; b) a variância genética aditiva como parâmetro para medir o efeito da oscilação genética, entre gerações, é menos sensível quando comparado à variância genética dominante, pois a última é função de duas vezes o número de gerações e c) a variância genética de uma população submetida a amostragem, fixando o tamanho da amostra, em média, é esperada ser menor em relação as gerações anteriores. Em termos de frequências gênicas também pode ser visto que qualquer desvio das frequências gênicas de $p=q=0,5$ causa, em média, redução na variância genética aditiva. Estudos de simulação considerando diversas situações e resultados experimentais também têm mostrado que o tamanho da subpopulação afeta a variabilidade genética (BAKER & CURNOW, 1969; e PEREIRA & VENCovsky, 1988; HORNER et al, 1973; MOLL, 1991 etc.). Todavia KOJIMA (1961), mostra que essa queda de variabilidade, na ausência da seleção, é função da queda de heterozigotos causada pelo tamanho da amostra.

Desse ponto de vista e da natureza aleatória da amostragem poderia-se esperar que as subpopulações, para todos os caracteres avaliados, apresentarem estimativas diferenciadas de variância entre famílias de meios

irmãos e que essas diferenças forem, talvez, detectadas pelo teste Qui-quadrado que foi aplicado as suas respectivas variâncias fenotípicas. No entanto, essa discriminação entre as variância ocorreu só para os caracteres REN e NEP. O último, porém, foi um dentre aqueles caracteres que apresentaram pouca depressão endogâmica.

O fato de todas as subpopulações, para cinco dos sete caracteres estudados (AP, AE, NRP, CE e PE), apresentarem estimativas de variâncias fenotípicas e estimativas de variância genética similares em termos estatísticos à apresentada pela população parental, sugere que o pequeno tamanho da subpopulação ($N_e=5$) utilizado neste estudo teve pouco efeito sobre a variabilidade genética das subpopulações. Esse resultado é de grande importância para o melhoramento de plantas por quanto indica a possibilidade de aplicar altas intensidades de seleção sem detrimento aparente na variabilidade genética residual. Não obstante, são contrários a inúmeros trabalhos reportados por outros pesquisadores (HORNER *et al*, 1973; MOLL, 1991 e LANDI & FRASCAROLI, 1993), nos quais, foi evidente o efeito prejudicial de usar pequeno tamanho efetivo. Contudo, BAKER & CURNOW (1969) salientam que o efeito do pequeno tamanho efetivo sobre a variabilidade genética não é tão drástico se considerado num programa de seleção delineado no curto ou no médio prazo.

A variância genética média entre famílias de meios irmãos estimada nas subpopulações foi relacionada à da população parental através da equação de SOUZA JÚNIOR (1995), considerando, $t=2$ e $N_e=5$. Segundo esses cálculos o valor esperado entre as subpopulações e para qualquer um dos caracteres estudados é 81% da variância genética apresentada pela população parental. Para os caracteres AP, AE, CE e PE houve estreita correspondência entre os valores esperados e preditos. Chama a atenção a magnitude das estimativas de variância genética obtidas em todas as subpopulações para os caracteres REN e CE; em todos os casos foram menores à da população parental.

Embora CROW & KIMURA (1970) mostram que a variância genética aditiva esperada dentro de subpopulações corresponde a $(1 - \frac{1}{2N_e})^t \sigma_{AO}^2$, na ausência de dominância, SOUZA JÚNIOR (1995) prova que essa expressão, no caso de amostragem, é função apenas do tamanho da subpopulação e do número de gerações de amostragem. As comparações entre os valores observados e preditos revelaram boa concordância para quatro dos sete caracteres estudados. Para os caracteres NRP, NEP e REN é provável que a omissão dos efeitos genéticos que participam da composição da variância genética aditiva, na presença de dominância e endogamia, tenham afetados esses resultados. A expressão para a variância genética aditiva envolvendo esses efeitos foi apresentada por COORS (1988).

4.5. Considerações finais

Em estudos de amostragem o número amostras ou subpopulações é de suma importância na interpretação dos resultados. Para todos os caracteres o número de subpopulações (29) considerado neste trabalho, embora definido de forma arbitrária, foi adequado considerando o desempenho da população parental “per se” e em cruzamentos com as subpopulações.

A deriva genética causada pela amostragem provocou o acúmulo diferenciado de fatores genéticos entre as 29 subpopulações. Para todos os caracteres houveram diferenças entre tratamentos tanto para a análise das médias quanto para a análise da capacidade de combinação. Para o caráter REN, 20,6% e 15,5% (média dos locais) das subpopulações tiveram desempenho superior à da população parental, mesmo com $F=0,19$, para desempenho “per se” e estimativas de C.G.C., respectivamente. Para o mesmo caráter as subpopulações de número 01, 10 e 21, em Piracicaba-ESALQ e as de número

03, 10, 11, 21 e 27, em Anhembí, tiveram desvios estatisticamente nulos em relação à população parental e estimativas de capacidade geral de combinação de sinal positivo. Assumindo que o propósito de produzir endogamia lenta seja o desenvolvimento de linhagens endogâmicas amplas e que este for um teste precoce para identificar linhagens com potencial para continuar no processo endogâmico, então 10,3% das subpopulações avaliadas em Piracicaba-ESALQ e 17,2% das subpopulações avaliadas em Anhembí poderiam ter sido selecionadas. Evidentemente é uma porcentagem bastante alta quando relacionada ao número de linhagens avaliadas e utilizadas em híbridos comerciais desenvolvidos em programas de melhoramento conduzidos nos Estados Unidos da América, onde essa relação esta em torno de 1:10000, segundo informação recopilada por HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988). Desse ponto de vista a deriva genética causada pela amostragem mostrou-se um procedimento promissor para produzir, mediante endogamia lenta, subpopulações de alto valor genético. Todavia, admitindo-se a relação linear entre homozigosidade e depressão endogâmica, para o caráter REN, produziu uma depressão endogâmica semelhante à provocada por outros esquemas mais intenso como o caso da autofecundação.

Embora outros métodos de produzir endogamia, diferentes da autofecundação, foram propostos desde fins da década do 30 (MACAULAY, 1928 e KINMAN, 1952) como alternativas de produzir linhagens vigorosas, pouca ou nenhuma atenção tem recebido de parte dos melhoristas. HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988) argumentam que a falta de interesse pode ter origem no período de tempo previsto para alcançar a homozigose completa; para um $F=0,5$ e $N_e=5$, são requeridas 13 gerações contra apenas uma com autofecundação. A pouca experiência com outros métodos ou combinações que consideram endogamia lenta do tipo irmãos completos- S_1 também pode ser citada como outra das possíveis causas e finalmente resultados teóricos e experimentais mostram que mesmo com autofecundação maior proporção de linhagens

superiores podem ser derivadas de uma população submetida a seleção recorrente (PATERNIANI & MIRANDA FILHO, 1987).

Outro aspecto de interesse para os melhoristas foi que a deriva genética ($N_e=5$), aparentemente não afetou, em termos estatísticos, a magnitude da variância fenotípica das subpopulações, para os caracteres AP, AE, NRP, CE e PE. Apenas REN e NEP foram afetados. Esse resultado deixa perceber que a endogamia lenta pode favorecer uma maior combinação de alelos favoráveis nas linhagens, e que talvez o pequeno tamanho efetivo utilizados nos programas de seleção não produza um efeito tão prejudicial sobre a variância genética remanescente. As cinco subpopulações em que as variâncias genéticas foram estimadas tiveram valores médios “per se” inferiores à da população parental e estimativas de capacidade geral de combinação que não diferiram estatisticamente de zero.

Os valores preditos de variância genética entre famílias de meios irmãos considerando a equação de SOUZA JÚNIOR (1995), a qual baseia-se no tamanho da subpopulação e no número de gerações de amostragem, e que corresponde à apresentada por CROW & KIMURA (1970) para caracteres de controle genético estritamente aditivo, foram bastante próximo dos valores médios observados para os caracteres AP, AE, CE e PE, porém, para os outros caracteres, foram distantes, provavelmente, a omissão dos efeitos genéticos de dominância e D_1 mostrados por COORS (1988) para a variância esperada, tenha causado esses resultados.

