VARIABILIDADE GENÉTICA EM MILHO (*Zea mays* L.) E
RELAÇÕES COM A SELEÇÃO RECORRENTE INTRA
E INTERPOPULACIONAL

CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JUNIOR

Orientador: Prof. Dr. JOSÉ BRANCO DE MIRANDA Fº

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

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Setembro, 1983

À Vanda Lucía,
Aos meus pais e irmãos,
DEDICO.

AGRADECIMENTOS

O autor deseja agradecer às seguintes pessoas e instituições que contribuíram para a realização do presente trabalho:

- Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho, pela orientação;

- Departamento e Instituto de Genética da ESALQ/USP, na pessoa de seu diretor Prof. Dr. João Lúcio de Azevedo, pelas facilidades concedidas;

- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) pelas facilidades concedidas e pelo apoio prestado à carreira científica;

- Docentes do Departamento de Genética pelos ensinamentos;

- Funcionários do Departamento de Genética, Srs.: Mariano Aguado, Paulo Razera, Antonio Miotto e Narciso Razera pelo auxílio na fase experimental.

ÍNDICE

	<u>página</u>
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Estimativas da variância genética em populações de milho	4
2.2. Seleção recorrente intra e interpopulacional em milho com progênies de meios irmãos e irmãos germanos	11
2.2.1. Seleção Recorrente Intrapopulacional .	12
2.2.2. Seleção Recorrente Interpopulacional .	16
2.3. Comparações entre processos de seleção em milho	20
2.4. Heterose em cruzamentos intervarietais de milho e sua alteração por seleção	24
3. MATERIAL E MÉTODOS	28
3.1. Material	28
3.2. Métodos	29
3.2.1. Execução experimental e análise da variância	29
3.2.2. Análise Estatístico-genética	33
3.2.3. Comparações entre processos de seleção intra e interpopulacionais no melhoramento do híbrido interpopulacional ...	43

4. RESULTADOS	50
4.1. Progresso genético esperado no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional	50
4.2. Resultados gerais dos experimentos	54
4.3. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos e progressos esperados com seleção	56
4.4. Comparações entre processos de seleção intra e interpopulacionais no melhoramento do híbrido interpopulacional	59
5. DISCUSSÃO	62
5.1. Avaliação geral das populações e do híbrido interpopulacional	62
5.2. Variabilidade genética intra e interpopulacional	66
5.3. Progressos esperados com seleção	72
5.4. Eficiência da seleção recorrente recíproca em relação à seleção intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional.	79
6. CONCLUSÕES	87
7. LITERATURA CITADA	91
TABELAS	109
APÊNDICE	145

VARIABILIDADE GENÉTICA EM MILHO (*Zea mays* L.) E RELAÇÕES
COM A SELEÇÃO RECORRENTE INTRA E INTERPOPULACIONAL

Autor: CLAUDIO LOPES DE SOUZA JR.

Orientador: Prof. Dr. JOSÉ BRANCO DE MIRANDA Fº

RESUMO

O presente trabalho refere-se a: i. avaliação do potencial genético das populações ESALQ-PB1 e BR-105 para a seleção recorrente intra e interpopulacional; e ii. estudo da eficiência relativa de alguns processos de seleção recorrente recíproca e intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional.

Utilizou-se o *Delineamento b*, proposto por MIRANDA FILHO (1982) para a estimação das variâncias e covariâncias genéticas e fenotípicas intra e interpopulacionais. Foram estimados os progressos genéticos por diversos esquemas de seleção recorrente, com referência especial ao progresso esperado na heterose via seleção recorrente recíproca e no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional simultânea em duas populações.

As estimativas das variâncias genéticas foram consideradas de valores intermediários e indicaram que a população ESALQ-PB1 possui maior variabilidade genética do que a população BR-105 para os caracteres peso de espigas e altura da espiga, ocorrendo o inverso para o caráter altura da planta. As estimativas da relação $\phi = (\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2) / (\sigma_{A_1A_2} + \sigma_{A_2A_1})$, tomada como medida do potencial genético para a expressão e melhoramento da heterose (MIRANDA FILHO, 1982), indicaram que

apenas para o caráter peso de espigas pode-se esperar alterações significativas na heterose via seleção. Os progressos esperados na heterose foram de 1,54 e 2,73 gramas por planta (equivalentes a 1,25 e 2,21% em relação ao híbrido interpopulacional), via seleção recorrente recíproca com famílias de meios-irmãos obtidas de plantas prolíficas e com famílias de irmãos germanos, respectivamente. Os progressos esperados na heterose para altura da planta e da espiga foram negligenciáveis. Os progressos na produção de grãos, via seleção intra e interpopulacionais, podem ser substanciais utilizando-se uma elevada intensidade de seleção.

As produtividades das populações parentais, ESALQ-PB1 e BR-105, foram consideradas altas, sendo 84,82% e 81,08% da produtividade da testemunha (híbrido duplo CARGILL-511), respectivamente. O híbrido interpopulacional (ESALQ-PB1 x BR-105) apresentou produtividade de 88,82% em relação à testemunha, prevendo-se uma equivalência após dois ciclos de seleção interpopulacional. Assim, considera-se que as populações parentais apresentam um alto potencial de melhoramento, particularmente para a seleção recíproca. Do mesmo modo, apresentam-se com um alto potencial para a obtenção de híbridos, com possibilidades de suplantarem significativamente a produtividade do híbrido CARGILL-511.

No que diz respeito à eficiência relativa entre processos de seleção recorrente recíproca e intrapopulacional, envolvendo famílias de meios-irmãos e de irmãos germanos, no melhoramento do híbrido interpopulacional, observou-se que: 1. Quando há possibilidade de plantio de inverno (mínimo número de anos por ciclo) a opção mais indicada é a seleção recorrente recíproca; dentre os métodos avaliados a seleção recorrente recíproca com famílias de meios irmãos

obtidas de plantas prolíficas seria a mais recomendada. 2. Quando os métodos são conduzidos da maneira normal, a opção mais indicada é a seleção intrapopulacional simultânea em duas populações; dentre os métodos avaliados, a seleção entre famílias de irmãos germanos seria a mais recomendada.

GENETIC VARIABILITY IN MAIZE (*Zea mays* L.) AND RELATIONSHIP WITH INTRA AND INTERPOPULATION RECURRENT SELECTION

Author: CLAUDIO LOPES DE SOUZA JR.

Adviser: JOSÉ BRANCO DE MIRANDA Fº

SUMMARY

The present work refers to: i. evaluation of the genetic potential of the populations ESALQ-PB1 and BR-105, for intra and interpopulation recurrent selection; ii. studies on the relative effectiveness between some intra and interpopulation recurrent selection procedures for the improvement of the interpopulation hybrid.

The *Design b* as proposed by MIRANDA FILHO (1982) was used for estimating genetic and phenotypic variances and covariances at intra and interpopulation levels. The expected gains were estimated for several recurrent selection schemes, with special reference to the expected gain on heterosis via reciprocal recurrent selection and on the interpopulation hybrid via intrapopulation selection simultaneously in two populations.

The estimates of genetic variances were considered intermediate in magnitude and indicated the population ESALQ-PB1 as exhibiting higher variability than the population BR-105 for ear weight and ear height, and vice-versa for plant height. The estimates of the ratio $\phi = (\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2) / (\sigma_{A_1A_2} + \sigma_{A_2A_1})$, taken as a measure of the genetic potential of populations for heterosis expression and improvement (MIRANDA FILHO, 1982) indicated that only for ear

weight, significant changes on heterosis are expected via selection. The expected gain on heterosis were 1.54 and 2.73 grams per plant (1.25 and 2.21% in relation to the interpopulation hybrid), through reciprocal recurrent selection with half-sib families from prolific plants and with full-sib families, respectively. The expected gains on heterosis for plant and ear height were negligible. The progress on yield via intra and interpopulation selection may be high if a high selection intensity is used.

The yield levels of the parental populations, ESALQ-PB1 and BR-105, were considered high, representing 84.82% and 81.08% of the check (double cross CARGILL-511) yield, respectively. The interpopulation hybrid (ESALQ-PB1 x BR-105) yielded 88.82% relative to check, and one foresees an equivalence in yield after two cycles of interpopulation selection. Thus, the breeding potential of the parental populations were considered high enough for population improvement, particularly for reciprocal recurrent selection. Likewise, they show a high potential for the obtention of hybrids from inbred lines, with possibilities to outyield the hybrid check CARGILL-511.

With respect to the relative effectiveness between intra and interpopulation recurrent selection procedures, based on half-sib and full-sib families for the improvement of the interpopulation hybrid, the following were observed: 1. When winter crops are used (minimal number of years per cycle), the reciprocal recurrent selection is indicated as the best option; from the schemes herein considered, the reciprocal recurrent selection based on half-sib families of prolific plants would be the best suggestion. 2. When the normal procedure is considered the

simultaneous intrapopulation selection in two populations is indicated as the best option; from the schemes herein considered, selection among full-sib families would be the best suggestion.

1. INTRODUÇÃO

Os resultados iniciais desanimadores da seleção massal e espiga por fileira para aumento da produtividade em milho, seguido dos trabalhos de SHULL (1908, 1909) e EAST (1908, 1909) sobre depressão por endogamia e híbridos de linhagens endogâmicas, e da sugestão de JONES (1918) que possibilitou o uso comercial de híbridos, levaram os pesquisadores a darem ênfase na obtenção de híbridos, em detrimento do melhoramento de populações (SPRAGUE, 1955 e LONNQUIST, 1963).

Após 1930, no entanto, os novos híbridos obtidos não eram muito superiores aos existentes. Estes resultados levaram pesquisadores, como HULL (1945), a sugerirem que a variabilidade genética aditiva para produção de grãos, estava sendo esgotada e conseqüentemente, o nível de produtividade estava próximo do limite.

Apesar dos trabalhos teóricos sobre a covariação entre parentes e partição da variância genética ter sido realizada por FISHER (1918), somente com os trabalhos de COMSTOCK e ROBINSON (1948, 1952) é que foram sugeridos delineamentos genético-estatísticos para a estimação dos componentes da variância genética em populações e, conseqüentemente

conhecer as suas implicações no melhoramento. Assim, ROBINSON *et alii* (1955) verificaram que variedades de milho de polinização livre, possuíam suficiente variabilidade genética aditiva que possibilitava progressos com seleção, mesmo com métodos simples como a seleção massal.

Reconheceu-se, portanto, que o melhoramento de populações foi ineficiente por problemas técnicos, como isolamento e técnicas experimentais inadequadas, etc. (LONNQUIST, 1961; GARDNER, 1961) e, também, para obter híbridos superiores aos existentes, era necessário melhorar as populações, pois aumentando as frequências dos alelos favoráveis nas populações, aumenta a probabilidade de obtenção de linhagens superiores (COMSTOCK, 1964).

O melhoramento a nível interpopulacional iniciou-se após COMSTOCK *et alii* (1949) sugerirem a seleção recorrente recíproca, mas a definição e caracterização dos componentes da variância genética e a covariação entre parentes a nível interpopulacional, só foram realizados com os trabalhos de STUBER (1965) e STUBER e COCKERHAM (1966). Verificou-se que os componentes da variância genética a nível interpopulacional, são homólogos àqueles definidos a nível intrapopulacional e, existem quantidades suficientes de variância genética aditiva interpopulacional para permitir progressos substanciais com a seleção recorrente recíproca (STUBER *et alii*, 1966; OBILANA *et alii*, 1979; MIRANDA Fº e PATERNIANI, 1983, entre outros).

Com o desenvolvimento das técnicas de Genética Quantitativa tornou-se possível também, predizer o progresso esperado com os diversos processos de seleção e estudar a sua eficiência relativa. Assim, tornou-se possível a obtenção de informações básicas sobre o potencial genético das

populações para fins de melhoramento e sobre a eficiência relativa dos diversos processos de seleção.

Dessa maneira, a descrição e explicação da variabilidade genotípica de um caráter qualquer através da estimação dos componentes da variância genética, a predição do progresso esperado com seleção e o estudo da eficiência relativa entre os diversos processos de seleção, têm fornecido as bases científicas que contribuíram para a evolução dos processos de seleção e, conseqüentemente, para o melhoramento contínuo das populações, linhagens e híbridos.

Em nossas condições, os estudos sobre o potencial e propriedades genéticas das populações para fins de seleção são relativamente escassos, particularmente ao nível interpopulacional. Baseando-se nestes antecedentes, os objetivos do presente trabalho são:

a. utilização do delineamento *b* proposto por MIRANDA F^o (1982), para a estimação da variabilidade genética intra e interpopulacional envolvendo as populações ESALQ-PB1 e BR-105;

b. estimação dos progressos esperados por diversos processos de seleção visando conhecer o potencial destas populações para o melhoramento intra e interpopulacional;

c. estimação do progresso esperado na heterose via seleção recorrente recíproca, utilizando-se da metodologia proposta por MIRANDA F^o (1982);

d. estudar a eficiência relativa entre alguns processos de seleção recorrente recíproca e seleção intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Estimativas da variância genética em populações de milho

FISHER (1918) em estudos sobre covariação e correlação genética entre parentes, foi o primeiro a decompor a variância genética de uma população panmítica em três componentes: 1. variância genética aditiva, que está associada aos efeitos médios dos genes; 2. variância genética dominante, que é devida aos desvios associados às interações intraalélicas; e 3. variância genética epistática, que é devida aos desvios associados às interações interalélicas. O autor demonstrou que a covariância entre parentes é função de quantidades diferentes dos componentes da variância genética.

Uma série de trabalhos posteriores ampliaram o trabalho de FISHER (1918). WRIGHT (1921) incluiu o efeito de endogamia; COCKERHAM (1954) e KEMPTHORNE (1954, 1955), apresentaram a decomposição da variância hereditária baseados em um esquema fatorial incluindo os efeitos epistáticos; COCKERHAM (1956) e SCHNELL (1963) acrescentaram os efeitos de liga-

ção. Posteriormente, COCKERHAM e WEIR (1973) e WEIR e COCKERHAM (1976) apresentaram estes estudos envolvendo dois locos.

Todos os trabalhos citados foram desenvolvidos para uma população panmítica. Com o advento da Seleção Recorrente Recíproca, proposta por COMSTOCK *et alii* (1949), houve necessidade de se caracterizar a covariância entre parentes e a decomposição da variância genética a nível interpopulacional. Assim, STUBER (1965) e STUBER e COCKERHAM (1966) realizaram tais estudos baseados em um esquema fatorial incluindo os efeitos epistáticos, além dos aditivos e dominantes.

Estes estudos teóricos foram muito importantes, pois mostraram que a covariância genética entre parentes é função, em sua maior quantidade, da variância genética associada aos efeitos médios dos genes (variância genética aditiva). Como os processos de seleção envolvem relações entre parentes, o sucesso na seleção depende, fundamentalmente, da quantidade da variância genética aditiva presente em uma população.

Apesar das bases teóricas da covariância entre parentes e da decomposição da variância genética ter sido desenvolvida em 1918, somente com os trabalhos de COMSTOCK e ROBINSON (1948 e 1952) é que foram estimados os componentes da variância genética em populações de milho. Estes autores apresentaram três delineamentos genéticos que envolvem diversos tipos de progênies mostrando como os componentes da variância genética são estimados a partir das variâncias entre progênies. COCKERHAM (1963) apresentou uma formulação generalizada para a estimação dos componentes da variância a partir de diversos delineamentos genéticos. Nestas formulações, os componentes da variância genética são expressos como funções lineares das covariâncias entre parentes resultantes de cada

esquema de cruzamento.

Estes delineamentos foram extensivamente utilizados em diversos tipos de populações de milho (F_2 , variedades, compostos, sintéticos), a nível intrapopulacional (ROBINSON *et alii*, 1949; GARDNER *et alii*, 1953; GOODMAN, 1965; SENTZ, 1971; SUBANDI e COMPTON, 1974; SILVA e HALLAUER, 1975; entre outros). As estimativas obtidas mostraram que, dos componentes da variância genética, a variância genética aditiva é preponderante, seguido da variância genética dominante e, as variâncias epistáticas são negligenciáveis, para todos os caracteres estudados. O uso de populações F_2 permite, também, estimar o grau médio de dominância, que é utilizado, para se inferir sobre o tipo de ação gênica envolvido no controle do caráter.

HALLAUER e MIRANDA F^o (1981) realizaram extenso levantamento das estimativas das variâncias genéticas a nível intrapopulacional obtidos nos EUA. No Brasil tem-se utilizado com maior frequência de progênies de meios irmãos, pois estas permitem estimar a variância genética aditiva, a herdabilidade e, conseqüentemente o progresso esperado por seleção. RAMALHO (1977) apresenta um amplo levantamento para produção de grãos, e GHINI e MIRANDA F^o (1979) apresentam um levantamento para altura da planta e espiga. A Tabela 1 sumaria estes resultados.

A nível interpopulacional, STUBER (1965) mostra que os delineamentos genéticos propostos por COMSTOCK e ROBINSON (1948, 1952) também podem ser utilizados para estimar os componentes da variância genética. Apesar da completa caracterização da decomposição da variância genética a nível interpopulacional ter sido feita por STUBER (1965), alguns trabalhos anteriores a 1965 (ROBINSON *et alii*, 1958; SPRAGUE,

Tabela 1. Estimativas da variância genética aditiva (σ_A^2) e do coeficiente de herdabilidade no sentido restrito (h^2), amplitudes e médias, para produção de grãos (g/planta)² e altura da planta e altura da espiga (cm/planta)², a nível intrapopulacional.

Caráter	Variância aditiva (σ_A^2)		Coef. herdabilidade (h^2 %)		Referências
	Amplitude	Média	Amplitude	Média	
Produção de grãos	41 a 758	320	2,09 a 28,45	9,67	RAMALHO (1977)
Altura da planta	125 a 338	242	44,81 a 76,80	58,29	GHINI e MIRANDA Fº (1979)
Altura da espiga	109 a 252	160	51,90 a 84,57	65,98	GHINI e MIRANDA Fº (1979)

1964; COMPTON *et alii*, 1964 e 1965), já aplicaram estes delineamentos genéticos, fazendo analogia às populações panmíticas para estimar parâmetros relacionados ao progresso esperado na seleção recorrente recíproca, sem, no entanto, definir e estimar os componentes da variância genética.