5. CONCLUSÕES

A interpretação dos resultados deste trabalho permitem chegar às seguintes conclusões:

a) Para todos os caracteres a deriva genética causada pela amostragem provocou o surgimento de algumas subpopulações com médias e estimativas de capacidade geral de combinação, iguais ou superiores à população parental;

b) A deriva genética provocada pela amostragem ocasionou o aumento da proporção de homozigotos, entre as subpopulações, a qual foi refletida na depressão endogâmica. Os caracteres AP, AE, NRP e REN mostraram maior depressão endogâmica ;

d) A magnitude das variâncias fenotípicas para os caracteres AP, AE, NRP, CE e PE estimadas nas subpopulações de número 02, 07, 12, 20 e 26 não foram afetadas pelo pequeno tamanho efetivo ($N_e=5$) utilizado neste estudo;

e) As subpopulações apresentaram, em média, estimativas de variância entre famílias de meios irmãos bastantes próximas, das previstas conforme SOUZA JÚNIOR (1995), para os caracteres AP, AE, CE e PE;

f) A deriva genética provocada pela amostragem, mostrou-se um procedimento promissor para gerar subpopulações de alto valor genético úteis aos propósitos dos melhoristas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLISON, J.C.S. & CURNOW, R.N. On the choice of testers parent for the breeding of synthetic varieties of maize (*Zea mays* L). **Crop Science**, Madison, **6**:541-44, 1966.
- ANDRADE, J.A. & MIRANDA FILHO, J.B. Estimativas de parâmetros genéticos para os caracteres do pendão na população ESALQ-PB1 de milho. **Relatório Científico do Instituto de Genética**, Piracicaba, **13**:15-21, 1979.
- BAKER, L.H. & CURNOW, R.N. Choice of population size and use of variation between replicate populations in plant breeding selection programs. **Crop Science**, Madison, **9**:555-60, 1969.
- BENSON, D.L. & HALLAUER, A.R. Inbreeding depression rates in maize populations before and after recurrent selection. **Journal of Heredity**, Washington, **85**:122-28, 1994.
- CARLONE JÚNIOR, M.R. & RUSSELL, W.A. Evaluation of S_2 maize lines reproduced for several generations by random within lines. I. Comparisons between the original and maintained S_2 lines. **Crop Science**, Madison, **28**:916-20, 1988.

CARLONE JÚNIOR, M.R. & RUSSELL, W.A. Evaluation of S_2 maize lines reproduced for several generations by random mating within lines. II. Comparison for testcross performance of original and advanced S_2 and S_8 lines. **Crop Science**, Madison, **29**: 899-904, 1989.

CASTLEBERRY, R.M. & CRUM, C.F. Genetic yield improvement of U.S. maize cultivars under varying fertility and climatic environments. **Crop Science**, Madison, **24**:33-36, 1984.

CHOO, T.M. & KANNENBERG, L.W. Changes in gene frequency during mass, modified ears-to-row, and S_1 selection: a simulation study. **Crop Science**, Madison, **19**:503-09, 1979a.

CHOO, T.M. & KANNENBERG, L.W. Relative efficiencies of population improvement methods in corn: a simulation study. **Crop Science**, Madison, **19**:179-85, 1979b.

COMSTOCK, R.E. & ROBINSON, H.F. The component of genetic variance in population of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. **Biometrics**, Washington, **4**:254-66, 1948.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F.; HARVEY, P.H. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. **Agronomy Journal**, Madison, **41**: 360-67, 1949.

- COMSTOCK R.E. Selection procedures in corn improvement. In: ANNUAL CORN SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 19., Chicago, 1964. **Proceeding**, Washington, American Seed Trade Association, 1964. p. 87-94.
- COORS, J.G. Response to four cycles of combined half sib and S_1 family selection in maize. **Crop Science**, Madison, **28**:891-96, 1988.
- CORNELIUS, P.L. & DUDLEY, J.W. Effects of inbreeding by selfing and full-sib mating in a maize population. **Crop Science**, Madison, **14**:815-19, 1974.
- CROW, J.F. & KIMURA, M. **An introduction to population genetics theory**. 1. ed. New York, Harper & Row Publishers, 1970. 591p.
- DANTAS, A.C.V.L. Cruzamento dialélico parcial circulante para avaliação de linhagens de milho (**Zea mayz L.**) e predição de híbridos. Piracicaba, 1992. 153p. (Doutorado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- DUVICK, D.N. Genetic rates of gain in hibrid maize during the past 40 years. **Maydica**, Bergamo, **22**:187-96, 1977.
- EAGLES, H.A. & HARDACRE, A.K. Inbreeding depression and other genetic effects in populations of maize containing highland tropical germplasm. **Plant Breeding**, Berlin, **110**:229-36, 1993.

EBERHART, S.A. Least squares methods for comparing progress among recurrent selection methods. **Crop Science**, **4**:230-1, 1964.

EBERHART, S.A.; DEBELA, S.; HALLAUER, A.R. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB1 maize populations and half-sib selection in BSSS. **Crop Science**, Madison, **13**:451-56, 1973.

EYHERABIDE, G.H. & HALLAUER, A.R. Reciprocal full-sib recurrent selection in maize: II. Contributions of additive, dominance and genetic drift effects. **Crop Science**, Madison, **31**:1442-48, 1991.

FALCONER, D.S. **Introduction to quantitative genetics**. 3. ed. Harlow, Longman Scientific & Technical, 1989. 438p.

FRASCAROLI, E. & LANDI, P. Physiological traist in maize as affected by recurrent selection for grain yield and by inbreeding. **Maydica**, Bergamo, **39**:141-7, 1994.

GAMA, E.E.G. & HALLAUER, A.R. Relation between inbred and hybrid traits in maize. **Crop Science**, Madison, **17**:703-06, 1977.

GAMA, E.E.G.; VIANA, R.T.; NASPOLINI FILHO, V.; MAGNAVACA, R. Efeito depressivo da endogamia em gerações avançadas de quatro tipos genéticos de híbridos de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, **20**:1293-1300, 1985.

GARDNER, C.O. & EBERHART, S.A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. **Biometrics**, Washington, **22**:439-52, 1966.

GENTER, C.F. Yields of S_1 lines from original and advanced synthetic varieties of maize. **Crop Science**, Madison, **11**:821-24, 1971.

GERALDI, I.O. & VENCOVSKY, R. Depressão por endogamia em populações de milho IN: REUNIÃO BRASILEIRA DE MILHO E SORGO, 13, Londrina, 1980. **Resumos**. Londrinas, IAPAR, 1980. p.45.

GERALDI, I.O.; MIRANDA FILHO, J.B.; VENCOVSKY, R. Estimates of parameters for tassel characters in maize (*Zea mays* L.) and breeding perspectives. **Maydica**, Bergamo, **30**:1-14, 1985.

GERALDI, I.O. & MIRANDA FILHO, J.B. Adapted models for the analysis of combining ability of varieties in partial diallel crosses. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, **11**:419-30, 1988.

GOMES, F.P. **Curso de estatística experimental**. 13. ed. São Paulo, Livraria Nobel S.A., 1990. 403p.

GOOD, R.L. & HALLAUER, A.R. Inbreeding depression in maize by selfing and full-sibbing. **Crop Science**, Madison, **17**:935-40, 1977.

- GRIFFING, J.B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel systems. **Australian Journal of Biological Science**, Melbourne, **9**:463-93, 1956.
- HALLAUER, A.R. & SEARS, J.H. Changes in quantitative traits associated with imbreeding in a synthetic variety of maize. **Crop Science**, **13**:327-30, 1973.
- HALLAUER, A.R. & MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2. ed. Ames, Iowa States University Press, 1988. 468p.
- HALLAUER, A.R. Methods used in developing maize inbreds. **Maydica**, Bergamo, **35**:01-16, 1990.
- HARTL, D.L. & CLARK, A.G. **Principles of population genetics**. 2. ed. Massachusetts, SINAUER ASSOCIATES INC., 1989. 670p.
- HAYMAN, B.I. The analysis of variance of diallel tables **Biometrics**, New Haven, **10**:235-44, 1954a.
- HAYMAN, B.I. The theory and analysis of diallel crosses. **Genetics**, Princenton, **39**:784-809, 1954b.
- HELMS, T.C.; HALLAUER, A.R.; SMITH, O.S. Genetic drift selection evaluated from recurrent selection programs in maize. **Crop Science**, Madison, **29**:602-07, 1989.

HORNER, E.S.; LUNDY, H.W.; LUTRICK, M.C.; CHAPMAN, W.H.
Comparison of three methods of recurrent selection in maize. **Crop Science**, Madison, **13**:485-89, 1973.

HULL, F.G. Recurrent selection and specific combining in corn. **Journal of American Society of Agronomy**, Washington, **37**: 134-45, 1945.

HULL, F.H. Recurrent selection and overdominance. IN: GOWEN, J.W. **HETEROSE**. Iowa State College Press, Ames, Iowa, 1952. Cap. 28 p. 451-73.

JENKINS, M.T. Correlation studies with inbred and crossbred strains of maize. **Journal of Agricultural Research**, Washington, **39**:667-721, 1929.

JENKINS, M.T. & BRUNSON, A.M. Methods of testing inbred lines of maize in crossbred combinations. **Journal of American Society of Agronomy**, Washington, **24**:523-30, 1932.

JENKINS, M.T. Segregation of genes affecting yield of grain in maize. **Journal of American Society of Agronomy**, Washington, **32**:55-63, 1940.

JOHNSON, I.J. & HAYES, H.K. The combining ability of inbred lines of golden bantam sweet corn. **Journal of American Society of Agronomy**, Washington, **28**:246-52, 1936.

- JONES, D.F. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. **Bulletin Connecticut Agricultural Experiment Station**, New Haven, **207:5-100**, 1918.
- JORGENSEN, L. & BREWBAKER, H.E. A comparison of selfed lines of corn and first generation crosses between them. **Journal of American Society of Agronomy**, Washington, **19:819-30**, 1927.
- KEMPTHORNE, O. & CURNOW, R.N. The partial diallel crosses. **Biometrics**, **17:229-50**, 1961.
- KINMAN, M.L. Composite sibbing versus selfing in development of corn inbred lines. **Agronomy Journal**, Madison, **44:209-41**, 1952.
- KOJIMA, K.I. Effects of dominance and size of population on response to mass selection. **Genetic Research**, Cambridge, **2:177-88**, 1961.
- LAMKEY, K.R. & HALLAUER, A.R. Performance of high x high, high x low, and low x low crosses of lines from the BSSS maize synthetic. **Crop Science**, Madison, **26:114-18**, 1986.
- LAMKEY, K.R. & SMITH, O.S. Performance and inbreeding depression of populations representing seven eras of maize breeding. **Crop Science**, Madison, **27:695-99**, 1987.

- LANDI, P. & FRASCAROLI, E. Responses to four cycles of full-sib family recurrent selection in an F_2 maize population. **Maydica**, Bergamo, **38**:31-37, 1993.
- LI, C.C. **Population genetics**. 2 ed., U.S.A., The Boxwood Press, 1976. 613p.
- LIMA NETO, F.P. Tamanhos de amostras para a estimação de parâmetros genéticos em milho (**Zea mays L.**). Piracicaba, 1995. 81p. (Mestrado-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/USP).
- LIMA, M. Seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos na população de milho (**Zea mays L.**) ESALQ-VD2. Piracicaba, 1977. 71p. (Mestrado-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/USP).
- LIMA, M.; MIRANDA FILHO, J.B.; GALLO, P.B. Inbreeding depression in brazilian populations of maize (**Zea mays L.**). **Maydica**, Bergamo, **29**:203-15, 1984.
- LOEFFEL, F.A. Development and utilization of parental lines. In: ANNUAL CORN SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 26., Chicago, 1971. **Proceeding**, Washington, American Seed Trade Association, 1971. p.209-17.
- MACAULAY, T.B. The improvement of corn by selection and plot inbreeding. **The Journal of Heredity**, Washington, **19**:57-72, 1928.

- MAMEDE, F.B.F. Estimação de parâmetros genéticos e fenotípicos em duas populações de milho (*Zea mays* L.) opaco. Piracicaba, 1991. 183p. (Doutorado-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/USP).
- MARQUES, J.R.B. Seleção recorrente com endogamia em duas populações de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1988. 145p. (Mestrado-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/USP).
- MARQUEZ-SANCHEZ, F. & HALLAUER, A.R. Influence of sample size on the estimation of genetic variances in a synthetic variety of maize. I. Grain yield. *Crop Science*, Madison, **10**:357-61, 1970.
- MATZINGUER, D.F. Comparison of three types of testers for the evaluation of inbred lines of corn. *Agronomy Journal*, Madison, **45**:493-95, 1953.
- MEGHJI, M.R.; DUDLEY, J.W.; LAMBERT, R.J.; SPRAGUE, G.F. Inbreeding depression, inbred and hybrid grain yields, and other traits of maize genotypes representing three eras. *Crop Science*, Madison, **24**:545-49, 1984.
- MIRANDA FILHO, J.B. Cruzamentos dialélicos e síntese de compostos de milho (*Zea mays* L.) com ênfase na produtividade e no porte da planta. Piracicaba, 1974. 115p. (Doutorado-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/USP).

MIRANDA FILHO, J.B. Obtenção de linhagens endogâmicas em dois compostos de milho. **Relatório Científico do Departamento e Instituto de Genética**, Piracicaba, **13**:172-9, 1979.

MIRANDA, L.T.; MIRANDA, L.C.E.; POMMER, C.V.; SAWAZAKY, E. Estimativas de parâmetros genéticos na população de milho IAC-1 Opaco2. **Bragantia**, Campinas, **36**:197-205, 1977.

MOLL, R.H. & SMITH, O.S. Genetic variances and selected responses in an advanced generation of a hibryd of widely divergent populations of maize. **Crop Science**, Madison, **21**:387-91, 1981.

MOLL, R.H. Sixteen cycles of recurrent full-sib family selection for grain weight in two maize populations. **Crop Science**, Madison, **31**:959-64, 1991.

MULAMBA, N.N.; HALLAUER, A.R.; SMITH, O.S. Recurrent selection for grain yield in a maize population. **Crop Science**, Madison, **23**:536-40, 1983.

NASS, L.L. Variabilidade genética de populações semiexóticas de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1992. 136p. (Doutorado-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

NASS, L.L. & MIRANDA FILHO, J.B. Inbreeding depression rates of semiexotic maize (*Zea mays* L.) populations. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, **18**:585-92, 1995.

NILSSON-LEISSNER, G. Relation of selfed strains of corn to F_1 crosses between them. **Journal of American Society of Agronomy**, Madison, **19**:440-54, 1927.

ODHIAMBO, M.O. & COMPTON, W.A. Five cycles of replicated S_1 vs. reciprocal full-sib index selection in maize. **Crop Science**, Madison, **29**:314-19, 1989.

PATERNIANI, E. Selection among and within half-sib families in brazilian population of maize (*Zea mays* L.). **Crop Science**, Madison, **7**:212-16, 1967.

PATERNIANI, E. Heterosis in intervarietal crosses of maize (*Zea Mays* L.) and their advanced generations. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, **3**:235-49, 1980.

PATERNIANI, E. & MIRANDA FILHO, J.B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E.; VIEIGA, G.P., ed. **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. 2. ed. Campinas, Fundação Cargill, 1987. p.217-75.

PATERNIANI, M.E.A.G.Z. Efeito da redução do tamanho de populações de milho. Piracicaba, 1995, 117p. (Doutorado-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

PENNY, L.H. & EBERHART, S.A. Twenty years of reciprocal recurrent selection synthetic varieties of maize (*Zea mays* L.). **Crop Science**, Madison, **11**:900-03, 1971.

PEREIRA, M.B. & VENCOVSKY, R. Limites de seleção recorrente. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, **23**:769-80, 1988.

RAWLINGS, J.O. & THOMPSON, D.L. Performance level as criterion for the choice of maize testers. **Crop Science**, Madison, **2**: 217-20, 1962.

REYES, M.C.A. & MOLINA, G.J. Probadores de alto y bajo rendimiento para aptitud combinatoria general de líneas autofecundadas de maíz. **Agrociencias**, Mexico, **47**:117-30, 1982.