Posteriormente, alguns autores utilizaram-se destes delineamentos para estimar os componentes da variância genética a nível interpopulacional (STUBER *et alii*, 1966; GOODRICH *et alii*, 1975; OBILANA *et alii*, 1979). De maneira análoga às estimativas intrapopulacionais, verificou-se que o componente preponderante da variância genética é a variância aditiva, seguido da variância dominante e, as variâncias epistáticas são negligenciáveis.

As estimativas a nível interpopulacional, no Brasil, foram obtidas utilizando-se de apenas um tipo de progênie (meios irmãos ou irmãos germanos), cujos resultados estão na Tabela 2, somente para produção de grãos.

É preciso ressaltar que alguns tipos de covariância entre parentes não podem ser expressas como componentes da variância genética a não ser que se faça restrição nos modelos genéticos, como é o caso que envolve relações de parentesco em diferentes gerações de endogamia (COCKERHAM, 1963), ou quando envolve parentesco entre progênies intrapopulacionais com progênies interpopulacionais (COMPTON *et alii*, 1965; EMPIG *et alii*, 1972; GOODRICH *et alii*, 1975; MIRANDA Fº, 1978).

As estimativas dos componentes da variância genética, a nível intra e interpopulacional, mostram que mesmo em populações submetidas a seleção por longo tempo, existem grandes quantidades de variância genética aditiva, podendo-se

Tabela 2. Estimativas das variâncias genéticas aditivas a nível interpopulacional para produção de grãos (g/planta)².

Populações	$\hat{\sigma}_{A_{12}}^2$	$\hat{\sigma}_{A_{21}}^2$	$\hat{\sigma}_{A(12)}^2$	Referências
ESALQ-VF1 x ESALQ-VD2	258,56	205,12	231,84	PATERNIANI e VENCOVSKY (1978)
PIRANÃO-VF1 x PIRANÃO-VD2	-	-	331,40 a 497,12 ⁺	MIRANDA Fº (1979a)
ESALQ-VF1 x ESALQ-VD2	-	-	184,92 a 277,36 ⁺	SOUZA JR. <i>et alii</i> (1980a)
PIRAMEX x CATETO	236,14	79,90	158,02	MIRANDA Fº e PATERNIANI (1983)

* - Primeira população utilizada como fêmea;

** - Segunda população utilizada como fêmea;

*** - $\sigma_{A(12)}^2 = 1/2(\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2)$;

+ - Limites de $\hat{\sigma}_{A(12)}^2$, considerando $\sigma_{A(12)}^2 = \sigma_{D_{12}}^2$ e $\sigma_{D_{12}}^2 = 0$, respectivamente.

esperar progressos substanciais por seleção.

Quanto ao grau médio de dominância, as primeiras estimativas para produção de grãos foram maiores que 1,0 indicando que a sobredominância é importante no controle deste caráter. Entretanto, COMSTOCK e ROBINSON (1952) apresentaram evidências teóricas, e GARDNER e LONNQUIST (1959) evidências experimentais, que estas estimativas maiores que 1,0 se devem a genes ligados em fase de repulsão, pois populações F_2 não estão em equilíbrio de ligação. Os resultados evidenciaram que o controle deste caráter é devido a genes que apresentam dominância parcial a completa. Para os caracteres altura da planta e da espiga, o grau médio de dominância em populações F_2 estão ao redor de 0,5 (HALLAUER e MIRANDA Fº, 1981), indicando que o controle destes caracteres se devem em grande parte aos efeitos gênicos aditivos com dominância parcial.

Quando não se utilizam populações F_2 não é possível estimar o grau médio de dominância, uma vez que as frequências gênicas dos locos segregantes não são 0,5. No entanto, utiliza-se de relação σ_A^2/σ_D^2 para se obter inferências indiretas sobre o tipo de ação gênica envolvido no controle do caráter. Para produção de grãos, a maioria destas estimativas são superiores a 1,0 (LINDSEY *et alii*, 1962; MOLL e ROBINSON, 1966; GARDNER, 1977; GOODMAN, 1965; SENTZ, 1971; SUBANDI e COMPTON, 1974; OBILANA *et alii*, 1979; entre outros).

Para a altura da planta e da espiga, esta relação está próxima de 2,0, segundo resultados obtidos por diversos autores e sumarizados por HALLAUER e MIRANDA Fº (1981). Estes resultados indicam que, realmente, a sobredominância não é importante no controle destes caracteres.

Quanto aos efeitos da seleção sobre a variância genética, tem-se observado que ocorre uma redução brusca

no primeiro ciclo de seleção e, após mantem-se constante com o decorrer dos ciclos de seleção. Isto se deve ao fato de que no primeiro ciclo de seleção utiliza-se a variabilidade genética livre existente na população e, após o primeiro ciclo, a variabilidade genética potencial vai sendo gradativamente liberada através da permuta genética dentro dos blocos poligênicos (PATERNIANI, 1967; PATERNIANI, 1968; SILVA, 1969; WEBEL e LONNQUIST, 1967; CUNHA, 1976; entre outros).

2.2. Seleção recorrente intra e interpopulacional em milho com progênies de meios irmãos e irmãos germanos

A expressão "Seleção Recorrente" foi proposta por HULL (1945) para designar que o processo de seleção é cíclico, significando um processo contínuo de melhoramento, onde cada ciclo envolve três fases distintas, com exceção da seleção massal: Obtenção de progênies, avaliação e recombinação dos genótipos selecionados. Embora a expressão tenha sido utilizada originalmente para designar alguns esquemas de seleção, atualmente são denominados de seleção recorrente todos os esquemas cíclicos de seleção que envolvem as fases mencionadas (HALLAUER, 1980).

Os métodos de seleção recorrente são divididos em dois grupos: 1) melhoramento intrapopulacional, onde a seleção visa o melhoramento *per se* das populações e, 2) melhoramento interpopulacional, onde a seleção visa o melhoramento do híbrido (F_1) entre duas populações.

Existem vários processos de seleção e uma ampla revisão, com descrição detalhada de cada método, pode ser

encontrada em PENNY *et alii* (1963), LONNQUIST (1965), SPRAGUE e EBERHART (1977), PATERNIANI e MIRANDA Fº (1978), HALLAUER e MIRANDA Fº (1981), entre outros. Nesta revisão serão relatados apenas os métodos que envolvem progênies de meios irmãos ou irmãos germanos, por estarem diretamente relacionados com o presente trabalho.

2.2.1. Seleção Recorrente Intrapopulacional

O método espiga por fileira foi idealizado por HOPKINS (1899)^{1/} e consistia, essencialmente, na avaliação de espigas (progênies de meios irmãos) em fileiras individuais. Procedia-se a uma seleção entre fileiras e colhiam-se as espigas das melhores plantas dentro das melhores fileiras. Este método foi aplicado inicialmente em um programa de seleção divergente para teor de óleo e proteína na variedade de milho "Burr White". Este programa ainda está em execução, e vários autores têm publicado periodicamente os resultados (SMITH, 1909; WINTER, 1929; WOODWORTH *et alii*, 1952; LENG, 1962 e DUDLEY, 1973). Após 70 gerações de seleção, em relação ao teor da variedade original, o teor de óleo alterou para 215% e 23% e, o teor de proteína para 341% e 14%, para aumentar e diminuir, respectivamente, os dois caracteres.

Baseados nos excelentes resultados obtidos para o teor de óleo e proteína, WILLIAMS (1907), HARTLEY (1909), NOLL (1916), KIESSELBACH (1922) e SMITH e BRUNSON (1925) aplicaram o método para aumentar a produtividade do milho, mas os resultados foram desanimadores e não foram mais utilizados.

LONNQUIST (1964), sugeriu o método espiga por

^{1/} Citado por PATERNIANI (1969).

fileira modificado, em que procurou introduzir técnicas experimentais na avaliação das progênies e isolamento adequado ao antigo método espiga por fileira. Assim as sementes das espigas individuais são avaliadas em delineamentos experimentais com repetições e, o lote de recombinação é feito com isolamento reprodutivo de outras plantações de milho. Baseando-se nas médias das progênies avaliadas, as melhores (mais produtivas) são selecionadas e, no lote de recombinação selecionam-se plantas dentro destas progênies selecionadas. Devido ao fato de se utilizar de progênies de meios irmãos, PATERNIA NI (1967) sugeriu que o método fosse denominado de "Seleção Entre e Dentro de Famílias de Meios Irmãos".

Este método pode ser conduzido em um ciclo por ano, onde a seleção entre as progênies é praticada apenas no sexo feminino, ou em dois anos praticando-se seleção entre as progênies nos dois sexos.

O método tem apresentado bons resultados, sendo atualmente bastante utilizado. Dentre os resultados de literatura, podem ser destacados os trabalhos de WEBELL e LONNQUIST (1967), PATERNIANI (1967, 1968a), DARRAH *et alii* (1972), SEGOVIA (1976), COMPTON e BAHADUR (1977), SAWAZAKI (1979) e POMMER e GERALDI (1983). A Tabela 3 apresenta os resultados obtidos por estes autores.

HARLAND (1946) propôs o método de seleção entre progênies de irmãos germanos, aplicou-o e conseguiu resultados substanciais no melhoramento de uma variedade.

Tabela 3. Progressos obtidos por seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos para produção de grãos, em diversas populações de milho.

População	Nº de Ciclos	Ganho/ ciclo (%)	Referências
Hays Golden	4	9,4	WEBELL e LONNQUIST (1967)
Dente Paulista	3	13,6	PATERNIANI (1967)
Piramex	4	3,8	PATERNIANI (1968a)
Kitale Composite	6	2,2	DARRAH <i>et alii</i> (1972)
Centralmex	6	2,0	SEGOVIA (1976)
Hays Golden	10	5,26	COMPTON e BAHADUR (1977)
IAC-MAYA	13	2,84	SAWAZAKI (1979)
IAC-MAYAO ₂	4	4,5	POMMER e GERALDI (1983)
IAC-10 ₂	4	10,7	POMMER e GERALDI (1983)

Progênies de irmãos germanos consistem na descendência do cruzamento entre duas plantas. As progênies de irmãos germanos são avaliadas em ensaios com repetições e, com base no ensaio são selecionadas as melhores progênies. As sementes remanescentes das progênies selecionadas são plantadas em lotes isolados para recombinação, podendo ou não se praticar seleção dentro das progênies. Atualmente, é mais comum a seleção apenas entre as progênies, conforme a proposição original de HARLAND (1946).

LONNQUIST (1961) sugeriu que a obtenção das progênies de irmãos germanos fossem em cadeia, sendo uma mesma planta avaliada com dois genótipos ao invés de apenas um. Dessa maneira, tem-se a sequência de cruzamentos 1×2 , 2×3 , $(n-1) \times n$ e $n \times 1$. As plantas serão selecionadas com base

na média dos dois cruzamentos em que participaram e, o melhor cruzamento dentro de cada par selecionado seria utilizado na recombinação.

Uma série de resultados relatados na literatura indicam que o método é eficiente (LONNQUIST, 1961; SILVA e LONNQUIST, 1968; MOLL e STUBER, 1971; JINAHYON e MOORE, 1973; GENTER, 1976; COMPTON e LONNQUIST, 1982, entre outros). A Tabela 4 apresenta os resultados obtidos por estes autores.

Tabela 4. Progressos obtidos por seleção com progênies de irmãos germanos para produção de grãos, em diversas populações de milho.

População	Nº de Ciclos	Ganho/ ciclo (%)	Referências
Krug	1	8,9	LONNQUIST (1961)
Krug*	1	10,6	LONNQUIST (1961)
Krug	1	14,90	SILVA e LONNQUIST (1968)
Jarvis	6	3,5	MOLL e STUBER (1971)
Indian Chief	6	2,8	MOLL e STUBER (1971)
(Jarvis x Indian Chief)**	6	2,8	MOLL e STUBER (1971)
(Cl21 x NC7)syn.	10	4,0	MOLL e STUBER (1971)
Cupurico x Flint Composto	4	7,1	JINAHYON e MOORE (1973)
(Va17 x Va29)F ₂	4	9,3	GENTER (1976)
Krug	4	4,7	COMPTON e LONNQUIST(1982)

* - Progênies obtidas por cruzamentos em cadeia.

** - Composto formado pelo intercruzamento das duas variedades.

2.2.2. Seleção Recorrente Interpopulacional

O melhoramento interpopulacional iniciou após COMSTOCK *et alii* (1949) sugerirem a Seleção Recorrente Recíproca. Este método utiliza-se de duas populações, onde genótipos de cada população são avaliados em cruzamentos com a outra população e, os genótipos de cada população que apresentaram melhor capacidade de combinação com a população recíproca são recombinados entre si. Portanto, visa-se o melhoramento do híbrido interpopulacional utilizando-se a capacidade geral e específica de combinação, isto é, todos os tipos de ação gênica. Este método tem sido denominado de Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos - SRRMI - (JONES *et alii*, 1971 e HALLAUER e MIRANDA F^o, 1981).

Neste método, plantas de cada população são autofecundadas e, ao mesmo tempo, cruzadas com 4 a 5 plantas da outra população; as progênies obtidas nos cruzamentos são avaliadas em ensaios com repetições e com base em seu comportamento, selecionam-se as melhores; as progênies S₁ correspondentes às plantas, das duas populações, selecionadas em cruzamentos são recombinadas em lotes isolados.

COMSTOCK e ROBINSON (1956) estimaram variâncias genéticas a nível interpopulacional (Jarvis x Indian Chief) e o progresso esperado no híbrido via SRRMI. Com intensidade de seleção de 10% o progresso esperado com um ciclo de seleção foi de 9,0%, em relação ao híbrido interpopulacional original, que foi considerado elevado. Segundo os autores, apesar do método ter sido descrito com referência particular ao melhoramento do milho, o método deve ser efetivo em outras espécies vegetais ou animais, onde o produto comercial é o híbrido.

Após a sugestão de COMSTOCK *et alii* (1949), vã

rios programas de Seleção Recorrente Recíproca foram iniciados (COLLIER, 1959; PENNY, 1959; THOMPSON e HARVEY, 1960; THOMAS e GRISSON, 1961; MOLL e STUBER, 1971; EBERHART *et alii*, 1973; DARRAH *et alii*, 1972; GEVERS, 1974; entre outros). Os resultados obtidos por estes autores encontram-se na Tabela 5.

Tabela 5. Progressos obtidos por seleção recorrente recíproca com meios irmãos (SRRMI) para produção de grãos, em diversas populações de milho.

Populações	Nº de Ciclos	ganho/ciclo (%)	Referências
Y. Surecroper x Ferguson	2	5,8	COLLIER (1959)
Syn. A x Syn. G	3	5,8	TOMPSON e HARVEY (1960)
A x B	2	7,1	THOMAS e GRISSON (1961)
Jarvis x Indian Chief	6	3,5	MOLL e STUBER (1971)
S.S. Syn x Corn Borer Syn.	5	4,5	EBERHART <i>et alii</i> (1973)
Kitale II x Ecuador 573	3	7,0	DARRAH <i>et alii</i> (1972)
Teko Yellow x N.Y. Horsetooth	3	5,8	GEVERS (1974)

Apesar do método ser considerado geneticamente correto por aproveitar todos os tipos de ação gênica, os resultados obtidos não têm sido considerados satisfatórios estando abaixo do esperado e, por isso, atualmente quase não é utilizado. PATERNIANI e VENCovsky (1977) relacionam os fatores que podem ser considerados para explicar a baixa eficiência do método: 1 - autofecundação e cruzamento ao mesmo tempo envolve muito trabalho e reduz o número de genótipos a serem avaliados; 2 - amostragem inadequada do testador (4 - 5 plantas); 3 - uma adequada recombinação de progênies S_1 requer pelo menos 2 gerações; 4 - intervalo entre os ciclos é grande

e, além do ganho por ano ser baixo, a seleção pode ser muito afetada pela interação genótipo x ano.

HALLAUER e EBERHART (1970) sugeriram a utilização de progênies de irmãos germanos, ao invés de meios irmãos, obtidas de plantas prolíficas. Assim, plantas prolíficas de duas variedades são cruzadas aos pares nas espigas superiores e, as espigas inferiores são autofecundadas. O método, denominado de seleção recíproca com irmãos germanos (SRRIG), foi utilizado por HALLAUER (1973) que obteve progressos nas populações *per se*, mas não no híbrido, com apenas um ciclo de seleção. Após 3 ciclos de seleção o progresso obtido no híbrido foi de 3,2% por ciclo (HALLAUER, 1977)^{2/}.

Na aplicação da SRRIG faz-se seleção para prolificidade nas populações e, devido a forte correlação genética entre prolificidade e produtividade (ROBINSON *et alii*, 1951; LONNQUIST, 1967; SOUZA JR. *et alii*, 1980b; entre outros), a SRRIG deve conduzir a progressos adicionais àqueles esperados apenas com a seleção baseadas nas progênies. Além disso, em relação a SRRMI, podem ser avaliadas o dobro do número de plantas em um mesmo espaço físico, permitindo uma seleção mais intensa. O método não tem sido muito utilizado provavelmente devido aos mesmos fatores relacionados por PATERNIANI e VENCovsky (1977) para explicar a baixa eficiência da metodologia original (SRRMI).

PATERNIANI e VENCovsky (1977) propuseram uma nova modificação, em que a seleção é baseada em testcrosses de progênies de meios irmãos (SRRMI-1). Progênies de meios irmãos de duas populações são utilizadas, sendo que cada popu

^{2/} - Citado por HALLAUER e MIRANDA Fº, 1981.

lação serve de testador recíproco para a outra. As sementes remanescentes das progênies de meios irmãos de cada população, dos testcrosses selecionados com base em ensaios com repetições, são utilizadas para recombinação. Devido ao método basear-se em testcrosses de progênies de meios irmãos, a quantidade de variância genética aditiva explorada é baixa e, conseqüentemente, o progresso esperado é muito baixo. Apesar disto, observou-se um progresso no híbrido de 7,5%, em relação ao híbrido original, com apenas um ciclo de seleção, com as populações Piramex e Cateto.

PATERNIANI e VENCovsky (1978) sugeriram outra modificação em que utilizam-se de progênies de meios irmãos obtidas de plantas prolíficas (SRRMI-2). As progênies de meios irmãos interpopulacionais, a serem avaliadas, são obtidas nas espigas superiores que são polinizadas com uma mistura de pólen de outra população; as progênies de meios irmãos intrapopulacionais, a serem utilizadas na recombinação, são obtidas nas espigas inferiores polinizadas com mistura de pólen da própria população. As progênies são obtidas em lotes isolados de despendoamento onde se polinizam manualmente apenas as espigas inferiores. Resultados de dois ciclos com as populações ESALQ-VF1 e ESALQ-VD2 resultaram em progresso de 3,5% por ciclo no híbrido interpopulacional.

Analogamente a SRRIG (HALLAUER e EBERHART, 1970), na SRRMI-2 pratica-se seleção para prolificidade o que deve acarretar progressos adicionais àqueles esperados com seleção nas progênies. A SRRMI-2 é promissora, pois além de explorar quantidades razoáveis da variância genética aditiva, pode ser completado em apenas 2 anos ou, em 1 ano utilizando-se de uma geração de inverno.

2.3. Comparações entre processos de seleção em milho

Ao sugerirem a Seleção Recorrente Recíproca (SRRMI) COMSTOCK *et alii* (1949) foram, provavelmente, os primeiros a efetuarem comparações entre processos de seleção. Foram comparadas a SRRMI com a seleção para a capacidade geral de combinação (SCGC) e com a seleção para capacidade específica de combinação (SCEC) e, utilizou-se das quantidades de alteração de frequência gênica para se obterem as eficiências relativas destes métodos. Os resultados mostraram que a SRRMI é superior a SCGC para os locos sobredominantes, igual para os locos com dominância parcial ou completa e, inferior para os locos sem dominância; em relação a SCEC, a SRRMI só é inferior para os locos sobredominantes. Assim, pelo fato de existir, provavelmente, todo tipo de ação gênica no controle do caráter produção de grãos, os autores acreditam que a SRRMI é superior a SCGC e SCEC, pois capitaliza ao mesmo tempo a capacidade geral e específica de combinação, as quais se relacionam com todos tipos de ação gênica.

COMSTOCK (1964) baseando-se na quantidade de alteração de frequência gênica por ano, estimou as eficiências relativas entre alguns processos de seleção intrapopulacional (seleção massal, entre progênies de irmãos germanos, capacidade geral de combinação e entre progênies S_1). Dentre estes métodos, verificou que o mais eficiente é a seleção entre progênies S_1 , seguido pela seleção entre progênies de irmãos germanos e pela seleção massal. É preciso ressaltar, no entanto, que estes resultados são levemente tendenciosos pois considerou-se o mesmo desvio padrão fenotípico para todos os métodos de seleção.

COMPTON *et alii* (1964) utilizando-se do delineamento I de COMSTOCK e ROBINSON (1948), estimaram as variân

cias genéticas intra e interpopulacionais e o progresso genético esperado em duas populações e no híbrido entre elas, via seleção intra e interpopulacional. Os autores não apresentam todas as fórmulas dos progressos esperados, não estando claro como as estimativas do progresso no híbrido via seleção intrapopulacional foram estimadas. Os resultados apresentados indicam que com intensidade de seleção de 10%, a seleção interpopulacional acarreta um ganho de 8,7% superior a seleção intrapopulacional no híbrido. Quando se considera a população *per se* a seleção intrapopulacional acarreta ganhos de 12,6 e 3,5% superiores a seleção interpopulacional nas duas populações, respectivamente.

COMPTON *et alii* (1965) e CRESS (1966), compararam a seleção recorrente recíproca com a seleção intrapopulacional baseando-se nas magnitudes relativas entre as variâncias genéticas intra e interpopulacionais. Os resultados mostraram que, na ausência de dominância, os dois processos de seleção são igualmente efetivos; com dominância completa, quando a soma das frequências dos alelos favoráveis do mesmo loco nas duas populações forem superiores a 1,0 a seleção intrapopulacional supera a interpopulacional, ocorrendo o inverso quando esta soma for inferior a 1,0; com sobredominância, existe um conjunto complexo de comparações, mas em média a seleção recorrente recíproca supera a intrapopulacional. É preciso ressaltar, no entanto, que as comparações efetuadas pelos autores são baseadas em níveis diferentes, isto é: melhoramento *per se* das populações e do híbrido interpopulacional para a seleção intrapopulacional e recorrente recíproca, respectivamente.

JONES *et alii* (1971) compararam a SRRMI (COMSTOCK *et alii*, 1949) com a SRRIG (HALLAUER e EBERHART, 1970), baseando-se na quantidade de alteração de frequência gênica

vía seleção e por simulação. Os resultados baseados na alteração de frequência gênica mostraram que o diferencial de seleção da SRRIG deve ser 1,2 superior a SRRMI para que os resultados dos progressos esperados fossem iguais; apesar de SRRIG explorar maior quantidade de variância genética aditiva, este resultado deve-se ao fato do desvio padrão fenotípico da SRRIG ser cerca de 18% superior ao do SRRMI. Os resultados de simulação mostraram que a SRRIG é superior a SRRMI em condições de baixa intensidade de seleção e quando a variância ambiental é superior à variância genética total e, com o aumento da intensidade de seleção esta superioridade de cresce.

VENCOVSKY (1975) comparou a SRRIG com a seleção recorrente recíproca com meios irmãos obtidas de plantas prolíficas (SRRMI-2), baseando-se na relação entre os progressos esperados por estes métodos. Mantendo o mesmo tamanho efetivo populacional o progresso esperado na SRRMI-2 é 13,7% superior a SRRIG e, com a mesma intensidade de seleção o progresso esperado na SRRMI-2 é 11,5% inferior a SRRIG.

RAMALHO (1977) utilizando da estimativa média da variância genética aditiva de diversas populações de milho, considerando uma mesma população submetida a dois processos de seleção em condições ambientais semelhantes e variando estas condições, realizou comparações entre a seleção com progênes de meios irmãos (SPMI) e a seleção com progênes de irmãos germanos (SPIG), a nível intrapopulacional, baseando-se nas magnitudes relativas dos progressos genéticos esperados com estes processos de seleção. Os resultados, de uma maneira geral, mostraram que a SPIG é superior a SPMI em condições de baixa intensidade de seleção e condições experimentais ruins (coeficiente de variação elevado). Com o aumento da intensidade de seleção e a melhoria das condições experimentais

a superioridade da SPIG em relação a SPMI diminui e, existem condições em que a SPMI torna-se superior a SPIG.

Além de técnicas de genética quantitativa, tem-se praticado seleção simultânea por vários métodos numa mesma população em condições experimentais semelhantes. Assim, SILVA e LONNQUIST (1968) comparou a seleção com progênies de irmãos germanos com a de meios irmãos na variedade Krug. Obtiveram progressos de 11 e 15% para SPMI e SPIG, respectivamente, em relação a população original com apenas um ciclo de seleção. O maior progresso com a SPIG foi atribuído a maior intensidade de seleção aplicado a este método.

MOLL e STUBER (1971) praticaram seis ciclos de SRRMI e de SPIG (intrapopulacional) nas populações Jarvis e Indian Chief. O progresso obtido no híbrido via SRRMI foi 6,0% superior a SPIG. A intensidade de seleção utilizada na SRRMI foi superior a SPIG e, a SPIG foi conduzida por vários ciclos, avaliando-se as progênies em dois anos e, portanto ca da ciclo de SPIG foi completado em 4 anos.

VALOIS (1982) relata os resultados de um ciclo de seleção com: SPIG com recombinação de progênies S_1 , SPIG, SPIG obtidas através de cruzamentos em cadeia e, seleção com progênies S_1 (SPS $_1$). Os resultados mostraram que o método mais eficiente, na média de dois locais, foi SPIG com progresso de 4,8% em relação a média da população original; a SPS $_1$ apresentou resultado negativo (-2,58%) que foi explicado como sendo devido a uma única geração de recombinação das progênies S_1 , a SPIG em cadeia e a SPIG com recombinação de S_1 acarretaram progressos de 1,44 e 1,94%, respectivamente.

Uma série de trabalhos com aplicação simultânea de vários métodos de melhoramento, além dos citados, é encontrada na literatura (LONNQUIST e CASTRO, 1967; LONNQUIST,

1967b; BURTON *et alii*, 1971; HORNER *et alii*, 1973; GENTER, 1973; entre outros). Apesar da importância destes trabalhos, como enfatizou RAMALHO (1977), a aplicação simultânea dos vários métodos de melhoramento, apesar de ser o procedimento ideal na comparação de processos de seleção, apresenta muitas dificuldades e as comparações tornam-se tendenciosas. Assim, dos trabalhos relatados os de SILVA e LONNQUIST (1968) e MOLL e STUBER (1971) apresentaram problemas de intensidade de seleção diferentes e no de VALOIS (1982) ocorreu problemas de recombinação.

A comparação direta dos resultados obtidos nos diferentes métodos por diversos pesquisadores também é dificultada, uma vez que fatores como intensidade de seleção, tamanho da amostra, tipo de população, número de ciclos de seleção, etc., são variáveis e de difícil padronização.

2.4. Heterose em cruzamentos intervarietais de milho e sua alteração por seleção

O relato de BEAL (1880) sobre produtividade de híbridos intervarietais em milho despertou o interesse dos melhoristas para a heterose, pois os híbridos intervarietais foram de 10 a 50% mais produtivos que as varieades parentais, indicando que o cultivo de híbridos intervarietais era um meio de aumentar a produtividade do milho.

HALLAUER e MIRANDA Fº (1981) efetuaram um amplo levantamento sobre cruzamentos intervarietais, abrangendo o período de 1893 a 1978, com 611 variedades e 1394 cruzamentos, para produção de grãos. A heterose média, em relação a média dos pais, foi de 19,5% com amplitude de -3,6% a 72%; a heterose média, em relação ao pai superior, foi de 8,2% com amplitude de -9,9% a 43%. Observa-se, porém, que os valores

mais elevados de heterose estão relacionados nos trabalhos que envolveram cruzamentos interracialis e, valores médios a baixos de heterose estão relacionados nos trabalhos que envolveram cruzamentos intervarietais.

Valores elevados de heterose, em relação à média dos pais, para produção de grãos foram observados por diversos autores. Assim, TROYER e HALLAUER (1968), PATERNIANI e LONNQUIST (1963), WELLHAUSEN (1965) e PATERNIANI (1968b), encontraram heteroses médias de 72, 33, 64 e 68%, respectivamente. Valores intermediários (14 a 26%) foram relatados por ROBINSON *et alii* (1956), BARRIGA e VENCovsky (1973); MIRANDA Fº, (1974); EBERHART (1971a); HALLAUER (1972); SOUZA JR. (1981a). Baixos valores de heterose (2 a 11%) também foram encontrados por LONNQUIST e GARDNER (1961); COMPTON *et alii* (1965); HALLAUER e EBERHART (1966); HALLAUER e SEARS (1968); GARDNER e PATERNIANI (1967).

Para os caracteres altura da planta e espiga os relatos sobre heterose, em relação à média dos pais, na literatura são escassos e os valores encontrados são normalmente baixos, geralmente inferiores a 5% (CASTRO *et alii*, 1968; PATERNIANI, 1970; BARRIGA e VENCovsky, 1973; MIRANDA Fº, 1974; VALVA, 1976; SOUZA JR., 1981a).

Procurando relacionar diversidade genética e heterose, MOLL *et alii* (1962) coletaram variedades de três regiões geográficas diferentes e estudando o comportamento dos cruzamentos entre estas variedades, encontraram uma heterose média de 4,0% para produção de grãos entre cruzamentos de variedades dentro de regiões e, entre regiões a heterose média foi de 24,4%. MOLL *et alii* (1965) coletaram duas variedades de quatro diferentes regiões, estudaram o comportamento das oito variedades, os 28 híbridos entre elas e as 28 populações

F_2 correspondentes. Os cruzamentos foram classificados em oito níveis de divergência genética dos pais, sendo que o nível I correspondeu aos cruzamentos de menor diversidade genética e o nível VIII a de extrema diversidade genética. Foi constatado que a heterose, para produção de grãos, aumentou até o nível V e após decresceu até o nível VIII.

O relato destes autores evidenciam a existência de uma associação entre heterose e diversidade genética dos progenitores e, deve existir um nível ótimo de diversidade genética para a maximização da heterose, pois esta diminui em cruzamentos muito divergentes. Apesar disso, CRESS (1966) concluiu que a presença de heterose indica que existe divergência genética entre os progenitores, mas a ausência de heterose não implica, necessariamente, na falta de divergência genética, pois pode ocorrer dominância gênica não unidirecional.

Do ponto de vista biométrico, em termos de frequência gênica e efeitos genotípicos, a heterose (h) em relação a média dos pais é expressa como: $h = \sum_{i=1}^N (p_i - r_i)^2 d_i$, onde p e r são frequências dos alelos favoráveis de um mesmo loco, em duas populações, respectivamente, e d é o efeito de dominância. Assim, para que a heterose possa se expressar é preciso que exista divergência genética (diferenças de frequências gênicas) entre duas populações e algum nível de dominância nos locos que controlam um determinado caráter (FALCONER, 1960).

Com a seleção intrapopulacional aplicada em duas populações, espera-se que, a heterose diminua, pois elevando a frequência dos alelos favoráveis diminuirá a divergência genética e, conseqüentemente, a heterose. Com a seleção interpopulacional, como são selecionados os melhores cruzamen

tos, espera-se que a heterose aumente. Apesar disto, os resultados experimentais obtidos não são consistentes.

GENTER e EBERHART (1974) intercruzaram 6 variedades em ciclos originais e avançados de seleção intrapopulacional e verificaram que a heterose em relação a média dos pais, diminui em apenas 50% dos cruzamentos. MOLL *et alii* (1978) avaliando oito ciclos de seleção entre progênes de irmãos germanos (SPIG), e seleção recorrente recíproca (SRRMI), verificaram que na SPIG a heterose decresceu 12,1% e com a SRRMI a heterose aumentou 11,3%, concordando com o esperado teoricamente. PATERNIANI (1968) praticou três ciclos de seleção entre e dentro de progênes de meio irmãos em duas populações e verificou que a heterose aumentou 8,4%. VENCovsky *et alii* (1970) avaliaram alguns ciclos de seleção massal em duas variedades e verificaram que a heterose, no cruzamento entre estas variedades, aumentou com o primeiro ciclo, mas diminuiu com o decorrer dos ciclos. POMMER e GERALDI (1983) relatando resultados de quatro ciclos de seleção entre e dentro de progênes de meios irmãos em duas populações de milho opaco e cruzamento entre os ciclos, verificaram que a heterose diminui 1,96% por ciclo de seleção.

HALLAUER e MIRANDA Fº (1981) relacionam uma série de trabalhos de seleção intra e interpoblacional com suas respectivas alterações na heterose via seleção. Em alguns trabalhos de seleção recorrente recíproca a heterose diminui com a seleção (GEVERS, 1974 e HALLAUER, 1977) e, em outros aumentou (EBERHART *et alii*, 1973; GEVERS, 1974 e PATERNIANI e VENCovsky, 1977). Nos trabalhos de PENNY *et alii* (1962); GENTER (1973); DARRAH *et alii* (1972) a heterose diminui e, nos trabalhos de PENNY (1959); RUSSEL *et alii* (1973); GENTER (1973); WALEJKO e RUSSEL (1977) a heterose aumentou, com seleção intrapoblacional.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

No presente trabalho utilizaram-se duas populações de milho, o cruzamento entre elas e, um híbrido duplo comercial que foi utilizado como testemunha. A seguir é apresentada uma descrição das populações e da testemunha.

a. *ESALQ-PB1*

População obtida no Departamento de Genética da ESALQ/USP e originalmente denominada de Composto Planta Baixa (MIRANDA Fº, 1974 e 1977). Foi formada pela combinação das seguintes populações: Tuxpeño Crema I, Mezcla Amarilla, Eto Blanco Planta Baja, Antigua Gpo. 2, Meb, Piracar e Cateto Argentina-Uruguai. Apresenta porte baixo, boa produtividade, ciclo intermediário, com sementes amarelas e variáveis quanto ao tipo (PATERNIANI *et alii*, 1977). Após a recombinação, praticou-se um ciclo de seleção massal estratificada e um ciclo de seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos para produtividade. Dentro das progênies de meios irmãos selecionadas, foram selecionadas cem espigas (plantas), as quais

foram plantadas em espiga-por-fileira. Autofecundaram-se as melhores plantas por fileira, das quais foram selecionadas cem espigas. Tais famílias S_1 foram recombinadas em lote isolado. Desta recombinação foram retiradas amostras de sementes para a execução do presente trabalho (MIRANDA F^o, 1983 - Comunicação pessoal).

b. BR-105

População originalmente denominada de Suwan, foi obtida na Tailândia através de seleção entre progênies S_1 . Foi introduzida no Brasil em 1976 pelo Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo. Apresenta resistência ao "downy mildew", sementes amarelas tipo semi-duro, ciclo precoce, porte baixo, boa produtividade e baixa depressão por endogamia (MÔRO *et alii*, 1978a).

c. Cargill 511

Híbrido duplo comercial produzido pela firma Sementes Cargill Ltda. Possui sementes amarelas, semi-dentadas, ciclo intermediário e porte baixo.