RISSI, R. Estimação de parâmetros genéticos em duas subpopulações da variedade de milho (*Zea mays* L.) Piranão. Piracicaba, 1980. 87p. (Mestrado-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

ROBERTSON, A. The effect of inbreeding on the variation due to recessive genes. **Genetics**, Princeton, **37**:189-207, 1952.

ROBERTSON, A. A theory of limits in artificial selection. **Proceeding of Royal Society Biological Science**, London, **153**:234-9, 1960.

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

RUSSELL, W.A. Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding. In: ANNUAL CORN SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 29., Chicago, 1974. **Proceeding**, Washington, American Seed Trade Association, 1974. p.81-101.

RUSSELL, W.A. Agronomic performance of maize cultivars representing different eras of breeding. **Maydica**, Bergamo, **29**:375-90, 1984.

RUSSELL, W.A. Evaluations for plant, ear, and grain traits of maize cultivars representing seven eras of breeding. **Maydica**, Bergamo, **30**:85-96, 1985.

SAN VICENTE, F.M. & HALLAUER, A.R. Inbreeding depression rates of materials derived from two groups of maize inbred lines. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, **16**:989-1001, 1993.

SANTOS, M.X. & NASPOLINI FILHO, V. Estimativas de parâmetros genéticos em três ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos no milho (*Zea mays* L.) Dentado Composto Nordeste. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, **9**:307-19, 1986.

SAWAZAKI, E. Treze ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos para produção de grãos no milho IAC Maya. Piracicaba, 1979. 99p. (Mestrado-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

SHULL, G.H. The composition of a field of maize. **Report American Breeders Association**, Washington, **4**:296-301, 1908.

SHULL, G.H. A pure line method of corn breeding. **Report American Breeders Association**, Washington, **5**:51-59, 1909.

SHULL, G.H. Hybridization methods in corn breeding. **Magazine American Breeders**, Washington, **1**:98-107, 1910.

SILVELA, L.; RODGERS, R.; BARRERA, A.; ALEXANDER, D.E. Effect of selection intensity and population size on percent oil in maize *Zea mays* L. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, **78**:298-304, 1989.

SING, C.F.; MOLL, R.H.; HANSON, W. D. Inbreeding in two populations of *Zea mays* L. **Crop Science**, Madison, **7**:631-36, 1967.

SMITH, O.S. A model for evaluating progress from recurrent selection. **Crop Science**, Madison, **19**:224-26, 1979a.

SMITH, O.S. Application of a modified diallel analysis to evaluate recurrent selection for grain yield in maize. **Crop Science**, Madison, **19**:819-22, 1979b.

SMITH, O.S. Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCB1 and BS13 maize populations. **Crop Science**, Madison, **23**:35-40, 1983.

SMITH, O.S. Covariance between line per-se and testcross performance. **Crop Science**, Madison, **26**:540-43, 1986.

- SOUZA JÚNIOR, C.L. Manutenção de coleções de bancos de germoplasmas. Piracicaba, 1995. 28p. (Cátedra - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- SPRAGUE, G.F. & TATUM, L.A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. **Journal of American Society of Agronomy**, Washington, **34**:923-32, 1942.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics; a biometrical approach**. 2 ed. New York, McGraw-Hill Book, 1980. 625p.
- TANNER, A.H. & SMITH, O.S. Comparison of half-sib and S_1 recurrent selection in the krug yellow dent maize populations. **Crop Science**, Madison, **27**:509-13, 1987.
- TRAGESSE, S.L.; YOUNGQUIST, W.C.; SMITH, O.S.; COMPTON, W.A. Drift vs. selection effects from five recurrent selection programs in maize. **Maydica**, Bergamo, **34**:23-32, 1989.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEIGA, G.P., ed. **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. 2. ed. Campinas, Fundação Cargill, p.122-201, 1987.
- VENCOVSKY, R. & BARRIGA, P. **Génética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto, SBG, 1992. 486p.

- VERRIER, E.; COLLEAU, J.J.; FOULLEY, J.L. Effect of mass selection on the within family genetic variance in finite populations. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, **77**:142-48, 1989.
- VIANA, R.T.; GAMA, E.E.G.; NASPOLINI FILHO, V.; MÔRO, J.R.; VENCOVSKY, R. Inbreeding depression of several introduced populations of maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, **27**:151-57, 1982.
- WALEJKO, R.N. & RUSSELL, W.A. Evaluation of recurrent selection for specific combining ability in two open-pollinated maize cultivars. **Crop Science**, Madison, **17**:647-51, 1977.
- WALTERS, S.P.; RUSSELL, W.A.; LAMKEY, K.R.; WHITE, P.R. Performance and inbreeding depression between a synthetic and three improved population of maize. **Crop Science**, Madison, **31**:80-83, 1991a.
- WALTERS, S.P.; RUSSELL, W.A.; LAMKEY, K.R. Performance and genetic variance among S_1 lines and testcrosses of Iowa stiff stalk synthetic. **Crop Science**, Madison, **31**:76-80, 1991b.
- WEBEL, O.D. & LONNQUIST, J.H. An evaluation of modified ear-to-row selection in population of corn (*Zea mays* L.). **Crop Science**, Madison, **7**:651-55, 1967.
- WRIGHT, S. Isolation by distance. **Genetics**, Princeton, **28**:114-38, 1943.

WRIGHT, S. The genetical structure of populations. **Annals Eugenics**, London, **15**:323-54, 1951.

YOUNG, S.S.Y. Computer simulation of directional selection in large populations I. The programme, the additive and the dominance models. **Genetics**, Princeton, **53**:189-205, 1966.

YOUNG, S.S.Y. & SKAVARIL, R.V. Computer simulation of within family selection in finite populations. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, **48**:45-51, 1976.

ZAMBEZI, B.T.; HORNER, E.S.; MARTIN, F.G. Inbred lines as testers for general combining ability in maize. **Crop Science**, Madison, **26**:908-10, 1986.

TABELAS

Tabela 1 - Quadrados médios residuais por local e quocientes dos quadrados médios residuais entre locais para sete caracteres de milho avaliados em 29 subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.

Caracteres	Local	G.L.	Quadrados médios	QM _{maior} / QM _{menor}
AP	L1	58	0,009962	1,71
(m/pl) ²	L2	58	0,017066	
AE	L1	58	0,006356	1,38
(m/pl) ²	L2	58	0,008792	
NRP	L1	58	3,212689	1,16
(ram/pl) ²	L2	58	3,731387	
NEP	L1	58	0,031737	1,23
(esp/pl) ²	L2	58	0,039109	
REN	L1	58	0,479844	1,35
(t/ha) ²	L2	58	0,355062	
CE	L1	58	0,001014	1,55
(m/esp) ²	L2	58	0,001572	
PE	L1	58	0,000928	1,07
(m/esp) ²	L2	58	0,000866	

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 2 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para sete caracteres de milho avaliados em 29 subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	G.L.	Caracteres							
		AP (m/pl) ²	AE (m/pl) ²	NRP (ram/pl) ²	NEP (esp/pl) ²	REN L1 (t/ha) ²	REN L2 (t/ha) ²	CE (m/esp) ²	PE (m/esp) ²
Locais (L)	1	0,063845*	0,094760*	112,0222*	0,509140			0,009975*	0,000852*
Blocos/L	4	0,053759	0,027109	18,0388	0,026946	0,820663	1,530376	0,002412	0,073910
Tratam. (T)	29	0,071072*	0,037014*	21,54525*	0,086792*	1,942224*	1,162650*	0,006657*	0,004102*
Amostras (A)	28	0,067628*	0,035447*	20,08870*	0,089246*	1,924301*	1,173452*	0,006750*	0,004149*
A vs p. p. ^{1/}	1	0,167506*	0,080900*	62,32876*	0,018088	2,547014*	0,686325	0,004053	0,002809
T*L	29	0,015832	0,009211	4,909578	0,031413			0,001641	0,000825
Erro	116	0,013514	0,007564	3,472038	0,035423	0,479844	0,355062	0,001294	0,000897
C. V.(%)		7,08	10,22	13,94	15,60	15,64	19,45	5,69	4,61
R ²		64,09	63,76	70,25	49,61	76,81	74,29	63,43	67,90

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F.

^{1/} população parental.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 3 - Médias para sete caracteres de milho obtidas em 29 subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.