3.2. Métodos

3.2.1. Execução experimental e análise da variância

No ano agrícola de 1981/82 as populações ESALQ-PB1 e BR-105, aqui denominadas de populações 1 e 2, respectivamente, foram instaladas segundo o esquema denominado de *delineamento b* por MIRANDA F^o (1982), para a obtenção de progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais. Este esquema corresponde à modificação da seleção recorrente recíproca descrita por PATERNIANI e VENCovsky (1978), no que

concerne à obtenção das progênies.

A população 1 foi plantada para ser utilizada como fêmea em um lote isolado (1), onde a população 2 foi utilizada como macho. Da mesma maneira, a população 2 foi plantada para ser utilizada como fêmea em um lote isolado (2), onde a população 1 foi utilizada como macho. Antes da deiscência das anteras, foram retirados os pendões (inflorescências masculinas) das plantas das populações utilizadas como fêmeas nos dois lotes e, nas plantas prolíficas as espigas superiores foram protegidas. No florescimento, as espigas inferiores destas plantas foram polinizadas livremente pela população utilizada como macho. As espigas superiores, destas plantas do lote 1 foram polinizadas manualmente com uma mistura de pólen das linhas de "macho" do lote 2, que corresponde a mesma população (1). Procedimento idêntico foi adotado com as espigas superiores das plantas "fêmeas" do lote 2, que foram polinizadas com uma mistura de pólen das plantas utilizadas como "macho" no lote 1, correspondente a mesma população (2).

Dessa maneira, as espigas superiores forneceram as progênies de meios irmãos intrapopulacionais e, as espigas inferiores as progênies de meios irmãos interpopulacionais.

Foram plantadas cerca de 2.000 plantas de cada população para serem utilizadas como "fêmeas", sendo que as linhas de "macho" foram intercaladas a cada 3 linhas de fêmeas. Para forçar as plantas a expressarem prolificidade, o plantio foi feito com espaçamento de 1,0 e 0,4 m entre e dentro de linhas, respectivamente.

Após a colheita, foram selecionadas as plantas em que as duas espigas forneceram sementes suficientes para

avaliação. Assim, da população ESALQ-PB1 e BR-105 obtiveram-se 93 e 98 plantas (pares de progênies), respectivamente.

No ano agrícola de 1982/83, os pares de progênies de cada população e a testemunha foram avaliadas em dois locais do município de Piracicaba - SP, em experimentos distintos para cada população, em blocos casualizados com duas repetições por local, com os pares de progênies arranjados em parcelas sub-divididas. Devido a fortes ventos associados a localização, os experimentos de um dos locais não puderam ser aproveitados e, portanto, utilizaram-se apenas duas repetições de um local. As parcelas representando os genótipos (plantas) foram, portanto, avaliadas pelos dois tipos de progênies de meios irmãos (intra e interpopulacionais) casualizados nas sub-parcelas. As sub-parcelas eram de $5m^2$, com espaçamento de 1,0 e 0,20 m entre e dentro das linhas, respectivamente, perfazendo um total de 25 plantas por sub-parcela após o desbaste.

Foram tomados dados de altura da planta e altura da espiga de uma amostra de cinco plantas competitivas dentro de cada sub-parcela, aproximadamente vinte dias após o florescimento masculino. Devido a fortes ventos, algumas sub-parcelas apresentavam todas plantas envergadas dificultando a medição e, portanto, para estes caracteres foram utilizadas 60 e 90 genótipos das populações ESALQ-PB1 e BR-105, respectivamente. Na colheita, as espigas despalhadas de cada sub-parcela foram ensacadas, armazenadas em laboratório e, após serem expostas ao sol para uniformização dos teores de umidade, foram pesadas. Os dados de peso de espigas despalhadas foram corrigidos para "stand" ideal de 25 plantas por parcela pela fórmula de ZUBER (1942).

A análise da variância para os três caracteres foi feita de maneira usual segundo o delineamento de blocos

casualizados arranjados em parcelas subdivididas, baseado em um modelo misto, onde com exceção da média geral e do tipo de progênie que são efeitos fixos, os outros efeitos são aleatórios. O modelo matemático utilizado é:

$$Y_{ijk} = u + b_i + g_j + d_{ij} + p_k + (gp)_{jk} + e_{ijk},$$

onde:

Y_{ijk} - é a observação na sub-parcela k, do genótipo j na repetição i;

u - é a média geral;

b_i - é o efeito do bloco (repetição) i ($i = 1, 2$);

g_j - é o efeito do genótipo j ($j = 1, 2, \dots, n$);

d_{ij} - é o erro experimental ao nível de parcelas (Resíduo a), $d_{ij} \cap N(0, \sigma_a^2)$;

p_k - é o efeito da progênie k ($k = 1, 2$) alocada na sub-parcela;

$(gp)_{jk}$ - é o efeito da interação entre o genótipo j e a progênie k;

e_{ijk} - é o erro experimental ao nível de sub-parcelas (Resíduo b), $e_{ijk} \cap N(0, \sigma_b^2)$.

Assim, o quadro da análise da variância com as respectivas relações entre quadrados médios para a obtenção dos testes F, é:

F.V.	G.L.	Q.M.	F
Blocos	$r-1$	-	
Genótipos (G)	$n-1$	Q_1	Q_1/Q_2
Resíduo (a)	$(n-1)(r-1)$	Q_2	
Tipo de Progenie (P)	1	Q_3	Q_3/Q_4
G x P	$(n-1)$	Q_4	Q_4/Q_5
Resíduo (b)	$nr-1$	Q_5	

3.2.2. Análise Estatístico-genética

a. Modelo genético

No presente trabalho, assumiu-se um modelo genético simples, como o de FALCONER (1960), onde as variâncias e covariâncias genéticas são definidas em termos de frequências gênicas e efeitos genotípicos e baseados em um loco com dois alelos. Tais quantidades são, então, expressas como função linear das variâncias e covariâncias genéticas entre progenies. Dos efeitos genotípicos, considerou-se apenas os efeitos aditivos e dominantes, uma vez que tem-se constatado que os efeitos epistáticos são negligenciáveis (SILVA e HALLAUER, 1975; STUBER *et alii*, 1966; OBILANA *et alii*, 1979; entre outros).

Dessa maneira, considerando duas populações (1 e 2) em equilíbrio de Hardy-Weimberg, onde p e r referem-se às frequências dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente; a e d referem-se à metade da diferença en

tre os homozigotos e efeito de dominância, respectivamente e, α_1 e α_2 são os efeitos médios de uma substituição gênica nas populações 1 e 2, respectivamente $[\alpha_1 = a + (1-2p)d'$ e $\alpha_2 = a + (1-2r)d]$, tem-se os seguintes parâmetros genéticos, definidos na Tabela 6.

b. *Análise da variância*

Os dados dos dois tipos de progênie de meios irmãos (intra e interpopulacionais) das duas populações foram separados e, para cada tipo foi realizada uma análise da variância segundo o delineamento em blocos casualizados onde todos os efeitos, com exceção da média geral, foram considerados aleatórios. A obtenção e interpretação dos componentes genéticos das esperanças dos quadrados médios foram feitas segundo a metodologia relatada por VENCOSKY (1969).

O seguinte modelo matemático foi utilizado:

$$Y_{ijk} = u + p_i + b_j + e_{ij} + d_{ijk}$$

onde:

Y_{ijk} - é a observação do indivíduo k da progênie i no bloco j;

u - é a média geral, fixa, $\therefore E(u) = u$ e $E(u^2) = u^2$;

p_i - é o efeito da progênie i ($i = 1, 2, \dots, I$), aleatória, $\therefore E(p_i) = 0$ e $E(p_i^2) = \sigma_p^2$;

b_j - é o efeito do bloco j ($j = 1, 2$), aleatório, $\therefore E(b_j) = 0$ e $E(b_j^2) = \sigma_b^2$;

e_{ij} - é o erro experimental associado a progênie i no bloco j, $e_{ij} \cap N(0, \sigma_e^2)$, isto é: $E(e_{ij}) = 0$ e $E(e_{ij}^2) = \sigma_e^2$;

d_{ijk} - é o efeito associado ao indivíduo k da progênie i no bloco j ($k = 1, 2, \dots, n$), $d_{ijk} \cap N(0, \sigma_d^2)$,
isto é: $E(d_{ijk}) = 0$ e $E(d_{ijk}^2) = \sigma_d^2$,

onde:

σ_p^2 : variância genética entre progênies;

σ_b^2 : variância entre blocos;

σ_e^2 : variância do erro ao nível de parcelas;

σ_d^2 : variância fenotípica entre plantas dentro de parcelas.

As análises foram realizadas com médias de parcelas, em gramas por plantas (g/planta) para pesos de espigas e, em centímetros por planta (cm/planta) para altura da planta e espiga. Para os caracteres altura da planta e da espiga, obtiveram-se os quadrados médios dentro de progênies pois foram tomados dados individuais. Para peso de espigas, como não foram tomados dados individuais, não se dispôs do quadrado médio dentro de progênies e, portanto, utilizou-se da relação $\hat{\sigma}_d^2 / \hat{\sigma}_e^2 = 10$ (GARDNER, 1961).

O quadro da análise da variância com as respectivas esperanças dos quadrados médios para cada fonte de variação, é:

F.V.	G.L.	Q.M.	E(Q.M.)
Blocos	$r-1$		
Progênies	$I-1$	Q_1	$\sigma_d^2/n + \sigma_e^2 + r\sigma_p^2$
Resíduo	$(r-1)(I-1)$	Q_2	$\sigma_d^2/n + \sigma_e^2$
Dentro	$Ir(n-1)$	Q_3	σ_d^2

Tabela 6. Variâncias e covariâncias genéticas intra e interpopulacionais definidas em função de efeitos genotípicos e de frequências gênicas*.

Parâmetros genéticos	Origem
$\sigma_{A_{11}}^2 = 2p(1-p)\alpha_1^2$	- variâncias genéticas aditivas das populações 1 e 2, respectivamente;
$\sigma_{A_{22}}^2 = 2r(1-r)\alpha_2^2$	
$\sigma_{A_{12}}^2 = 2p(1-p)\alpha_2^2$	- variâncias genéticas aditivas interpopulacionais que surgem quando as populações 2 e 1 são utilizadas como doadoras de pólen nos cruzamentos, respectivamente;
$\sigma_{A_{21}}^2 = 2r(1-r)\alpha_1^2$	
$\sigma_{A_{(12)}}^2 = 1/2(\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2)$	- variância genética aditiva interpopulacional;
$\sigma_{A_1A_2} = 2p(1-p)\alpha_1\alpha_2$	- covariâncias genéticas aditivas entre indivíduos da população 1 e da população 2 com indivíduos do respectivo híbrido interpopulacional (população recíproca utilizada como macho);
$\sigma_{A_2A_1} = 2r(1-r)\alpha_1\alpha_2$	
$\sigma_{D_{11}}^2 = [2p(1-p)d]^2$	- variâncias genéticas dominantes das populações 1 e 2, respectivamente;
$\sigma_{D_{22}}^2 = [2r(1-r)d]^2$	
$\sigma_{D_{12}}^2 = 4pr(1-p)(1-r)d^2$	- variância genética dominante do híbrido interpopulacional.

* Os sub-índices 11 e 22 referem-se às populações 1 e 2, respectivamente; os sub-índices 12 e 21 referem-se à cruzamentos entre populações, onde o primeiro algarismo indica a população utilizada como fêmea e, o segundo a população utilizada como macho.

As estimativas dos componentes de variância foram obtidas da seguinte maneira: $\hat{\sigma}_p^2 = (Q_1 - Q_2)/r$; $\hat{\sigma}_e^2 = (Q_2 - Q_3/n)$ e $\hat{\sigma}_d^2 = Q_3$ para os caracteres altura da planta e da espiga e, $\hat{\sigma}_p^2 = (Q_1 - Q_2)/r$; $\hat{\sigma}_e^2 = (Q_2)(n)/(10 + n)$ e $\hat{\sigma}_d^2 = 10 \hat{\sigma}_e^2$ para o caráter peso de espigas.

A seguir, foram obtidas as seguintes estimativas:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4\hat{\sigma}_p^2 : \text{variância genética aditiva;}$$

$$\hat{\sigma}_F^2 = \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_e^2 + \hat{\sigma}_d^2 : \text{variância fenotípica ao nível de plantas;}$$

$$\hat{\sigma}_{FMI}^2 = \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_e^2/r + \hat{\sigma}_d^2/nr = Q_1/r : \text{variância fenotípica entre médias de progênies de meios irmãos;}$$

$$h^2 = \hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_F^2 = \text{herdabilidade no sentido restrito ao nível de plantas.}$$

c. Análise da covariância

Para a estimação da covariância genética aditiva entre as progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais, para as duas populações, procedeu-se a análise da covariância, para os três caracteres. Utilizou-se a metodologia sugerida por KEMPTHORNE (1966) onde os produtos médios, para qualquer fonte de variação, foram obtidos através da análise da variância realizada com a soma dos dados dos dois tipos de progênies e das análises das variâncias para cada tipo de progênie. Assim, tem-se:

F.V.	Quadrados médios			Produtos médios [§]
	x	y	z	x, y
Blocos	QMB_x	QMB_y	QMB_z	$PMB_{x,y} = 1/2(QMB_z - QMB_x - QMB_y)$
Progenies	QMP_x	QMP_y	QMP_z	$PMP_{x,y} = 1/2(QMP_z - QMP_x - QMP_y)$
Resíduo	QMR_x	QMR_y	QMR_z	$PMR_{x,y} = 1/2(QMR_z - QMR_x - QMR_y)$

onde:

x e y referem-se às progenies intra e interpopulacionais, respectivamente;

$z = x + y$;

QMB, QMP e QMR referem-se aos quadrados médios de blocos, progenies e resíduo, respectivamente;

PMB, PMP e PMR referem-se aos produtos médios de blocos, progenies e resíduo, respectivamente.

§ - MIRANDA FILHO (1982) sugere a obtenção dos produtos médios a partir das análises da variância como parcelas subdivididas e das análises das variâncias das progenies individuais.

O quadro de análise da covariância com as respectivas esperanças dos produtos médios para cada fonte de variação, é:

F.V.	G.L.	P.M.	E(P.M.)
Blocos	r-1	-	
Progenies	I-1	P_1	$Cov_e + rCov_p$
Resíduo	$(r-1)(I-1)$	P_2	Cov_e

onde:

Cov_e é a covariância ambiental entre as sub-parcelas;

Cov_p é a covariância genética entre progênes de meios irmãos intra e interpopulacionais.

A seguir obtiveram-se as estimativas:

$$\hat{Cov}_p = (P_1 - P_2)/r;$$

$$\hat{\sigma}_{A_1A_2} = 4\hat{Cov}_{P_{12}} \quad e$$

$$\hat{\sigma}_{A_2A_1} = 4\hat{Cov}_{P_{21}} \quad (\text{MIRANDA Fº, 1982}), \text{ que se referem às covariâncias genéticas aditivas entre as populações e o respectivo híbrido interpopulacional, definidas na Tabela 6.}$$

As correlações genéticas entre as progênes intra e interpopulacionais foram estimadas a partir das seguintes expressões:

$$r_{12} = \frac{\hat{Cov}_{P_{12}}}{\hat{\sigma}_{P_{11}} \cdot \hat{\sigma}_{P_{12}}} = \frac{\hat{\sigma}_{A_1A_2}}{\hat{\sigma}_{A_{11}} \cdot \hat{\sigma}_{A_{12}}}, \text{ para a população ESALQ-PB1 e}$$

$$r_{21} = \frac{\hat{Cov}_{P_{21}}}{\hat{\sigma}_{P_{22}} \cdot \hat{\sigma}_{P_{21}}} = \frac{\hat{\sigma}_{A_2A_1}}{\hat{\sigma}_{A_{22}} \cdot \hat{\sigma}_{A_{21}}}, \text{ para a população BR-105.}$$

d. *Estimação dos progressos esperados com seleção*

Parte das estimativas dos progressos esperados com seleção, foram obtidas a partir das expressões das tabelas apresentadas a seguir:

Tabela 7. Progressos esperados por três processos de seleção envolvendo progênie de meios irmãos, para as populações ESALQ-PB1(1), BR-105(2), o híbrido interpopulacional (1 x 2), e na heterose.

Processo de Seleção*	População	Progresso esperado
I	1	$Gs_1^I = k(1/4)\sigma_{A_{11}}^2 / \sigma_{F_{11}}^2 + k(3/8)\sigma_{A_{11}}^2 / \sigma_{d_{11}}^2$
I	2	$Gs_2^I = k(1/4)\sigma_{A_{22}}^2 / \sigma_{F_{22}}^2 + k(3/8)\sigma_{A_{22}}^2 / \sigma_{d_{22}}^2$
II	1	$Gs_1^{II} = k(1/4)\sigma_{A_1 A_2}^2 / \sigma_{F_{12}}^2$
II	2	$Gs_2^{II} = k(1/4)\sigma_{A_2 A_1}^2 / \sigma_{F_{21}}^2$
III	1 x 2	$Gs_{1x2}^{III} = k(1/8)(\sigma_{A_{12}}^2 / \sigma_{F_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2 / \sigma_{F_{21}}^2)$
III	heterose	$Gs_h^{III} = Gs_{1x2}^{III} - 1/2(Gs_1^{II} + Gs_2^{II})$

* - I: Seleção entre e dentro de progênie de meios irmãos com sementes remanescentes (LONNQUIST, 1964):

II: Seleção entre progênie de meios irmãos interpopulacionais, com recombinação de progênie de meios irmãos intrapopulacionais (MIRANDA Fº, 1982);

III: Seleção recorrente recíproca com progênie de meios irmãos obtidas de plantas prolíficas (PATERNIANI e VENCOSKY, 1978);

I e II referem-se ao progresso genético esperado nas populações *per se* e, III ao progresso genético esperado no híbrido.

Gs_h = progresso esperado na heterose (MIRANDA Fº, 1982).

Tabela 8. Progressos esperados por três processos de seleção envolvendo progênie de irmãos germanos, para as populações ESALQ-PB1(1); BR-105(2), o híbrido inter populacional (1 x 2), e na heterose.

Processo de Seleção*	População	Progresso esperado
IV	1	$Gs_1^{IV} = k(1/2)\sigma_{A_{11}}^2 / \sigma_{F_{11}}^2 + k(1/4)\sigma_{A_{11}}^2 / \sigma_{d_{11}}^2$
IV	2	$Gs_2^{IV} = k(1/2)\sigma_{A_{22}}^2 / \sigma_{F_{22}}^2 + k(1/4)\sigma_{A_{22}}^2 / \sigma_{d_{22}}^2$
V	1	$Gs_1^V = k(1/2)\sigma_{A_1 A_2} / \sigma_{F(12)}^2$
V	2	$Gs_2^V = k(1/2)\sigma_{A_2 A_1} / \sigma_{F(12)}^2$
VI	1x2	$Gs_{1x2}^{VI} = k(1/4)(\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2) / \sigma_{F(12)}^2$
VI	heterose	$Gs_h^{VI} = Gs_{1x2}^{VI} - 1/2(Gs_1^V + Gs_2^V)$

* - IV : Seleção entre e dentro de progênie de irmãos germanos (HARLAND, 1946);

V : Seleção entre progênie de irmãos germanos interpopulacionais, com recombinação de progênie de irmãos germanos intrapopulacionais (EMPIG *et alii*, 1972);

VI : Seleção recorrente recíproca com progênie de irmãos germanos (HALLAUER e EBERHART, 1970);

IV e V referem-se ao progresso genético esperado nas populações *per se* e, VI ao progresso esperado no híbrido;

Gs_h : progresso esperado na heterose (MIRANDA Fº, 1982).

Além destas expressões foi estimado, para os caracteres altura da planta e espiga, o progresso esperado por seleção massal nos dois sexos, cuja expressão é:

$$G_s = k \cdot \sigma_A^2 / \sigma_F$$

Nestas expressões, k refere-se ao diferencial de seleção estandardizado; σ_d , σ_F e σ_F referem-se aos desvios padrões fenotípicos das unidades de seleção, dentro de progênies, médias de progênies e entre plantas, respectivamente.

Para o caráter peso de espigas despalhadas utilizou-se intensidade de seleção de 10% ($k = 1,755$) em todos os casos e, para os caracteres altura da planta e espiga utilizou-se intensidade de seleção de 20% ($k = 1,3998$).

As expressões dos progressos genéticos esperados foram obtidos em VENCOVSKY (1978), com exceção dos processos II e III (heterose) com progênies de meios irmãos que foram obtidos em MIRANDA Fº (1982) e do processo V com progênies de irmãos germanos que foi obtido em MOLL e STUBER (1971).

Para a obtenção dos desvios padrões fenotípicos relativos à seleção com progênies de irmãos germanos, considerou-se a metodologia desenvolvida no item a seguir para a obtenção dos desvios padrões fenotípicos esperados. A partir daí, obtiveram-se relações entre desvios padrões fenotípicos esperados entre progênies de irmãos germanos e de meios irmãos, conforme apresentado no apêndice.

Assim, como as herdabilidades estimadas no presente trabalho para peso de espigas despalhadas, estão ao redor de 10%, utilizaram-se as seguintes relações: $\sigma_{\bar{F}IG} / \sigma_{\bar{F}MI} = 1,18$; $\sigma_{dIG} / \sigma_{dMI} = 0,98$ e $\sigma_{\bar{F}IG(12)} / ((1/2)(\sigma_{\bar{F}MI_{12}} + \sigma_{\bar{F}MI_{21}})) = 1,18$. O valor da estimativa da relação entre progênies interpopulacionais é a mesma utilizada por JONES *et alii* (1971) e VENCOVSKY (1975).

As expressões dos progressos esperados apresentados não foram suficientes para completar o presente trabalho. Assim, as expressões dos progressos esperados no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional simultânea em duas populações, foram derivadas com base na mesma metodologia utilizada por EMPIG *et alii* (1972).

3.2.3. Comparações entre processos de seleção intra e interpopulacionais no melhoramento do híbrido interpopulacional

Para as comparações entre os métodos de melhoramento inter e intrapopulacionais no melhoramento do híbrido interpopulacional, utilizou-se da mesma metodologia de RAMALHO (1977), isto é, da relação entre as expressões dos progressos esperados. Consideraram-se as populações com as propriedades genéticas inalteradas, sendo submetidas a seleção em diferentes condições ambientais e, número igual de progênies avaliadas em todos os métodos.

Os métodos de seleção interpopulacionais investigados foram: Seleção Recorrente Recíproca com Irmãos Germanos (SRRIG) - HALLAUER e EBERHART (1970) e Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos Obtidas de Plantas Prolíficas (SRRMI) - PATERNIANI e VENCOVSKY (1978); os métodos intrapopulacionais investigados foram: Seleção Entre e Dentro de Famílias

de Meios Irmãos (SEDMI) - PATERNIANI (1967) e Seleção Entre e Dentro de Famílias de Irmãos Germanos (SEDIG) - HARLAND (1946).

As comparações entre os processos de seleção foram realizados sob dois aspectos: o primeiro considerando o número mínimo de anos em que cada ciclo pode ser completado (ciclo mínimo) e, o segundo considerando que todas as fases das metodologias são realizadas no verão (ciclo normal). Assim, tem-se.

Método de Melhoramento	Nº de anos por ciclo	
	Ciclo mínimo	Ciclo normal
SRRIG	2	3
SRRMI	1	2
SEDMI	2	2
SEDIG	2	2 ⁺

+ - Pratica-se apenas seleção entre famílias.

Os desvios padrões das unidades de seleção foram obtidos, com pequenas variações, pela metodologia apresentada por MIRANDA Fº (1978), onde as variações fenotípicas são expressas em função do número de plantas por parcela (n), número de repetições (r), herdabilidade no sentido restrito ao nível de plantas individuais (h^2), variância genética aditiva (σ_A^2) e relação $b = \sigma_D^2 / \sigma_A^2$ (σ_D^2 é a variância genética dominante), cujas derivações encontram-se no apêndice. Assim, obtiveram-se as seguintes expressões:

$$\sigma_{FMI}^2 = \left\{ \frac{(nr+3+4b)2h^2 + (7+n) [1-h^2(1+b)]}{8nrh^2} \right\} \sigma_A^2 ;$$

$$\sigma_{DMI}^2 = \left[\frac{7 + (b-1)h^2}{8h^2} \right] \sigma_A^2 ;$$

$$\sigma_{FIG}^2 = \left\{ \frac{[nr(4+2b) - n(b+1) - (3+b)]h^2 + (7+n)}{8nrh^2} \right\} \sigma_A^2 ;$$

$$\sigma_{DIG}^2 = \left[\frac{(b+3)(-h^2) + 7}{8h^2} \right] \sigma_A^2 , \text{ onde:}$$

σ_{FMI}^2 e σ_{FIG}^2 são as variâncias fenotípicas entre médias de famílias de meios irmãos e irmãos germanos, respectivamente e, σ_{DMI}^2 e σ_{DIG}^2 são variâncias fenotípicas dentro de progênes de meios irmãos e irmãos germanos, respectivamente.

Os desvios padrões fenotípicos foram obtidos considerando-se: $r = 3$, $n = 25$ e atribuindo-se valores aos coeficientes de herdabilidade entre 5 e 30%, em cuja amplitude se encontra o caráter produção de grãos em milho (HALLAUER e MIRANDA Fº, 1981). A relação $t = \sigma_W^2 / \sigma_E^2$: (σ_W^2 = variância ambiental dentro de parcelas; σ_E^2 = variância ambiental entre parcelas) foi considerada como igual a 7,0, segundo os resultados de ROBINSON *et alii* (1949) e SENTZ (1971) e, também utilizado por RAMALHO (1977) em estudos sobre a eficiência relativa entre processos de seleção intrapopulacional.

As variâncias genéticas aditivas ($\sigma_{A_{11}}^2$, $\sigma_{A_{22}}^2$, $\sigma_{A_{12}}^2$, $\sigma_{A_{21}}^2$ e $\sigma_{A_{(12)}}^2$), genéticas dominantes ($\sigma_{D_{11}}^2$, $\sigma_{D_{22}}^2$ e $\sigma_{D_{12}}^2$) e covariâncias genéticas aditivas ($\sigma_{A_1 A_2}$ e $\sigma_{A_2 A_1}$) foram

obtidas considerando-se que as frequências gênicas das populações e seus cruzamentos se ajustam a uma distribuição Beta, cujo campo de domínio está compreendido entre os valores 0 e 1. Assim, as variâncias e covariâncias genéticas são expressas em função de α e d e representam valores médios esperados de um caráter quantitativo cujos locos apresentam frequências gênicas variáveis e obedecem a uma distribuição definida. O mesmo procedimento foi adotado por HO e COMSTOCK (1980), RAMALHO (1977), MIRANDA Fº (1978, 1982) e PEREIRA (1980) em estudos teóricos de Genética Quantitativa.

A distribuição Beta tem a seguinte função de densidade:

$$\phi p = \frac{\Gamma(x+y)}{\Gamma(x)\Gamma(y)} \cdot p^{x-1} \cdot (1-p)^{y-1}, \text{ onde } \Gamma \text{ cor-}$$

responde à função gama.

Para o estudo em questão considerou-se uma população (1) que simula um Composto (frequência média dos alelos favoráveis igual a 0,5), e outra população (2) que simula uma Variedade Melhorada (frequência média dos alelos favoráveis igual a 0,6) e o cruzamento entre estas populações, considerando que as distribuições das frequências gênicas das duas populações são independentes. MIRANDA Fº (1978, 1982) também utilizou-se destas mesmas populações em estudos sobre correlações genéticas e progresso esperado na heterose via seleção recorrente recíproca. As caracterizações destas distribuições encontram-se na Tabela 9.

Tabela 9. Caracterização das distribuições de frequências gênicas das populações de acordo com a função Beta e, a combinação das populações com as respectivas funções de densidade na distribuição conjunta. (Adaptado de MIRANDA Fº, 1978)

População	Beta (x,y)	$\phi(p \text{ ou } r)$	Média	Variância
1	Beta (2,2)	$6r(1-r)$	0,5	0,05
2	Beta (3,2)	$12p^2(1-p)$	0,6	0,04
Cruzamento	$\phi(p, r)^+$	$72pr^2(1-p)(1-r)$		

⁺ - Considerando-se que as distribuições são independentes:

$$\phi(p, r) = \phi(p) \cdot \phi(r).$$

Os valores esperados para qualquer parâmetro são obtidos através da integração:

$$E(\sigma_x^2) = \int_0^1 \sigma_x^2 \phi(p) dp, \quad E(\sigma_x^2) = \int_0^1 \sigma_x^2 \phi(r) dr$$

para as populações 1 e 2, respectivamente, e

$$E(\sigma_x^2) = \int_0^1 \int_0^1 \sigma_x^2 \phi(p, r) dp dr \text{ para o cruzamento.}$$

Com exceção das covariâncias genéticas, $\sigma_{A_1 A_2}$ e $\sigma_{A_2 A_1}$, os demais valores esperados das variâncias genéticas foram obtidos em MIRANDA Fº (1978).

As figuras 6 e 7 representam, graficamente, as distribuições representativas das populações 1 e 2, onde os

pontos máximos das figuras ocorrem para valores de r e p iguais a $1/2$ e $2/3$, respectivamente.

Os valores esperados das variâncias e covariâncias genéticas definidas para as duas populações e o respectivo híbrido interpopulacional, encontram-se na Tabela 10.

Para os fins do presente trabalho, considerou-se o grau médio de dominância $d/a = 1,0$, que é representativo do caráter produção de grãos em milho (COMSTOCK e ROBINSON, 1948 e ROBINSON *et alii*, 1949) e, as eficiências relativas foram obtidas considerando-se o progresso genético esperado anual.

Desde que $\sigma_{A_{21}}^2 > \sigma_{A_{11}}^2 > \sigma_{A_{(12)}}^2 > \sigma_{A_{22}}^2 > \sigma_{A_{12}}^2$ (vide Tabela 10), supos-se que $h_{21}^2 > h_{11}^2 > h_{(12)}^2 > h_{22}^2 > h_{12}^2$; assim foram mantidas estas relações, em porcentagem, quando da atribuição dos valores dos coeficientes de herdabilidades para a obtenção dos desvios padrões fenotípicos. Exemplificando, a $\sigma_{A_{(12)}}^2$ corresponde a 87,5% da $\sigma_{A_{11}}^2$ e, portanto, ao atribuir o valor de $h_{11}^2 = 5\%$, considerou-se $h_{(12)}^2 = 4,375\%$ que corresponde a 87,5% da $h_{(11)}^2$.

Tabela 10. Valores esperados das variâncias e covariâncias genéticas para populações com diferentes distribuições de frequências gênicas e para o híbrido entre elas (Adaptado de MIRANDA FQ, 1978)*

Parâmetros	População 1			População 2		
	a^2	ad	d^2	a^2	ad	d^2
σ_A^2	140	0	20	140	-40	20
σ_D^2	0	0	60	0	0	60
População 1 x População 2						
	a^2	ad	d^2			
$\sigma_{A_{12}}^2$	140	-56	28			
$\sigma_{A_{21}}^2$	140	0	28			
$\sigma_{A_{(12)}}^2$	140	-28	28			
$\sigma_{D_{12}}^2$	0	0	56			
$\sigma_{A_1 A_2}$	140	-28	0			
$\sigma_{A_2 A_1}$	140	-20	0			

* - Os valores da tabela estão multiplicados por 350.

4. RESULTADOS

4.1. Progresso genético esperado no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional

Para complementar o item referente ao progresso esperado na seleção (item 3.2.d), houve necessidade de derivar as expressões para a estimação do progresso esperado no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional, simultânea, em duas populações.

Considerando-se duas populações (1 e 2) em equilíbrio de Hardy-Weimberg, e um modelo genético simples como o de FALCONER (1960), onde os efeitos epistáticos são negligenciados e, onde: p e r são as frequências dos alelos favoráveis e q e s as frequências dos alelos desfavoráveis do mesmo loco nas duas populações, respectivamente; a e d referem-se à metade da diferença entre os homozigotos e efeito de dominância, respectivamente; Δ_p e Δ_r referem-se às alterações nas frequências de p e r , respectivamente, via seleção e, α_1 e α_2 são os efeitos médios de uma substituição gênica nas populações 1 e 2, respectivamente, obtém-se:

$P_{10} = u + (p-q)a + 2pqd$, média da população 1 original;

$P_{20} = u + (r-s)a + 2rsd$, média da população 2 original;

$F_{10} = (1/2)(P_{10} + P_{20}) + h_o$, média do híbrido interpopulacional (1x2) e, h_o refere-se à heterose;

$P_{11} = P_{10} + 2\Delta p\alpha_1$ (negligenciando Δ_p^2), média da população 1 após um ciclo de seleção;

$P_{21} = P_{20} + 2\Delta r\alpha_2$ (negligenciando Δ_r^2), média da população 2 após um ciclo de seleção;

$F_{11} = F_{10} + \Delta p\alpha_2 + \Delta r\alpha_1$ (negligenciando $\Delta p \cdot \Delta r$), média do híbrido interpopulacional (1x2) após um ciclo de seleção nas populações 1 e 2, e

$G_s H = F_{11} - F_{10} = \Delta p\alpha_2 + \Delta r\alpha_1$, progresso genético esperado no híbrido interpopulacional.

As expressões de Δp e Δr para diversos processos de seleção foram obtidos por EMPIG *et alii* (1972) e, aquelas de interesse para o presente trabalho estão reproduzidas na tabela abaixo.

Método de Melhoramento	Δp ou Δr^*	
	Seleção Entre	Seleção Dentro
Famílias de Meios Irmãos (FMI)	$\Delta p = \frac{K(1/4)}{\sigma_{FMI_1}} pq\alpha_1$ $\Delta r = \frac{K(1/4)}{\sigma_{FMI_2}} rs\alpha_2$	$\Delta p = \frac{K(3/8)}{\sigma_{dMI_1}} pq\alpha_1$ $\Delta p = \frac{K(3/8)}{\sigma_{dMI_2}} rs\alpha_2$
Famílias de Irmãos Germanos (FIG)	$\Delta p = \frac{K(1/2)}{\sigma_{FIG_1}} pq\alpha_1$ $\Delta r = \frac{K(1/2)}{\sigma_{FIG_2}} rs\alpha_2$	$\Delta p = \frac{K(1/4)}{\sigma_{dIG_1}} pq\alpha_1$ $\Delta r = \frac{K(1/4)}{\sigma_{dIG_2}} rs\alpha_2$

* - σ_F e σ_d são os desvios padrões fenotípicos entre e dentro de famílias, respectivamente, inerentes a cada método de melhoramento;

K - é o diferencial de seleção estandardizado.