Subpopulações	Caracteres							
	AP (m/pl)	AE (m/pl)	NRP (ram/pl)	NEP (esp/pl)	REN L1 (t/ha)	REN L2 (t/ha)	CE (m/esp)	PE (m/esp)
01	1,561	0,731	12,065	1,027	4,833	3,026	0,128	0,138
02	1,468	0,778	13,100	1,172	4,304	2,509	0,130	0,128
03	1,691	0,901	16,133	1,158	5,651	4,650	0,134	0,140
05	1,716	0,955	12,933	1,247	3,964	3,571	0,129	0,125
06	1,605	0,830	11,566	1,021	3,804	2,597	0,122	0,123
07	1,500	0,746	11,066	1,031	4,164	2,518	0,126	0,130
08	1,475	0,723	12,666	1,336	4,477	2,778	0,125	0,132
09	1,550	0,843	12,700	1,157	3,354	3,339	0,124	0,128
10	1,685	0,921	12,330	1,096	6,107	3,592	0,141	0,137
11	1,633	0,838	11,866	1,121	4,302	2,918	0,130	0,126
12	1,498	0,735	13,766	1,179	3,723	2,895	0,125	0,125
13	1,825	0,998	13,600	1,276	5,257	3,813	0,145	0,131
14	1,715	0,898	14,666	1,336	4,524	2,362	0,117	0,128
15	1,720	0,910	13,000	1,450	4,686	2,462	0,118	0,124
16	1,625	0,843	12,666	1,078	3,605	2,846	0,114	0,132
17	1,646	0,851	15,966	1,463	4,439	2,866	0,127	0,123
18	1,640	0,876	13,600	1,146	3,581	2,704	0,128	0,121
19	1,658	0,871	14,333	1,166	4,178	3,153	0,127	0,130
20	1,485	0,753	10,500	1,044	4,154	2,222	0,119	0,132
21	1,711	0,810	13,066	1,334	5,672	4,474	0,123	0,138
22	1,598	0,816	13,733	1,219	4,979	3,316	0,127	0,128
23	1,650	0,800	09,766	1,152	3,217	2,678	0,121	0,125
24	1,738	0,966	13,500	1,407	5,023	3,609	0,132	0,131
25	1,686	0,816	16,266	1,215	3,601	2,891	0,120	0,125
26	1,623	0,855	17,933	1,148	4,606	2,704	0,123	0,135
27	1,696	0,913	12,133	1,145	6,129	3,198	0,126	0,132
28	1,761	0,926	15,266	1,271	4,014	3,841	0,125	0,132
29	1,831	0,916	11,000	1,223	3,743	2,940	0,121	0,127
30	1,418	0,730	13,200	1,296	3,426	1,903	0,118	0,119
P. P. ^{1/}	1,805	0,965	16,533	1,260	5,340	3,553	0,131	0,134
Media das								
Subpop.	1,635	0,847	13,255	1,204	4,397	3,047	0,126	0,129
DE (%)	-9,42	-12,22	-20,00	-4,44	-17,66	-14,32	-3,81	-3,73

^{1/} população parental.

DE: depressão endogâmica.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 4 - Desvios (%) das médias das subpopulações em relação à média da população parental para sete caracteres de milho avaliados nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.

Subpopulações	Caracteres							
	AP	AE	NRP	NEP	REN L1	REN L2	CE	PE
01	-13,51*	-24,24*	-27,02*	-18,49*	-9,49	-14,83	-2,29	2,98
02	-18,67*	-19,37*	-20,77*	-6,98	-19,40*	-29,38*	-0,76	-4,47
03	-6,31	-6,63	-2,42	-8,09	5,82	30,87*	2,29	4,47
05	-4,93	-1,04	-21,77*	-1,03	-25,77*	0,51	-1,53	-6,72*
06	-11,08*	-13,99*	-30,04*	-18,96*	-28,76*	-26,91*	-6,87*	-8,20*
07	-16,89*	-22,69*	-33,06*	-18,17*	-22,02*	-29,13*	-3,81	-2,98
08	-18,28*	-25,07*	-23,39*	6,03	-16,16*	-21,81*	-4,58	-1,49
09	-14,13*	-12,64*	-23,18*	-8,17	-37,19*	-6,02	-5,34	-4,47
10	-6,65	-4,56	-25,42*	-13,01	14,36	1,09	7,63*	2,23
11	-9,53*	-13,16*	-28,23*	-11,03	-19,43*	-17,87	-0,76	-5,97*
12	-17,00*	-23,83*	-16,73*	-6,43	-30,28*	-18,52	-4,58	-6,71*
13	1,10	3,42	-17,74*	1,27	-1,55	7,31	10,68*	-2,23
14	-4,98	-6,94	-11,29	6,03	-15,28*	-33,52*	-10,69*	-4,47
15	-4,71	-5,70	-21,37*	15,08	-12,25	-30,71*	-9,92*	-7,46*
16	-9,97*	-12,64*	-23,39*	-14,44	-32,49*	-19,90*	-12,97*	-1,49
17	-8,81*	-11,81*	-3,43	16,11	-16,87*	-19,33	-3,05	-8,21*
18	-9,14*	-9,22	-17,74*	-9,05	-32,94*	-23,89*	-2,28	-9,70*
19	-8,14*	-9,74	-13,31*	-7,46	-21,76*	-11,26	-3,05	-2,98
20	-17,73*	-21,97*	-36,49*	-17,14	-22,21*	-37,46*	-9,16*	-1,49
21	-5,20	-16,06*	-20,97*	5,87	6,21	25,90*	-6,10	2,98
22	-11,47*	-15,44*	-16,94*	-3,25	-6,76	-6,67	-3,05	-4,48
23	-8,59*	-17,09*	-40,93*	-8,57	-39,75*	-24,63*	-7,63*	-6,72*
24	-3,71	0,10	-18,35*	11,67	-5,94	1,57	0,76	-2,23
25	-6,59	-15,44*	-1,61	-3,57	-32,57*	-18,63	-8,39*	-6,71*
26	-10,08*	-11,39*	8,47	-8,88	-13,74	-23,90*	-6,10*	0,74
27	-6,03	-5,38	-26,61*	-9,12	14,78	-9,99	-3,81	-1,49
28	-2,43	-4,04	-7,66	0,87	-24,83*	8,108	-4,58	-1,49
29	1,44	-5,07	-33,47*	-2,94	-29,91*	-17,25	-7,63*	-5,22
30	-21,44*	-24,35*	-20,16*	2,86	-35,84*	-46,44*	-9,92*	-11,19*
P. P. ^{1/}	00,000	00,000	00,000	00,000	00,000	00,000	00,000	00,000

* Estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste t.

^{1/} população parental.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 5 - Quadrados médios residuais por local e quocientes dos quadrados médios residuais entre locais para sete caracteres de milho avaliados nas progênies dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ(L1) e Anhembi(L2). Piracicaba, SP, 1995.

Caracteres	Local 1	Local 2	QM _{maior} / QM _{menor}
AP (m/pl) ²	0,01601	0,01581	1,01
AE (m/pl) ²	0,01077	0,00897	1,20
NRP (ram/pl) ²	7,29947	6,69558	1,09
NEP (esp/pl) ²	0,03470	0,02291	1,51
REN (t/ha) ²	0,77125	0,58590	1,31
CE (m/esp) ²	0,00007	0,00006	1,17
PE (m/esp) ²	0,00003	0,00003	1,00

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga

Tabela 6 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para sete caracteres de milho avaliados nas progênes dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba,SP, 1995.

Caracteres	Fontes de Variação				
	Locais(L)	Tratamentos(T)	L*T	Erro médio	R ²
AP (m/pl) ²	0,07929 *	0,01740 *	0,00630	0,006036	0,7429
AE (m/pl) ²	0,4092 *	0,00780 *	0,00410	0,003749	0,7162
NRP (ram/pl) ²	9,9700 *	8,60940 *	2,53480	2,6567	0,6024
NEP (esp/pl) ²	1,5492 *	0,02200 *	0,01320	0,01093	0,5068
REN (t/ha) ²	93,3500 *	1,13890 *	0,34720 *	0,2588	0,8123
CE (m/esp) ²	0,0009 *	0,00020 *	0,00003	0,00002	0,6708
PE (m/esp) ²	0,0075 *	0,00006 *	0,00001	0,00001	0,7563
GL	1	179	179	840	

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo do teste F.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 7 - Quadrados médios para capacidade geral e específica de combinação estimados nas progênes dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.