As expressões dos progressos esperados no híbrido interpopulacional, via seleção intrapopulacional simultânea nas duas populações 1 e 2, foram, portanto, obtidas substituindo Δp e Δr em $G_s H = \Delta p\alpha_2 + \Delta r\alpha_1$. Assim obteve-se:

$$G_s^H_{SPMI} = \frac{K_1 (1/8) \sigma_{A_1 A_2}}{\sigma_{FMI_1}} + \frac{K_2 (1/8) \sigma_{A_2 A_1}}{\sigma_{FMI_2}}, \text{ para a Seleção Entre Progênies de Meios Irmãos com Sementes Remanescentes;}$$

$$G_s^H_{SdMI} = \frac{K_1 (3/16) \sigma_{A_1 A_2}}{\sigma_{dMI_1}} + \frac{K_2 (3/16) \sigma_{A_2 A_1}}{\sigma_{dMI_2}}, \text{ para a Seleção Dentro de Progênies de Meios Irmãos;}$$

$$G_s^H_{SPIG} = \frac{K_1 (1/4) \sigma_{A_1 A_2}}{\sigma_{FIG_1}} + \frac{K_2 (1/4) \sigma_{A_2 A_1}}{\sigma_{FIG_2}}, \text{ para a Seleção Entre Progênies de Irmãos Germanos com Sementes Remanescentes;}$$

$$G_s^H_{SdIG} = \frac{K_1 (1/8) \sigma_{A_1 A_2}}{\sigma_{dIG_1}} + \frac{K_2 (1/8) \sigma_{A_2 A_1}}{\sigma_{dIG_2}}, \text{ para a Seleção Dentro de Progênies de Irmãos Germanos;}$$

onde: $\sigma_{A_1 A_2}$ e $\sigma_{A_2 A_1}$ são covariâncias genéticas aditivas entre as populações 1 e 2 com o respectivo híbrido interpopulacional (população recíproca utilizada como macho). Vide definição na Tabela 6 (Material e Métodos).

K_1 e K_2 são os diferenciais de seleção standardizados associados às intensidades de seleção aplicadas nas populações 1 e 2, respectivamente;

σ_{FMI} e σ_{FIG} são os desvios padrões fenotípicos entre médias de progênies de meios irmãos e irmãos germanos, a nível intrapopulacional, respectivamente e,

σ_{dMI} e σ_{dIG} são os desvios padrões fenotípicos dentro de progênies de meios irmãos e irmãos germanos, a nível intrapopulacional, respectivamente.

Para a obtenção de $G_s H$ de qualquer processo de seleção intrapopulacional aplicado simultaneamente em duas populações (genericamente denominadas de 1 e 2), pode-se utilizar da seguinte expressão:

$$G_s H = \frac{K_1 (C/2) \sigma_{A_1 A_2}}{\sigma_{F_1}} + \frac{K_1 (C/2) \sigma_{A_2 A_1}}{\sigma_{F_2}}$$

onde: C é a quantidade que multiplica a variância genética aditiva (σ_A^2) nas fórmulas dos progressos esperados dos respectivos processos de seleção intrapopulacionais (coeficiente de parentesco genético aditivo entre a unidade de seleção e o material melhorado).

4.2. Resultados gerais dos experimentos

Os valores médios dos três caracteres avaliados para as duas populações, o híbrido entre elas, a testemunha e os valores de heterose, encontram-se na Tabela 11. Para o caráter peso de espigas, encontraram-se 117,99; 112,87 e 123,56 gramas por planta, que correspondem a 5,9; 5,64 e 6,18 toneladas por hectare, para as populações ESALQ-PB1, BR-105 e o híbrido interpopulacional, respectivamente. A produtividade do híbrido interpopulacional corresponde a 88,82% do híbrido comercial (CARGILL 511). Para o caráter altura da planta, encontraram-se 203,91; 186,36 e 197,12 e para a altura da espiga, 112,78; 98,23 e 104,86 centímetros por planta, respectivamente para as populações ESALQ-PB1; BR-105 e o híbrido interpopulacional. A testemunha (CARGILL 511), apresentou os seguintes valores: 139,12 gramas por planta, 209,14 e 115,82 centímetros por planta, para peso de espigas, altura

da planta e altura da espiga, respectivamente.

Os valores de heterose em relação à média dos pais foram de 8,13 gramas por planta (7,04%); 1,99 (1,02%) e -0,65 (-0,62%) centímetros por planta e, em relação ao pai superior, foram de 5,57 gramas por planta (4,72%); -6,79 (-3,33%) e -7,92 (-7,02%) centímetros por planta, para peso de espigas, altura da planta e altura da espiga, respectivamente.

Os valores e significâncias dos quadrados médios obtidos nas análises da variância em parcelas subdivididas, para os três caracteres, envolvendo as duas populações e seus respectivos híbridos, juntamente com os coeficientes de variação, encontram-se nas tabelas 12 a 14. Os quadrados médios não foram significativos (teste F) para a interação Ge nótipos x Tipos de Progenie (G x P), sendo significativos para a variação entre Genótipos e entre Tipos de Progenies, para os três caracteres. Os coeficientes de variação estão em torno de 14,0; 5,0 e 6,0% para peso de espigas, altura da planta e da espiga, respectivamente, podendo ser considerados dentro dos limites aceitáveis na experimentação agrônômica.

As análises de variância para cada tipo de progenie, para os três caracteres, com as respectivas significâncias dos quadrados médios, encontram-se nas tabelas 15 a 20. Os quadrados médios, para a variação entre progenies, envolvendo as duas populações, foram significativos (teste F) para os três caracteres, com exceção do caráter peso de espigas envolvendo a população BR-105, indicando que, para este caráter, a variabilidade genética é baixa e não pode ser detectada com o nível de precisão destes experimentos.

As análises de covariância entre progenies de meios irmãos intra e interpopulacionais, para as duas popula-

ções e os três caracteres, encontram-se nas Tabelas 21 a 23.

4.3. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos e progressos esperados com seleção

As estimativas das variâncias e covariâncias genéticas, ambientais e fenotípicas, intra e interpopulacionais, para os caracteres peso de espigas, altura da planta e altura da espiga, encontram-se nas tabelas 24 a 29. Nas tabelas 27 a 29, são apresentadas somente as variâncias e covariâncias genéticas aditivas, cujas definições em termos de frequências gênicas e efeitos genotípicos encontram-se na Tabela 6 em Material e Métodos e, os valores de $\phi = (\hat{\sigma}_{A_{12}}^2 + \hat{\sigma}_{A_{21}}^2) / (\hat{\sigma}_{A_1 A_2} + \hat{\sigma}_{A_2 A_1})$, para os três caracteres.

Para o caráter peso de espigas as estimativas das variâncias genéticas aditivas foram de 236,24490 e 181,04480 a nível intrapopulacional e 370,44898 e 154,54692 (gramas por planta)² a nível interpopulacional e, as estimativas das covariâncias genéticas aditivas foram de 284,55510 e 130,26944 (gramas/planta)², para as populações ESALQ-PB1 e BR-105, respectivamente.

Para o caráter altura da planta as estimativas das variâncias genéticas aditivas foram de 223,11800 e 259,87604 a nível intrapopulacional e 265,46218 e 245,07612 (centímetros/planta)² a nível interpopulacional e, para as covariâncias genéticas aditivas foram de 260,30962 e 224,64400 (centímetros/planta)². Para a altura da espiga, encontraram-se 91,37516 e 70,07040 a nível intrapopulacional e 110,51301 e 65,60800 (centímetros/planta)² a nível interpopulacional e, para as estimativas das covariâncias genéticas aditivas encontraram-se 95,68306 e 70,40102 (centímetros/planta)², respecti

vamente, para as populações ESALQ-PB1 e BR-105.

Comparando-se as estimativas das variâncias genéticas aditivas inter e intrapopulacionais, verifica-se que as interpopulacionais foram 56,81; 18,98 e 20,94% superiores às intrapopulacionais para a população ESALQ-PB1 e, 16,85; 5,70 e 6,37% inferiores às intrapopulacionais para a população BR-105, para peso de espigas, altura da planta e altura da espiga, respectivamente.

Estimando-se as relações entre variâncias genéticas aditivas inter e intrapopulacionais $(\sigma_{A11}^2 + \sigma_{A22}^2) / (\sigma_{A12}^2 + \sigma_{A21}^2)$, obtiveram-se: 1,249; 1,057 e 1,099; os valores de $\hat{\phi} = (\hat{\sigma}_{A11}^2 + \hat{\sigma}_{A22}^2) / (\hat{\sigma}_{A12}^2 + \hat{\sigma}_{A21}^2)$ foram de: 1,256; 1,053 e 1,060 para peso de espigas, altura da planta e da espiga, respectivamente.

As estimativas dos coeficientes de herdabilidades no sentido restrito ao nível de plantas, foram de: 10,55 e 7,14% para peso de espigas, 72,36 e 71,77% para altura da planta e 50,28 e 58,74% para altura da espiga, respectivamente, para as populações ESALQ-PB1 e BR-105. Como esperado, devido aos altos valores da variância ambiental entre parcelas (σ_e^2) e da variância fenotípica dentro de progênies (σ_d^2), os coeficientes de herdabilidade para peso de espigas foram baixos, ocorrendo o inverso para altura da planta e espiga.

É preciso ressaltar que, devido a anormalidades climáticas ocorridas durante o ano agrícola, as estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos apresentaram elevados erros.

As estimativas dos progressos esperados com seleção encontram-se nas tabelas 30 a 34, para as duas popula-

ções e os três caracteres estudados. De uma maneira geral, com exceção dos processos II e V de seleção envolvendo a população BR-105, os progressos esperados para peso de espigas por ciclo (tabelas 30 e 31), são relativamente elevados. Isto ocorreu porque considerou-se uma elevada intensidade de seleção (10%). Nos processos II e V de seleção considerou-se apenas a seleção entre as progênies, mas praticando-se também seleção dentro das progênies quando da recombinação, os progressos esperados seriam de 9,72 e 6,02% com progênies de meios irmãos e, 14,41 e 7,44% com progênies de irmãos germanos, para as populações ESALQ-PB1 e BR-105, respectivamente. Assim, para a população ESALQ-PB1, os processos II e V se tornariam superiores aos I e IV, respectivamente, pelo fato de a seleção entre progênies ser mais eficiente, uma vez que o progresso dentro de progênies seria idêntico para os processos I e II e, também para IV e V. O progresso esperado com progênies de irmãos germanos foi superior ao de meios irmãos, para todos os processos de seleção considerados.

Para os caracteres altura da planta e da espiga, as estimativas dos progressos esperados estão nas tabelas 32 e 33. Verifica-se que o método que acarreta maior progresso é a seleção massal, indistintamente, para as duas populações.

Em relação a heterose original os progressos esperados para a heterose, para os três caracteres, são elevados, mas de valores muito baixos quando comparados ao híbrido interpopulacional e à média das populações parentais. Assim, para peso de espigas, o progresso esperado foi de 18,94%; 1,33 e 1,25%; para altura da planta encontraram-se 22,61; 0,23 e 0,22% e para altura da espiga 30,77; 0,19 e 0,18%, respectivamente em relação à heterose original; média dos pais e híbrido interpopulacional, para a seleção recorren

te recíproca com meios irmãos obtidos de plantas prolíficas. Para a seleção recorrente recíproca com irmãos germanos o progresso esperado na heterose foi de 33,58; 2,37 e 2,21%, respectivamente em relação à heterose original, média dos pais e do híbrido interpopulacional, para o caráter peso de espigas.

Na Tabela 34 encontram-se os progressos esperados nos híbridos interpopulacionais via seleção massal (para altura da planta e espiga), via seleção entre e dentro de progênes de meios irmãos (para os três caracteres) e via seleção entre e dentro de progênes de irmãos germanos (para peso de espigas), nas duas populações, simultaneamente. Verifica-se que estes valores estão um pouco abaixo da média dos progressos esperados para as populações *per se* para peso de espigas e, um pouco acima para os caracteres altura da planta e espiga.

As estimativas dos coeficientes de correlação genética entre os tipos de progênes apresentaram os seguintes valores: $r_{12} = 0,96$ e $r_{21} = 0,79$ para peso de espigas; $r_{12} = 1,07$ e $r_{21} = 0,89$ para altura da planta e, $r_{12} = 0,95$ e $r_{21} = 1,04$ para altura da espiga.

4.4. Comparações entre processos de seleção intra e interpopulacionais no melhoramento do híbrido interpopulacional

Na Tabela 35 encontram-se as eficiências relativas entre alguns processos de seleção inter e intrapopulacionais no melhoramento do híbrido interpopulacional para o caráter peso de espigas e, na Tabela 36 para os caracteres altura da planta e da espiga, utilizando-se das estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos obtidos das populações ESALQ-PB1, BR-105 e do híbrido interpopulacional.

Os resultados das eficiências relativas para os caracteres altura da planta e da espiga considerando o número mínimo de anos por ciclo, mostra que a seleção massal é cerca de 50% superior e, a seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos (SEDPMI) é apenas 6% inferior a seleção recorrente recíproca com meios irmãos obtidas de plantas prolíficas (SRRMI). Considerando o ciclo normal, a seleção massal é cerca de 75% superior e, a SEDPMI cerca de 55% superior a SRRMI.

Para o caráter peso de espigas, considerando o número mínimo de anos por ciclo, os resultados mostram que a seleção recorrente recíproca com irmãos germanos (SRRIG) é 0,74% inferior a seleção entre e dentro de progênies de irmãos germanos (SEDPIG) e 26,84% superior a SEDPMI; a SRRMI é 13,75% superior a SEDPIG e 45,37% superior a SEDPMI. Considerando o ciclo normal, a SRRIG é 18,35% inferior a seleção entre progênies de irmãos germanos (SEPIG) e 12,53% inferior a SEDPMI; a SRRMI é 29,82% inferior a SEPIG e 24,82% inferior a SEDPMI.

Na Tabela 37 encontram-se as eficiências relativas entre a SRRIG e a SRRMI, para o caráter peso de espigas. Considerando o número mínimo de anos, a SRRIG é 12,75% inferior a SRRMI e, considerando o ciclo normal, a SRRIG é 16,34% superior a SRRMI.

Nas figuras 1 a 4 encontram-se as eficiências relativas entre alguns processos de seleção inter (SRRMI e SRRIG) e intrapopulacionais (SEDPMI e SEDPIG) no melhoramento do híbrido interpopulacional, para o caráter produção de grãos, utilizando-se da metodologia descrita no item 3.2.3. (Material e Métodos) que é baseado em valores esperados de variâncias genéticas para diferentes tipos de distribuições

de frequências gênicas, que representam diferentes populações. Na figura 5 utilizou-se desta mesma metodologia para estimar a eficiência relativa entre a SRRIG e SRRMI.

Nas figuras 1 e 2 considerou-se o número mínimo de anos em que cada ciclo pode ser completado e, nas figuras 3 e 4 que todas as fases das metodologias são realizadas no verão (ciclo normal), para quatro diferentes combinações de intensidade de seleção e para diferentes níveis de herdabilidades.

5. DISCUSSÃO

5.1. Avaliação geral das populações e do híbrido interpopulacional

As médias observadas para peso de espigas: 5,90; 5,64 e 6,18 toneladas por hectare, correspondem a 84,82; 81,08 e 88,82% da produtividade do híbrido comercial, para as populações ESALQ-PB1, BR-105 e o híbrido interpopulacional, respectivamente. Verifica-se que o híbrido interpopulacional é apenas 11,18% menos produtivo que o híbrido comercial CAR-GILL 511, e apresenta uma altura média de 1,97 m para altura da planta e 1,05 m para altura da espiga.

Os valores de heterose em relação à média dos pais para peso de espigas (7,04%) é de magnitude semelhante às heteroses médias encontradas por LONNQUIST e GARDNER (1961), COMPTON *et alii* (1965), HALLAUER e EBERHART (1966) e HALLAUER e SEARS (1968) e, em relação ao pai superior (ESALQ-PB1) a heterose é de 4,72%. Para os caracteres altura da planta e da espiga os valores de heterose foram baixos (1,02% e -0,62%, respectivamente) e semelhantes àqueles obtidos por PATERNIANI

(1970), MIRANDA F? (1974) e SOUZA JR. (1981a); em relação ao pai superior (ESALQ-PB1), as heteroses foram negativas (-3,33% e -7,02%, respectivamente para altura da planta e da espiga). Estes resultados indicam que os caracteres altura da planta e da espiga do híbrido interpopulacional apresentam pouca discrepância em relação à média das populações parentais.

Valores semelhantes, para peso de espigas, foram obtidos por MIRANDA F? (1983 - não publicado) na avaliação de algumas populações, onde estavam incluídas as populações ESALQ-PB1 e BR-105, e os respectivos cruzamentos, obtidos segundo o esquema dialélico parcial. Para a heterose, o autor encontrou $h_{mp} = 11,78\%$ e a produção do híbrido interpopulacional correspondeu a 89,6% do híbrido comercial CARGILL 511.

MOLL *et alii* (1962) e MOLL *et alii* (1965) verificaram que existe uma relação estreita entre a magnitude da heterose e a divergência genética dos pais. De fato, a magnitude da heterose (h), em relação à média dos pais, observada no cruzamento entre duas populações é definida como: $h = \sum_i (p_i - r_i)^2 d_i$ (FALCONER, 1960), onde p_i e r_i são as frequências dos alelos favoráveis nas duas populações e d é o efeito de dominância. Consequentemente, para existir heterose é necessário existir divergência genética (frequências gênicas diferentes) entre as duas populações, nos locos com algum grau de dominância. Assim, as duas populações ESALQ-PB1 e BR-105 não podem ser consideradas muito divergentes geneticamente, haja vista a magnitude da heterose observada.

Considerando que se tratam de duas populações que apresentam elevada produtividade, elevado valor de heterose não era esperado "a priori", de acordo com os relatos de

literatura citados por HALLAUER e MIRANDA Fº (1981) que mostram que populações muito produtivas não apresentam elevados valores de heterose em cruzamentos.

A heterose para peso de espigas só pode ser utilizada para fins comerciais quando for positiva em relação ao pai superior, isto é, quando o híbrido superar a população mais produtiva.

Utilizando-se do modelo genético descrito no item 4.1., a heterose em relação ao pai superior é definido como: $h_{ps} = \sum_i (r_i - p_i) \alpha_i$ (vide apêndice), onde r_i e p_i são as frequências dos alelos favoráveis nas populações inferior e superior, respectivamente e α_i é o efeito médio de uma substituição gênica na população superior. Assim, verifica-se que para h_{ps} ser positivo é necessário que os alelos favoráveis cujas frequências são baixas na população superior, tenham frequências elevadas na população inferior. Dessa maneira a população inferior complementa a superior, fazendo com que o híbrido entre elas tenha maior quantidade de genes favoráveis acumulados que o pai superior.

Baseando-se no levantamento efetuado por HALLAUER e MIRANDA Fº (1981) que encontraram valores variando de -9,9 a 43%, com média de 8,2%, para a heterose em relação ao pai superior para produção de grãos, conclui-se que a população BR-105 complementa geneticamente a população ESALQ-PB1 com uma magnitude não desconsiderável, haja vista a elevada produtividade da população superior (ESALQ-PB1).

Um aspecto que se deve ressaltar é que as heteroses, em relação ao pai superior, para altura da planta e da espiga sendo negativas, o híbrido interpopulacional tem porte mais baixo que a população superior (ESALQ-PB1) o que representa uma vantagem do ponto de vista agrônomo, princi-

palmente em relação ao acamamento.

Como enfatizou SOUZA JR. (1981a), o comportamento de um híbrido interpopulacional representa o comportamento médio de todos os possíveis híbridos simples provenientes do cruzamento entre linhagens das duas populações parentais, pois os genes das linhagens, que gerarão os híbridos simples, são funções das frequências destes genes nas variedades de onde foram obtidas. Consequentemente, se um híbrido interpopulacional for muito produtivo, esperam-se obter híbridos (simples, duplos e triplos) selecionados que excedam consideravelmente o híbrido interpopulacional.

Dessa maneira, como a produtividade do híbrido interpopulacional é apenas 11,18% inferior ao híbrido comercial CARGILL 511, conclui-se que as duas populações são materiais promissores para a obtenção de híbridos, pois existem possibilidades de selecionar híbridos de linhagens que superem consideravelmente os híbridos comerciais e, estes híbridos terão, possivelmente, porte mais baixo que a testemunha.

Outro aspecto a considerar é que estas populações já foram submetidas à seleção com progênes S_1 e, portanto, a depressão por endogamia não é muito elevada, como constatarem VIANA *et alii* (1982) para a população BR-105 e MIRANDA Fº (1983 - Comunicação pessoal) para a população ESALQ-PB1. Assim, como as populações apresentam elevadas produtividades, associadas à baixa depressão por endogamia, existem possibilidades de obtenção de linhagens bastante produtivas, as quais poderiam permitir a obtenção e posterior comercialização de híbridos simples. Convém ressaltar, que linhagens vigorosas também é um dos fatores de importância para outros tipos de híbridos (triplos e duplos).

5.2. Variabilidade genética intra e interpoblacional

As significâncias dos quadrados médios (teste F) nas análises das variâncias em parcelas subdivididas, para os três caracteres e para as duas populações, mostram que existe variação entre genótipos (plantas), entre os tipos de progênie e não detectou-se significância para a interação genótipo x tipo de progênie (G x P). Assim, como os genótipos foram avaliados através de dois tipos de progênie de meios irmãos, a significância para genótipos indica a presença de variabilidade genética aditiva; a significância entre tipos de progênie mostra que existe divergência genética entre as populações, pois como as populações foram utilizadas como testadoras recíprocas uma da outra, se tivessem a mesma estrutura genética não ocorreria diferença entre os tipos de progênie e, a não significância para a interação (G x P) mostra que o comportamento dos genótipos são consistentes e independem do tipo de progênie. MIRANDA F^o e PATERNIANI (1983), dispondo apenas do caráter produção de grãos, em estudo da mesma natureza mas utilizando-se de outras populações, obtiveram resultados semelhantes e, portanto, tais resultados devem ser comuns quando as populações utilizadas forem divergentes geneticamente e possuírem variabilidade genética.

A não significância da interação Genótipo x Tipo de Progênie é indicativo de que a correlação genética entre os tipos de progênie deve ser elevada. Assim, encontraram-se os seguintes valores de correlação genética, respectivamente para as populações ESALQ-PB1 e BR-105: $r_{12} = 0,96$ e $r_{21} = 0,79$ para peso de espigas; $r_{12} = 1,07$ e $r_{21} = 0,89$ para altura da planta e, $r_{12} = 0,95$ e $r_{21} = 1,04$ para altura da espiga. MOLL e STUBER (1971) encontraram $r_{12} = 0,63$ e $r_{21} = 0,72$ para peso de espigas, utilizando-se das populações

Jarvis e Indian Chief; utilizando-se dos dados de MIRANDA Fº e PATERNIANI (1983), das populações Cateto e Piramex, encontra-se $r_{12} = 1,22$ e $r_{21} = 0,55$. Como o limite superior da correlação é 1,0, os valores acima deste limite estão associados a erros das estimativas. De qualquer maneira verifica-se que as correlações genéticas entre os dois tipos de progênies são elevadas e, que devem estar associadas às estruturas genéticas das populações e ao caráter. Os valores encontrados para as populações utilizadas no presente trabalho, indicam que a avaliação de qualquer um dos tipos de progênies pode ser igualmente eficiente para fins de melhoramento.

As magnitudes das estimativas das variâncias e covariâncias genéticas aditivas mostram que as populações diferem consideravelmente quanto a variabilidade genética, para os três caracteres estudados, pois com exceção da variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_{A_{11}}^2$) da população ESALQ-PB1 para o caráter altura da planta, todas as outras estimativas da população ESALQ-PB1 são superiores às da população BR-105. De fato, para a obtenção da população BR-105 foi utilizada uma alta intensidade de seleção entre progênies S_1 (Tailândia), (MÔRO, 1981). Consequentemente, uma diminuição da variabilidade genética era esperada.

As estimativas das variâncias genéticas aditivas intrapopulacionais para peso de espigas ($\hat{\sigma}_{A_{11}}^2 = 236,24490$ e $\hat{\sigma}_{A_{22}}^2 = 181,04480$, das populações ESALQ-PB1 e BR-105, respectivamente), encontram-se abaixo da média do levantamento efetuado por RAMALHO (1977) para este caráter ($\hat{\sigma}_A^2 = 320,0$); para os caracteres altura da planta ($\hat{\sigma}_{A_{11}}^2 = 223,11800$ e $\hat{\sigma}_{A_{22}}^2 = 259,87604$) e altura da espiga ($\hat{\sigma}_{A_{11}}^2 = 91,37516$ e $\hat{\sigma}_{A_{22}}^2 =$

= 70,07040), as estimativas situam-se, no levantamento efetuado por GHINI e MIRANDA Fº (1979), próximos da média ($\hat{\sigma}_A^2 = 242,0$) e abaixo da média ($\hat{\sigma}_A^2 = 160,0$), respectivamente para os dois caracteres.

As estimativas da variância genética aditiva para peso de espigas, correspondem a 98% da obtida por MIRANDA Fº (1979 - $\hat{\sigma}_{A_{11}}^2 = 241,09$) para a população ESALQ-PB1, em Piracicaba-SP e, 29% superior a obtida por MORO (1981 - $\hat{\sigma}_{A_{22}}^2 = 140,03945$) para a população BR-105 em Jardinópolis-SP.²² Apesar destas comparações serem limitadas devido às interações genótipos x anos e/ou genótipos x ambientes, verifica-se que, realmente, a população ESALQ-PB1 possui maior quantidade de variabilidade genética, para este caráter, que a população BR-105.

As informações sobre as magnitudes das variâncias genéticas a nível interpopulacional são escassas e, portanto, pode-se comparar a estimativa da variância genética aditiva interpopulacional ($\sigma_{A(12)}^2$) do trabalho com as estimativas obtidas em trabalhos individuais.

Assim, a magnitude da estimativa obtida no presente trabalho para peso de espigas é 64,85; 44,72 e 12,36% superior às estimativas obtidas por MIRANDA Fº e PATERNIANI (1983), OBILANA *et alii* (1979) e PATERNIANI e VENCovsky (1978), respectivamente. Para o caráter altura da espiga, a estimativa obtida é 52,66% inferior à obtida por OBILANA *et alii* (1979). As magnitudes das variâncias genéticas aditivas interpopulacionais foram, em média, 24,85; 5,70 e 9,09% superiores às intrapopulacionais, respectivamente para os caracteres peso de espigas, altura da planta e da espiga. Esses valores estão bem abaixo da estimativa média intrapop-

pulacional obtida por RAMALHO (1977) para produção de grãos e por GHINI e MIRANDA Fº (1979) para altura da espiga.

A estimativa da variância genética aditiva interpopulacional, para o caráter peso de espigas, obtida quando a população BR-105 foi utilizada como testadora ($\hat{\sigma}_{A_{12}}^2 = 370,44898$) é 56,81% superior à intrapopulacional ($\hat{\sigma}_{A_{11}}^2 = 236,24490$) e, quando a população ESALQ-PB1 foi utilizada como testadora a variância genética aditiva interpopulacional ($\hat{\sigma}_{A_{21}}^2 = 150,54692$) é 16,85% inferior à intrapopulacional ($\hat{\sigma}_{A_{22}}^2 = 181,04480$). Estes resultados estão de acordo com os trabalhos de RAWLINGS e THOMPSON (1962) e ALLISON e CURNOW (1966) sobre testadores, pois como a população BR-105 possui, em média, as frequências dos alelos favoráveis dos locos com algum grau de dominância mais baixas que a população ESALQ-PB1 (produtividade da população BR-105 é inferior a da população ESALQ-PB1), quando utilizada como testadora discrimina mais as progênies da população ESALQ-PB1 acarretando um aumento da variabilidade genética; e, o inverso ocorre, como era de esperar, quando a população ESALQ-PB1 foi utilizada como testadora, pois tendo, em média as frequências dos alelos favoráveis com algum grau de dominância superiores às da população BR-105, tende a homogeneizar as progênies da população BR-105, acarretando a diminuição da variabilidade genética. Dessa maneira, a população BR-105 é uma boa testadora para a população ESALQ-PB1.

As variâncias e covariâncias genéticas aditivas interpopulacionais podem ser comparadas, ao nível de um loco, com a variância intrapopulacional, pois pode-se demonstrar (vide apêndice) que:

$$\sigma_{A_1 A_2}^2 = \sigma_{A_{11}}^2 + 2 \sigma_{D_{11}} (p-r) \alpha_1;$$

$$\sigma_{A_2 A_1}^2 = \sigma_{A_{22}}^2 + 2 \sigma_{D_{22}} (r-p) \alpha_2;$$

$$\sigma_{A_{12}}^2 = \sigma_{A_{11}}^2 + 2 \sigma_{D_{11}} (p-r) (\alpha_1 + \alpha_2) \text{ e}$$

$$\sigma_{A_{21}}^2 = \sigma_{A_{22}}^2 + 2 \sigma_{D_{22}} (r-p) (\alpha_1 + \alpha_2); \text{ onde}$$

$\sigma_{D_{11}}$ e $\sigma_{D_{22}}$ são as raízes quadradas das variâncias genéticas dominantes, p e r são as frequências dos alelos favoráveis e α_1 e α_2 são os efeitos médios de uma substituição gênica, de um loco qualquer da população ESALQ-PB1 e BR-105, respectivamente.

Dessa maneira, para $p > r$ tem-se que: $\sigma_{A_1 A_2}^2 > \sigma_{A_{11}}^2$, $\sigma_{A_{12}}^2 > \sigma_{A_{11}}^2$, $\sigma_{A_2 A_1}^2 < \sigma_{A_{22}}^2$ e $\sigma_{A_{21}}^2 < \sigma_{A_{22}}^2$ e, para

$p < r$ ocorre o inverso. Verifica-se que, com exceção da estimativa $\sigma_{A_1 A_2}$ para altura da espiga, e considerando p a fre

quência de um alelo favorável na população ESALQ-PB1, estas relações foram mantidas, para os três caracteres, concordando com a interpretação ao nível de um loco; isto ocorreu porque a frequência média dos alelos favoráveis da população ESALQ-PB1 ($\bar{p}$) deve ser superior aos da população BR-105 ($\bar{r}$), para os três caracteres. É preciso ressaltar que, como as comparações são feitas ao nível de um loco e como são muitos os locos que controlam os caracteres estudados, pode ocorrer das duas populações possuírem quantidades contrabalanceadas de alelos favoráveis com frequências elevadas e, consequentemen-

te, estas relações não se verificam necessariamente. De qual
 quer maneira, se as populações não forem divergentes genética-
 mente ($p = r$), tem-se: $\sigma_{A_1 A_2}^2 = \sigma_{A_{12}}^2 = \sigma_{A_{11}}^2 = \sigma_{A_2 A_1}^2 = \sigma_{A_{21}}^2 =$
 $= \sigma_{A_{22}}^2$.

No presente trabalho não foi possível estimar
 as variâncias genéticas dominantes pois utilizou-se apenas de
 progênies de meios irmãos. No entanto, tem-se verificado, a
 nível intra e interpopulacional, que a variância genética a-
 ditiva é preponderante ($\sigma_A^2 / \sigma_D^2 > 1,0$), seguido da variância do
 dominante e, as variâncias epistáticas são negligenciáveis (LIN
 DSEY *et alii*, 1962; MOLL e ROBINSON, 1966; GARDNER, 1977;
 SENTZ, 1971; OBILANA, 1979; GOODRICH *et alii*, 1975, entre ou-
 tros).

As estimativas dos coeficientes de herdabilida-
 des no sentido restrito ao nível de plantas foram elevadas pa-
 ra altura da planta (72,36 e 71,77%) e altura da espiga (50,28
 e 58,74%) e baixas para peso de espigas (10,55 e 7,14%); os
 valores entre parênteses referem-se, respectivamente, às popu-
 lações ESALQ-PB1 e BR-105. Estas estimativas estão próximas
 da média obtida no levantamento efetuado por RAMALHO (1977)
 para produção de grãos e, nos efetuados por GHINI e MIRANDA
 Fº (1979) para altura da planta e da espiga.

Dessa maneira para os caracteres altura da
 planta e da espiga, quantidades consideráveis da variação fe-
 notípica total deve-se à variância genética aditiva, enquan-
 to que para peso de espigas as variações ambientais são pre-
 ponderantes na variação fenotípica total. Assim, como o su-
 cesso da seleção depende da magnitude relativa entre a quanti-
 dade da variância genética aditiva explorada e a variação fe-
 notípica total, para os caracteres altura da planta e da espiga
 esquemas simples de seleção, como a seleção massal, devem
 conduzir a bons resultados; enquanto que para o caráter peso

de espigas há necessidade de se utilizar esquemas mais sofisticados de seleção e técnicas experimentais adequadas visando diminuir as variações ambientais e, conseqüentemente, conseguir progressos substanciais com seleção.

5.3. Progressos esperados com seleção

As expressões dos progressos esperados são baseados na regressão linear entre a unidade de seleção e a população melhorada (VENCOVSKY, 1978) ou, segundo EMPIG *et alii* (1972), baseiam-se na regressão da frequência gênica sobre o valor genotípico. Conseqüentemente, está implícita a existência de uma covariância genética entre indivíduos que estão submetidos à seleção (unidade de seleção) e os seus descendentes (população melhorada).

Vários autores têm apresentado as expressões dos progressos esperados para processos de seleção intrapopulacionais e interpopulacionais (VENCOVSKY, 1978; EMPIG *et alii*, 1972; SPRAGUE e EBERHART, 1977; HALLAUER e MIRANDA Fº, 1981; entre outros), e para a seleção entre híbridos simples, duplos ou triplos (COCKERHAM, 1961). Como FISHER (1918) demonstrou, a covariância genética entre parentes é função de quantidades diferentes dos componentes da variância genética a nível intrapopulacional e, STUBER (1965) demonstrou que o mesmo ocorre a nível interpopulacional e, assim, nos processos de seleção intrapopulacionais a covariância genética, entre a unidade de seleção e a população melhorada, é função linear apenas da variância genética aditiva intrapopulacional (σ_A^2); em processos de seleção recorrente recíproca, esta covariância genética é função apenas das variâncias aditivas interpopulacionais ($\sigma_{A_{12}}^2$ e $\sigma_{A_{21}}^2$) e, para a seleção entre híbridos esta covariância é função das variâncias genéticas aditi-

vas e dominantes, em quantidades que variam com o processo de seleção.

No entanto, alguns tipos de covariância genética entre parentes não podem ser expressas nos componentes definidos por FISHER (1918) ou STUBER (1965), a não ser que se façam restrições nos modelos genéticos, como é o caso em que estão envolvidas diferentes gerações de endogamia (COCKERHAM, 1963), ou quando envolve relações entre progênes intra e interpopulacionais (COMPTON *et alii*, 1965; EMPIG *et alii*, 1972; MIRANDA Fº, 1978). Assim, quando pratica-se seleção entre progênes S_1 (endôgamas) a covariância genética entre as progênes e a população melhorada (não endôgama) é $\sigma_{A_1 A_1}^+ = 2p(1-p)\alpha_1\alpha_1^+$, onde α_1^+ é o efeito de uma substituição gênica na população sob uma geração de autofecundação (S_1); quando pratica-se seleção intrapopulacional baseando-se em "test-crosses", estas covariâncias genéticas são funções de $\sigma_{A_1 A_2} = 2p(1-p)\alpha_1\alpha_2$ e $\sigma_{A_2 A_1} = 2r(1-r)\alpha_1\alpha_2$. Para estimar $\sigma_{A_1 A_1}^+$ há necessidade de se obterem progênes S_1 e de meios irmãos de uma mesma planta e, para estimar $\sigma_{A_1 A_2}$ e $\sigma_{A_2 A_1}$ pode-se utilizar dos delineamentos genéticos a e b propostos por MIRANDA Fº (1982).

Como demonstrado no item 4.1., nas expressões dos progressos esperados no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional as covariâncias genéticas que definem as relações de parentesco são também, funções de $\sigma_{A_1 A_2}$ e $\sigma_{A_2 A_1}$, isto é, da covariância genética aditiva entre as populações e seu respectivo híbrido interpopulacional, e não dos componentes da variância genética definidos por FISHER (1918) ou STUBER (1965).