Caracteres	Fontes de Variação			
	C.G.C. de Testadores	C.G.C. de Subpopulações	C.E.C.	Erro médio
AP (m/pl) ²	0,2557 *	0,0308 *	0,00650	0,006036
AE (m/pl) ²	0,0674 *	0,0135 *	0,00470 *	0,003749
NRP (ram/pl) ²	119,9224 *	13,9071 *	3,71150 *	2,6567
NEP (esp/pl) ²	0,3162 *	0,0313 *	0,01000	0,01093
REN1 (t/ha) ²	20,9411 *	0,8262 *	0,29040	0,2928 ^{1/}
REN2 (t/ha) ²	8,0040 *	0,6447 *	0,25200	0,2224 ^{1/}
CE (m/esp) ²	0,0057 *	0,0001 *	0,00002	0,00002
PE (m/esp) ²	0,0012 *	0,0006 *	0,00001	0,00001
G.L.	5	29	145	840

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F.

^{1/} provenientes da análise individual com 420 graus de liberdades.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 8 - Médias para sete caracteres de milho estimadas nas progênies dos cruzamentos das 29 subpopulações e da população parental com seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.

Subpopulações	Caracteres							
	AP (m/pl)	AE (m/pl)	NRP (ram/pl)	NEP (esp/pl)	REN1 (t/ha)	REN2 (t/ha)	CE (m/esp)	PE (m/esp)
01	1,829	0,924	16,183	1,166	6,718	5,077	0,150	0,145
02	1,743	0,905	16,794	1,142	5,544	4,409	0,146	0,139
03	1,806	0,932	17,211	1,168	6,249	5,407	0,149	0,148
05	1,795	0,937	16,816	1,195	5,350	4,604	0,147	0,143
06	1,909	1,021	16,328	1,290	6,409	5,130	0,151	0,141
07	1,811	0,944	15,816	1,175	6,034	4,941	0,148	0,144
08	1,817	0,942	15,911	1,137	5,719	4,860	0,149	0,144
09	1,819	0,953	17,300	1,180	5,992	4,894	0,147	0,146
10	1,776	0,954	16,222	1,182	5,446	4,712	0,148	0,142
11	1,856	1,005	15,839	1,192	6,552	5,421	0,154	0,145
12	1,862	0,994	15,205	1,148	5,974	5,499	0,153	0,143
13	1,757	0,913	16,961	1,201	5,480	4,971	0,149	0,141
14	1,907	1,017	17,222	1,226	5,745	4,895	0,155	0,140
15	1,850	1,002	17,794	1,331	6,267	4,251	0,140	0,141
16	1,825	0,963	16,172	1,317	5,952	4,827	0,145	0,139
17	1,814	0,944	16,216	1,127	5,497	4,506	0,144	0,144
18	1,825	0,957	18,578	1,194	5,787	4,828	0,150	0,140
19	1,830	0,976	17,305	1,117	5,449	4,604	0,150	0,141
20	1,797	0,948	17,783	1,228	5,759	4,671	0,149	0,142
21	1,770	0,951	15,822	1,209	5,965	5,045	0,147	0,144
22	1,916	0,992	16,650	1,229	6,341	5,600	0,148	0,147
23	1,776	0,932	16,683	1,151	5,912	5,135	0,150	0,140
24	1,814	0,925	14,061	1,154	5,999	5,130	0,150	0,143
25	1,843	0,974	17,000	1,233	5,958	4,789	0,149	0,141
26	1,920	0,999	17,377	1,218	5,925	4,840	0,147	0,142
27	1,823	0,953	19,283	1,185	5,850	4,845	0,141	0,145
28	1,864	0,982	15,650	1,168	5,999	4,990	0,150	0,143
29	1,929	1,024	18,667	1,186	5,716	4,416	0,148	0,143
30	1,874	0,987	16,050	1,229	6,428	4,831	0,150	0,143
p.p.	1,758	0,920	16,000	1,165	5,161	4,494	0,146	0,137

p.p: população parental.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 9 - Estimativas de capacidade geral de combinação para as 29 subpopulações e a população parental obtidas para sete caracteres de milho através de seis testadores nos locais de Piracicaba-ESALQ (L1) e Anhembi (L2). Piracicaba, SP, 1995.

Subpopulações	Caracteres							
	AP (m/pl)	AE (m/pl)	NRP (ram/pl)	NEP (esp/pl)	REN1 (t/ha)	REN2 (t/ha)	CE (m/esp)	PE (m/esp)
01	-0,001	-0,038	-0,513	-0,029	0,812 *	0,190	0,001	0,003
02	-0,088 *	-0,057 *	0,098	-0,053	-0,362	-0,479 *	-0,002	-0,003
03	-0,025	-0,031	0,514	-0,027	0,343	0,519 *	0,000	0,005 *
P. P. ^{1/}	-0,035	-0,025	0,120	0,000	-0,556 *	-0,284	-0,001	0,000
05	0,078 *	0,059 *	-0,369	0,095 *	0,503 *	0,243	0,002	-0,001
06	-0,019	-0,018	-0,880	-0,020	0,128	0,054	-0,001	0,001
07	-0,014	-0,020	-0,786	-0,058	-0,187	-0,027	0,000	0,002
08	-0,011	-0,009	0,603	-0,015	0,086	0,006	-0,001	0,003 *
09	-0,055	-0,008	-0,475	-0,013	-0,460 *	-0,175	-0,001	-0,001
10	0,025	0,043	-0,858	-0,003	0,646 *	0,534 *	0,005 *	0,002
11	0,031	0,032	-1,491 *	-0,047	0,068	0,612 *	0,005 *	0,001
12	-0,074 *	-0,049 *	0,264	0,006	-0,425	0,084	0,000	-0,002
13	0,076 *	0,054 *	0,525	0,031	-0,161	0,008	0,007 *	-0,002
14	0,020	0,040	1,098	0,136 *	0,362	-0,636 *	-0,008 *	-0,001
15	-0,006	0,001	-0,525	0,122 *	0,046	-0,060	-0,003	-0,004 *
16	-0,016	-0,018	-0,480	-0,067	-0,408	-0,381 *	-0,004 *	0,001
17	-0,005	-0,006	1,881 *	-0,000	-0,119	-0,060	0,001	-0,002
18	-0,000	0,013	0,609	-0,078	-0,457 *	-0,283	0,002	-0,002
19	-0,034	-0,015	1,087	0,033	-0,147	-0,216	0,001	0,000
20	-0,061	-0,011	-0,875	0,014	0,059	0,158	-0,001	0,001
21	0,086 *	0,030	-0,047	0,034	0,435 *	0,713 *	-0,001	0,004 *
22	-0,054	-0,030	-0,014	-0,044	0,006	0,247	0,002	-0,002
23	-0,016	-0,038	-2,636 *	-0,041	0,093	0,242	0,002	0,000
24	0,012	0,011	0,303	0,038	0,052	-0,098	0,000	-0,001
25	0,089 *	0,036	0,681	0,023	0,019	-0,048	-0,002	-0,001
26	-0,007	-0,009	2,587 *	-0,010	-0,056	-0,042	-0,007 *	0,003 *
27	0,033	0,020	-1,047	-0,026	0,093	0,102 *	0,001	0,000
28	0,098 *	0,061 *	1,970 *	-0,009	-0,190	-0,471	0,000	0,001
29	0,043	0,025	-0,647	0,035	0,523	-0,056	0,001	0,001
30	-0,072 *	-0,042	-0,697	-0,030	-0,745 *	-0,394 *	-0,002	-0,005 *

^{1/} população parental.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo do teste t.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas;CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 10 - Estimativas de capacidade geral de combinação (C.G.C.), médias em cruzamentos (C.C.) e médias “per se” (S.C.) para seis testadores obtidas para sete caracteres de milho nos locais de Piracicaba-ESALQ(L1) e Anhembi(L2). Piracicaba, SP, 1995.

Testadores	Caracteres							
	AP	AE	NRP	NEP	REN1	REN2	CE	PE
	(m/pl)	(m/pl)	(ram/pl)	(esp/pl)	(t/ha)	(t/ha)	(m/esp)	(m/esp)
C.G.C.								
TE1	0,088	0,048	-0,378	0,134	1,097	0,415	-0,002	0,004
TE2	0,031	-0,009	1,995	-0,021	-0,295	0,379	0,002	-0,001
TE3	-0,031	-0,013	0,619	-0,043	0,271	0,005	-0,002	0,001
TE4	0,040	0,027	0,332	-0,002	0,309	-0,165	0,018	-0,004
TE5	-0,035	-0,004	-0,265	0,009	0,043	0,312	-0,004	0,006
TE6	-0,049	-0,048	-2,303	-0,078	-1,424	-0,945	-0,012	-0,006
Médias								
TE1	CC	1,919	1,010	16,319	1,328	7,003	5,302	0,146
	SC	1,898	0,996	13,822	1,356	6,111	4,424	0,137
TE2	CC	1,861	0,952	18,692	1,174	5,611	5,266	0,150
	SC	1,816	0,946	17,233	1,235	4,511	3,907	0,147
TE3	CC	1,799	0,949	17,315	1,152	6,176	4,892	0,146
	SC	1,618	0,839	18,600	1,127	4,689	3,534	0,145
TE4	CC	1,870	0,989	17,028	1,192	6,214	4,722	0,165
	SC	1,734	0,863	14,305	1,147	3,377	2,393	0,144
TE5	CC	1,795	0,957	16,432	1,203	5,949	5,199	0,144
	SC	1,637	0,872	15,116	1,148	4,101	3,456	0,134
TE6	CC	1,736	0,914	14,393	1,117	4,482	3,942	0,135
	SC	1,732	0,930	15,622	1,154	4,516	3,946	0,137

TE1:BR-106 ; TE2: Pichilingue - 7928; TE3: Poza Rica - 8024; TE4: Suwan S₈; TE5: AG-Ituiutaba; TE6: População parental.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 11 - Quadrados médios residuais por local e quocientes dos quadrados médios residuais entre locais para sete caracteres de milho avaliados em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ(L1) e Anhembi(L2). Piracicaba, SP, 1995.

Subpopulações	Local	Caracteres						
		AP (m/pl) ²	AE (m/pl) ²	NRP (ram/pl) ²	NEP (esp/pl) ²	REN (t/ha) ²	CE (m/esp) ²	PE (m/esp) ²
02	L1	0,013732	0,009489	3,061028	0,037985	0,380933	0,000065	0,000029
	L2	0,016256 1,18*	0,007078 1,34	5,231078 1,70	0,027602 1,37	0,412710 1,08	0,000060 1,08	0,000025 1,16
07	L1	0,010379	0,008928	2,008162	0,024054	0,191242	0,000047	0,000034
	L2	0,020685 1,99	0,010822 1,21	4,331872 2,15	0,010057 2,39	0,410662 2,14	0,000043 1,09	0,000026 1,30
12	L1	0,014224	0,008255	3,829885	0,024997	0,153400	0,000040	0,000019
	L2	0,013886 1,02	0,009747 1,18	7,079908 1,84	0,033400 1,33	0,492686 3,21	0,000038 1,02	0,000024 1,26
20	L1	0,009879	0,007389	2,506223	0,036350	0,330224	0,000053	0,000027
	L2	0,009516 1,03	0,008476 1,41	3,008197 1,20	0,023874 1,52	0,364301 1,10	0,000043 1,23	0,000026 1,03
26	L1	0,019292	0,011646	6,504150	0,033462	0,272877	0,000048	0,000045
	L2	0,014877 1,30	0,011048 1,05	5,979923 1,08	0,024225 1,38	0,261562 1,04	0,000039 1,23	0,000041 1,09
P.P.	L1	0,015110	0,012921	4,794933	0,031111	0,491636	0,000052	0,000033
	L2	0,023399 1,54	0,013757 1,06	5,607903 1,17	0,027131 1,15	0,674683 1,37	0,000061 1,17	0,000031 1,06

* Quadrado médio maior/Quadrado médio menor

P.P. : população parental

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga

Tabela 12 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter altura da planta (m/pl) avaliado nas progênies de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	Subpopulações					População parental	Teste de χ^2 1/
	02	07	12	20	26		
Locais (L)	2,5514 * (1)	6,1502 * (1)	3,7324 * (1)	3,9288 * (1)	1,3130 * (1)	3,9976 * (1)	
Blocos/L	2,7336 * (4)	0,2813 * (4)	0,0527 * (4)	0,1864 * (4)	0,0857 * (4)	0,1665 * (4)	
Tratamentos (T)	0,0324 * (56)	0,0409 * (44)	0,0452 * (29)	0,0226 * (61)	0,0392 * (41)	0,0468 * (68)	9,56
L*T	0,0231 * (56)	0,0137 (44)	0,0190 (29)	0,0149 * (61)	0,0244 (41)	0,0268 * (68)	
Erro	0,0149 (224)	0,0155 (176)	0,0140 (116)	0,0097 (244)	0,0170 (164)	0,0192 (272)	
R^2	0,7191	0,7798	0,7808	0,7458	0,6035	0,6488	
C.V. (%)	8,71	9,13	9,12	7,64	9,25	8,74	

valores entre parentese correspondem aos graus de liberdade dos quadrados médios respectivos.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F ou Qui-quadrado.

1/ teste para homogeneidade de variâncias.

Tabela 13 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter altura da espiga (m/pl) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	Subpopulações						Teste de χ^2 ^{1/}
	02	07	12	20	26	População parental	
Locais(L)	1,4987 *	3,9530 *	2,3210 *	2,1712 *	1,0921 *	3,0547 *	
	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	
Blocos/L	0,4340 *	0,1465 *	0,0160	0,0549 *	0,0338 *	0,0799 *	
	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	
Tratamentos(T)	0,0175 *	0,0267 *	0,0193 *	0,0156 *	0,0264 *	0,0263 *	7,56
	(56)	(44)	(29)	(61)	(41)	(68)	
L*T	0,0111	0,0132	0,0116	0,0088	0,0105	0,0219 *	
	(56)	(44)	(29)	(61)	(41)	(68)	
Erro	0,0082	0,0098	0,0090	0,0079	0,0113	0,0133	
	(224)	(176)	(116)	(244)	(164)	(272)	
R ²	0,7230	0,7837	0,7589	0,6672	0,5962	0,6471	
C.V. (%)	13,02	15,19	16,22	14,57	15,90	14,08	

valores entre parentese correspondem aos graus de liberdade dos quadrados médios respectivos.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F ou Qui-quadrado.

1/ teste para homogeneidade de variâncias.

Tabela 14 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter número de ramificações do pendão (ram/pl) avaliado nas progênies de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	Subpopulações						Teste de χ^2 ^{1/}
	02	07	12	20	26	População parental	
Locais (L)	144,1052 * (1)	340,9317 * (1)	689,1380 * (1)	51,1935 * (1)	144,1434 * (1)	146,4116 * (1)	
Blocos/L	91,1143 * (4)	12,3392 * (4)	10,7813 (4)	21,3931 * (4)	10,5831 (4)	30,3635 * (4)	
Tratamentos (T)	14,7363 * (56)	8,6359 * (44)	10,4808 * (29)	8,4916 * (61)	14,8718 * (41)	11,3963 * (68)	7,65
L*T	5,0952 (56)	3,9953 (44)	5,1357 (29)	4,6822 * (61)	5,7054 (41)	5,0687 (68)	
Erro	4,1460 (224)	3,1700 (176)	5,4548 (116)	2,7548 (244)	6,2420 (164)	5,2014 (272)	
R ²	0,6354	0,6290	0,6519	0,5831	0,4941	0,4951	
C.V. (%)	15,29	16,91	17,36	15,39	16,65	16,29	

valores entre parentese correspondem aos graus de liberdade dos quadrados médios respectivos.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F ou Qui-quadrado.
1/ teste de homogeneidade de variâncias.

Tabela 15 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter número de espigas por planta (esp/pl) avaliado nas progênies de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	Subpopulações						Teste de χ^2 1/
	02	07	12	20	26	População parental	
Locais (L)	0,7389 *	0,1794 *	0,2040 *	2,2943 *	0,7026 *	0,9899 *	
	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	
Blocos/L	0,1355 *	0,0097	0,1046 *	0,0064	0,0131	0,0251	
	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	
Tratamentos (T)	0,0424	0,0266 *	0,0519 *	0,0807 *	0,0517 *	0,0391 *	18,02 *
	(56)	(44)	(29)	(61)	(41)	(68)	
L*T	0,0335	0,0197	0,0561 *	0,0311	0,0407	0,0422 *	
	(56)	(44)	(29)	(61)	(41)	(68)	
Erro	0,0327	0,0170	0,0291	0,1733	0,0288	0,0291	
	(224)	(176)	(116)	(244)	(164)	(272)	
R^2	0,4297	0,4296	0,5259	0,5551	0,4903	0,4555	
C.V. (%)	15,27	11,90	14,77	14,56	15,00	14,08	

valores entre parentese correspondem aos graus de liberdade dos respectivos quadrados médios.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F ou Qui-quadrado.

1/ teste de homogeneidade de variâncias.

Tabela 16 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter produção de espigas (t/ha) nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	Subpopulações						Teste de χ^2 ^{1/}
	02	07	12	20	26	População parental	
Locais (L)	64,6692 *	51,0972 *	44,3449 *	202,6429 *	175,9345 *	462,9417 *	
	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	
Blocos/L	6,0170 *	7,1575 *	16,2256 *	3,9570 *	0,8750 *	2,1238 *	
	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	
Tratamentos (T)	0,4591	0,6380 *	0,6430 *	0,7942 *	0,5119 *	1,4719 *	28,09 *
	(56)	(44)	(29)	(61)	(41)	(68)	
L*T	0,5140	0,4928 *	0,3331	0,4203	0,3200	0,8447 *	
	(56)	(44)	(29)	(61)	(41)	(68)	
Erro	0,3968	0,3009	0,3230	0,3472	0,2672	0,5831	
	(224)	(176)	(116)	(244)	(164)	(272)	
R ²	0,6170	0,7096	0,6786	0,7754	0,8297	0,7986	
C.V. (%)	14,24	12,22	14,18	14,11	13,54	14,24	

valores entre parentese correspondem aos graus de liberdade dos quadrados médios respectivos.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F ou Qui-quadrado.
1/ teste de homogeneidade de variâncias.

Tabela 17 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter comprimento da espiga (m/esp) avaliado nas progênes de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	Subpopulações						Teste de χ^2 ^{1/}
	02	07	12	20	26	População parental	
Locais (L)	0,000004 (1)	0,00021 * (1)	0,000003 (1)	0,00073 * (1)	0,00081 * (1)	0,0070 * (1)	
Blocos/L	0,000524 * (4)	0,00013 * (4)	0,000114 * (4)	0,0006 (4)	0,00013 * (4)	0,00002 (4)	
Tratamentos (T)	0,000136 * (56)	0,00013 * (44)	0,000137 * (29)	0,00012 * (61)	0,00011 * (41)	0,0002 * (68)	5,67
L*T	0,000057 (56)	0,00006 * (44)	0,000060 * (29)	0,00006 * (61)	0,00006 (41)	0,00008 * (68)	
Erro	0,000062 (224)	0,00004 (176)	0,000038 (116)	0,00004 (244)	0,00004 (164)	0,00005 (272)	
R^2	0,4811	0,5497	0,578772	0,52007	0,5557	0,6365	
C.V. (%)	6,11	5,30	4,85	5,60	5,45	5,55	

valores entre parentese correspondem aos graus de liberdade dos quadrados médios respectivos.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F ou Qui-quadrado.

1/ teste de homogeneidade de variâncias.

Tabela 18 - Quadrados médios, coeficientes de determinação e coeficientes de variação para o caráter perímetro da espiga (m/esp) avaliado nas progênies de meios irmãos em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Fontes de Variação	Subpopulações					População parental	Teste de χ^2 ^{1/}
	02	07	12	20	26		
Locais (L)	0,00323 * (1)	0,00191 * (1)	0,001260 * (1)	0,00274 * (1)	0,00540 * (1)	0,0098 * (1)	
Blocos/L	0,00060 * (4)	0,00022 * (4)	0,000108 * (4)	0,00014 * (4)	0,00010 * (4)	0,000004 (4)	
Tratamentos (T)	0,00006 * (56)	0,00009 * (44)	0,000069 * (29)	0,00007 * (61)	0,00009 * (41)	0,00009 * (68)	4,29
L*T	0,00003 (56)	0,00004 * (44)	0,000033 * (29)	0,00003 * (61)	0,00004 (41)	0,00003 (68)	
Erro	0,00003 (224)	0,00003 (176)	0,000021 (116)	0,00002 (244)	0,00004 (164)	0,00003 (272)	
R ²	0,6478	0,6230	0,651745	0,60807	0,6280	0,6880	
C.V. (%)	4,09	4,15	3,68	3,97	4,95	4,24	

valores entre parentese correspondem aos graus de liberdade dos quadrados médios respectivos.

* estatisticamente significativo para $p \leq 0,05$ segundo o teste F ou Qui-quadrado.

1/ teste de homogeneidade de variâncias.

Tabela 19 - Estimativas de variância genética entre famílias de meios irmãos e seus respectivos desvios padrão para sete caracteres de milho avaliados em cinco subpopulações e na população parental nos locais de Piracicaba-ESALQ e Anhembi. Piracicaba, SP, 1995.

Caracteres	Subpopulações					População parental
	02	07	12	20	26	
AP	0,002904	0,004216	0,005175	0,002142	0,003669	0,004588
(m/pl) ²	± 0,00103	± 0,001448	± 0,001937	± 0,000687	± 0,001443	± 0,001346
AE	0,001530	0,002804	0,001718	0,001274	0,002511	0,002156
(m/pl) ²	± 0,000557	± 0,000944	± 0,000840	± 0,000478	± 0,000971	± 0,000765
NRP	1,761900	0,907969	0,829745	0,954243	1,431923	1,029293
(ram/pl) ²	± 0,460686	± 0,305299	± 0,459203	± 0,255540	± 0,546616	± 0,329487
NEP	0,001582	0,001582	0,003751	0,008427	0,003796	0,001653
(esp/pl) ²	± 0,001409	± 0,000972	± 0,002286	± 0,003539	± 0,001932	± 0,001177
REN	4,037600	22,3572	23,4760	29,7040	16,2080	59,1080
(g/pl) ²	± 0,310280	± 0,45600	± 0,56210	± 0,48310	± 0,38070	± 0,84578
CE	0,000012	0,000015	0,000016	0,000013	0,000013	0,000024
(m/esp) ²	± 0,000003	± 0,000003	± 0,000006	± 0,000003	± 0,000004	± 0,000006
PE	0,000006	0,000010	0,000079	0,000008	0,000009	0,000011
(m/esp) ²	± 0,000002	± 0,000003	± 0,000003	± 0,000002	± 0,000003	± 0,000003

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.

Tabela 20 - Valores médios observados e esperados de variância genética entre famílias de meios irmãos para sete caracteres de milho estimados em cinco subpopulações e relacionados a seus respectivos valores na população parental. Piracicaba, SP, 1996.

Caracteres	População Parental	Valor Esperado*	Valor Observado**
AP (m/pl) ²	0,004588	0,003716	0,003621
AE (m/pl) ²	0,002156	0,001746	0,001961
NRP (ram/pl) ²	1,029293	0,833720	1,177100
NEP (esp/pl) ²	0,001653	0,001338	0,003827
REN (t/ha) ²	59,10800	47,87748	18,69090
CE (m/esp) ²	0,000024	0,000019	0,000014
PE (m/esp) ²	0,000011	0,0000089	0,0000082

* valor predito pela equação $\left(1 - \frac{1}{2Ne}\right)^t \sigma_{A0}^2$, onde σ_{A0}^2 é a variância aditiva da população parental.

** média das cinco subpopulações.

AP:Altura da planta; AE:Altura da espiga; NRP:Número de ramificações do pendão; NEP:Número de espigas por planta; REN:Produção de espigas; CE:Comprimento da espiga; PE:Perímetro da espiga.