Nos processos de seleção recorrente recíproca,

portanto, o progresso esperado no híbrido é função linear de $\sigma_{A_{12}}^2$ e $\sigma_{A_{21}}^2$ e, o progresso esperado nas populações *per se* é função linear de $\sigma_{A_1A_2}$ e $\sigma_{A_2A_1}$ (vide tabelas 7 e 8). Assim, MIRANDA Fº (1982) sugeriu que a magnitude da relação $\phi = (\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2) / (\sigma_{A_1A_2} + \sigma_{A_2A_1})$, seja tomada como uma medida do potencial das populações para a expressão e melhoramento da heterose, pois se ϕ for superior a 1,0 indica que o progresso esperado no híbrido deve ser superior ao progresso esperado nas populações devido ao progresso na heterose. O autor utilizando-se de várias distribuições de frequências gênicas, estimou valores de ϕ para vários níveis de grau médio de dominância, que se encontram reproduzidos na Tabela 38.

Os valores estimados de ϕ foram: $\hat{\phi} = 1,256$ para peso de espigas, $\hat{\phi} = 1,053$ para altura da planta e $\hat{\phi} = 1,060$ para altura da espiga. O valor de $\hat{\phi}$ para peso de espigas é bem próximo do valor encontrado por MIRANDA Fº e PATERNIANI (1983) para produção de grãos ($\hat{\phi} = 1,273$). O valor encontrado para peso de espigas aproxima-se do valor esperado para o cruzamento entre duas populações divergentes geneticamente e grau de dominância em torno de 1,0 (Tabela 38). Para os caracteres altura da planta e espiga, os valores encontrados estão próximos dos valores esperados para os cruzamentos entre quaisquer populações e grau de dominância em torno de 0,5 (Tabela 38). Conforme salientado por MIRANDA Fº (1982), os valores de ϕ são mais influenciados pelo grau de dominância dos genes que controlam o caráter, do que pelas diferenças de estrutura das populações no que diz respeito às distribuições de frequências gênicas.

Estes resultados mostram que para o caráter peso de espigas o melhoramento interpopulacional deve acarretar progressos na heterose, enquanto para os outros caracteres os

progressos na heterose devem ser negligenciáveis. A comparação dos valores obtidos com os esperados estão de acordo com a hipótese de que o tipo de ação gênica que controla o caráter produção de grãos está ao redor da dominância completa e, para os caracteres altura da planta e espiga o tipo de ação gênica é a dominância parcial, segundo as estimativas médias obtidas por HALLAUER e MIRANDA F^o (1981) de um amplo levantamento de literatura.

Baseando-se, ainda, nos progressos esperados nas populações *per se* (Gs_{11}^{II} e Gs_{22}^{II}) e no híbrido interpopulacional (Gs_{12}^{III}) na seleção recorrente recíproca, MIRANDA F^o (1982) sugeriu que a estimativa do progresso esperado na heterose: $Gs_h = Gs_{12}^{III} - (1/2) (Gs_{11}^{II} + Gs_{22}^{II})$, fosse considerado como critério na escolha das populações a serem utilizadas em programas de seleção recorrente recíproca.

Os resultados dos progressos esperados na heterose foram de 1,54 (gramas/planta) no SRRMI para peso de espigas e que corresponde a 18,94%, 1,33% e 1,25%; para a SRRIG obteve-se 2,73 (gramas/planta) e que corresponde a 33,58%, 2,37% e 2,21%, respectivamente, em relação à heterose original, à média dos pais e ao híbrido interpopulacional. Estes resultados são elevados quando comparados ao estimado por MIRANDA F^o e PATERNIANI (1983) para a Seleção Recorrente Recíproca baseada em testcrosses de Progenies de Meios Irmãos (SRRTMI), onde encontrou-se $Gs_h = 0,82$ (gramas/planta) e que corresponde respectivamente, a 4,44%, 0,83% e 0,69% em relação a heterose original, à média dos pais e ao híbrido interpopulacional. Evidentemente, os resultados obtidos no presente trabalho são superiores aos de MIRANDA F^o e PATERNIANI (1983) devido ao fato de a SRRMI e SRRIG explorarem maiores quantidades de variabilidade genética que a SRRTMI, assim como os resultados da SRRIG são superiores aos de SRRMI. Para os caracteres altura da planta e altura da espiga, as estimativas dos pro-

gressos esperados na heterose são muito baixos, cerca de 0,20% em relação ao híbrido interpopulacional, concordando com as interpretações dadas com base nos valores obtidos para o parâmetro ϕ .

Os valores obtidos para os progressos esperados nas populações *per se* para peso de espigas, mostram que a SEDPMI é inferior a SEDPIG concordando com os resultados obtidos por RAMALHO (1977) quando utiliza-se da mesma intensidade de seleção e valores baixos a intermediários de herdabilidade. Os valores são elevados quando comparados aos obtidos na literatura e se deve ao fato de ter-se utilizado de elevada intensidade de seleção (10%).

Considerando apenas a seleção entre progênies nos esquemas I (SEDMI) e IV (SEDIG), para peso de espigas, verifica-se que para a população ESALQ-PB1 os esquemas II e V conduzem a um maior progresso que os esquemas I e IV, respectivamente e, para a população BR-105 ocorre o inverso. Isto ocorre porque a covariância genética aditiva ($\sigma_{A_1 A_2}$) que é utilizada na seleção da população ESALQ-PB1 utilizando a BR-105 como testadora (Tabela 28) é cerca de duas vezes superior a covariância ($\sigma_{A_2 A_1}$) utilizada para selecionar a população BR-105 utilizando a ESALQ-PB1 como testadora. Tais resultados estão de acordo com os trabalhos de HULL (1945), RAWLINGS e THOMPSON (1962) e ALLISON e CURNOW (1966) em que postularam que um testador eficiente, na ausência de sobredominância, deve ter muitos locos importantes com algum grau de dominância em homozigose recessiva. Assim, como a população BR-105 é menos produtiva que a ESALQ-PB1, é razoável supor-se que a primeira encerra maior quantidade de locos homozigotos, com algum grau de dominância, recessivos do que a segunda. Portanto espera-se um maior progresso na seleção para a população ESALQ-PB1 quando se utiliza como testador a população BR-105

em vez da própria população ESALQ-PB1.

Dessa maneira, se nos processos II e V de seleção forem adicionados os progressos esperados na seleção dentro de progênies, a ser praticado no lote de recombinação, os progressos totais seriam de 9,72 e 6,02% com progênies de meios irmãos e, 14,41 e 7,44% com progênies de irmãos germânos, respectivamente para as populações ESALQ-PB1 e BR-105.

Para os caracteres altura da planta e da espiga, verifica-se que a seleção massal é mais eficiente que os outros métodos. Como discutido anteriormente, para estes dois caracteres, quantidades consideráveis da variação fenotípica total deve-se à variação genética aditiva e, consequentemente, a seleção massal é muito eficiente no melhoramento destes caracteres, conforme tem sido constatado através de resultados relatados por diversos autores (VERA e CRANE, 1970; ACOSTA e CRANE, 1972; JOSEPHSON *et alii*, 1976).

Os progressos esperados no híbrido interpopulacional via seleção massal para altura da planta e da espiga estão acima dos progressos médios obtidos para as populações *per se* e via seleção recorrente recíproca. Para peso de espigas, os progressos esperados estão um pouco abaixo dos progressos médios obtidos para as populações *per se*, para os dois métodos, e, bastante próximos dos encontrados com a seleção recorrente recíproca, quando comparados pelo tipo de progênie.

O fato dos progressos esperados no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional estarem próximos dos progressos esperados via seleção interpopulacional, está de acordo com o trabalho de HALLAUER (1975) onde após um amplo levantamento de literatura, o autor conclui que as evidências demonstraram que os efeitos gênicos aditivos com ní-

veis de dominância variando de parcial a completa é o principal componente da variabilidade genética e, a sobredominância e epístase não tem muita importância, para o caráter produção de grãos. Assim, para os caracteres altura da planta e da espiga, onde, sabe-se que o nível de dominância é baixo (HALLAUER e MIRANDA F^o, 1981), a seleção interpopulacional tende a não ser muito efetiva, como mostram os resultados. Dessa maneira, para os caracteres estudados, a seleção aproveita em sua maior quantidade, a capacidade geral de combinação.

Um aspecto a ser ressaltado, é que com apenas um ciclo de seleção, a produção esperada do híbrido interpopulacional será apenas 5,66 e 1,56% inferior ao híbrido comercial com a SRRMI e SRRIG, respectivamente e, 4,4 e 2,0% inferior ao híbrido comercial com a SEDPMI e SEDPIG, respectivamente, nas duas populações. Assim, espera-se que com dois ciclos de seleção, intra ou interpopulacional, o híbrido interpopulacional atinja o nível de produtividade do híbrido comercial (CARGILL 511), que é representativo de híbridos comerciais de ciclo precoce.

Utilizando-se das propriedades da distribuição normal, estimaram-se os valores esperados dos híbridos simples e duplos mais produtivos antes e após dois ciclos de seleção recorrente recíproca com famílias de meios irmãos obtidos de plantas prolíficas. Para isso, considerou-se que as variâncias genéticas não se alteraram com os ciclos de seleção e, os desvios padrões entre médias dos híbridos duplos e simples foram obtidos através das relações: $\sigma_{HD}/1/2(\sigma_{FMI_{12}} + \sigma_{FMI_{21}}) = 1,18$ e $\sigma_{HS}/1/2(\sigma_{FMI_{12}} + \sigma_{FMI_{21}}) = 1,43$, para um nível de herdabilidade de 10%, adotando procedimento idêntico ao utilizado para a obtenção de desvios padrões envolvendo progênies de irmãos germanos.

Para uma amostra de 500 híbridos e considerando as populações não submetidas a seleção, os valores encontrados foram de 175,64 e 186,80 gramas por planta para o híbrido duplo e simples mais produtivos e, que são 26,25% e 34,27% superiores ao híbrido comercial, respectivamente. Após dois ciclos de seleção, para a mesma amostra, os valores encontrados foram de 191,0 e 202,16 gramas por planta para o híbrido duplo e simples mais produtivos e, que são 37,29% e 45,31% superiores ao híbrido comercial (CARGILL 511), respectivamente.

As populações e o híbrido interpopulacional apresentam aspectos gerais favoráveis (ítem 5.1), como as elevadas produtividades *per se*, o porte baixo, a baixa depressão por endogamia, a heterose (em relação ao pai superior) negativa para altura da planta e altura da espiga e positiva para peso de espigas. Apesar de não apresentarem variabilidade genética muito elevada (ítem 5.2), pode-se conseguir progressos substanciais aplicando-se intensidade de seleção elevada e, também, selecionar híbridos simples ou duplos que apresentam elevadas produtividades. Em vista disso, estas populações apresentam elevado potencial para serem utilizadas comercialmente, a curto prazo para a produção de sementes do híbrido interpopulacional e, como fontes de linhagens para obtenção de híbridos, antes e após alguns ciclos de seleção para condições de médio e longo prazo, respectivamente.

5.4. Eficiência da seleção recorrente recíproca em relação à seleção intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional

Os estudos sobre a eficiência relativa dos diversos métodos de seleção, utilizando-se de técnicas de Gené-

tica Quantitativa, constitui-se em uma maneira complementar para fins de investigação, das alternativas mais adequadas para a maximização do ganho genético sob determinadas circunstâncias caracterizadas por parâmetros genéticos e experimentais. Conforme enfatizado por RAMALHO (1977), a aplicação simultânea dos vários métodos de melhoramento em uma população em condições experimentais semelhantes, apesar de ser o procedimento ideal, é impraticável; e, a comparação dos resultados obtidos por diferentes pesquisadores também é inviável uma vez que vários fatores como intensidade de seleção, tamanho da amostra, população, etc., são variáveis e de difícil padronização.

Vários trabalhos relatam estudos sobre a eficiência relativa dos diversos processos de seleção. Assim, JONES *et alii* (1971) compararam a seleção recorrente recíproca original com a seleção recorrente recíproca com irmãos germanos; RAMALHO (1977) realizou extensos estudos comparando a seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos com a seleção entre e dentro de progênies de irmãos germanos; VENCOVSKY (1975) comparou a seleção recorrente recíproca com progênies de meios irmãos obtidas de plantas prolíficas com a seleção recorrente recíproca com irmãos germanos. De uma maneira geral, estes trabalhos revelam que o uso de progênies de irmãos germanos tende a ser mais eficiente que o uso de progênies de meios irmãos em condições experimentais desfavoráveis.

Como enfatizaram EBERHART (1971b) e SPRAGUE e EBERHART (1977), o melhoramento dos híbridos de linhagens é dependente do melhoramento do híbrido interpopulacional. Desde que a seleção intra e a recorrente recíproca acarretam progressos no híbrido interpopulacional (MOLL e STUBER, 1971; PATERNIANI, 1968; PATERNIANI e VENCOVSKY, 1977, 1978; POMMER e GERALDI, 1983; entre outros), a investigação da eficiência re

lativa destes processos no melhoramento do híbrido interpopulacional é de importância fundamental para a maximização do melhoramento de híbridos de linhagens.

Trabalhos como os de COMPTON *et alii* (1965) e CRESS (1966) compararam a SRR com a seleção intrapopulacional baseando-se nas magnitudes relativas entre as variâncias genéticas intra e interpopulacionais. Assim, utilizaram como base o melhoramento em níveis diferentes, isto é, híbrido interpopulacional e o comportamento *per se* das populações, para a SRR e a seleção intrapopulacional, respectivamente.

COMPTON *et alii* (1964) foram, provavelmente, os primeiros a comparar a SRR e a Seleção Intrapopulacional nos mesmos níveis, isto é: as populações *per se* e o híbrido interpopulacional para os dois esquemas de seleção. Os autores verificaram que a SRR é mais eficiente que a seleção intrapopulacional no melhoramento do híbrido, mas não apresentaram as fórmulas utilizadas e, o trabalho não é muito claro pois não indica se os progressos estimados estão apresentados por ciclo ou por ano.

As eficiências relativas do trabalho em questão, foram obtidas em termos de progresso anual esperado, para o caráter produção de grãos e, consideraram-se inalteradas as propriedades genéticas de duas populações e os respectivos híbridos, sendo submetidos a seleção em diferentes condições experimentais, simuladas através de vários níveis de herdabilidade. Conforme salientado por RAMALHO (1977), desde que se considerem fixas as propriedades genéticas das populações, os aumentos nos valores das herdabilidades só podem ser conseguidos com a diminuição das variâncias ambientais (σ_W^2 e σ_E^2), e vice-versa. Consequentemente, valores elevados de herdabilidades estão associados a coeficientes de variação experimentais baixos e vice-versa. Nas condições de estudo de RAMALHO

(1977), encontram-se valores associados entre os coeficientes de herdabilidade e de variação experimental variando de: $h^2 = 5,0\% - CV = 23,41\%$ a $h^2 = 30,0\% - CV = 8,02\%$.

As comparações entre os processos de seleção considerando-se o número mínimo de anos para se completar um ciclo, estão nas Figuras 1 e 2. Observa-se que a seleção recorrente recíproca com irmão germanos (SRRIG) é superior a seleção entre e dentro de progênes de meios irmãos (SEDMI) em todas as situações; em relação a seleção entre e dentro de progênes de irmãos germanos (SEDIG), a SRRIG é menos eficiente em condições de baixa intensidade de seleção entre progênes e em condições experimentais boas (herdabilidade > 15%). A seleção recorrente recíproca com meios irmãos obtidas de plantas prolíficas (SRRMI) é superior a SEDMI e a SEDIG, em todas as situações.

As comparações entre os processos de seleção considerando-se o modo normal como são conduzidos, estão nas Figuras 3 e 4. Observa-se que a SRRIG é superior a SEDMI em condições de alta intensidade de seleção entre progênes (a) e em condições experimentais ruins (b); com o aumento da intensidade de seleção dentro das progênes (c e d) a SRRIG torna-se inferior a SEDMI independente das condições experimentais; em relação a SEIG a SRRIG é inferior em todas as condições. A SRRMI é inferior a SEDMI e a SEIG, em todas as situações, exceção feita apenas a comparação com a SEDMI em condições de alta intensidade de seleção entre progênes e em condições experimentais muito ruins.

Na Figura 5 encontram-se as eficiências relativas entre SRRIG e SRRMI. Observa-se que quando se considera o número mínimo de anos necessários para se completar um ciclo, a SRRMI é de 10 a 27,5% mais eficiente que a SRRIG e, quando se considera a maneira normal como vem sendo conduzi-

dos, a SRRIG é mais eficiente que a SRRMI até o nível de herdabilidade próximo de 20% (entre 18 e 2% mais eficiente). Resultados semelhantes foram obtidos por VENCovsky (1975), o qual utilizou-se da mesma técnica para a comparação, mas obteve os desvios padrões fenotípicos das unidades de seleção por outra metodologia e, considerou apenas o modo normal como os métodos vêm sendo conduzidos.

As comparações aqui efetuadas desconsideraram o tamanho efetivo populacional e a quantidade de trabalho e custos inerentes a cada metodologia. Tem sido verificado que o tamanho efetivo populacional (N_e) requerido para evitar a perda de alelos favoráveis, não é de magnitude muito elevada. Assim, RAWLINGS (1970) encontrou que $N_e = 30$ é suficiente para evitar a perda de alelos favoráveis; PEREIRA (1980) em estudos sobre progresso imediato e fixação de genes, encontrou que $N_e = 50, 40$ e 25 para populações não melhoradas, intermediárias e melhoradas, respectivamente.

Apesar de os resultados apresentados serem baseados no cruzamento de apenas dois tipos de populações, no que diz respeito à distribuição teórica de frequências gênicas, deve-se ressaltar que utilizando-se outros tipos de populações as alterações que surgem são de magnitudes negligenciáveis.

Utilizando-se das estimativas dos parâmetros genéticos das populações ESALQ-PB1, BR-105 e os respectivos híbridos interpopulacionais, estimaram-se as eficiências relativas considerando-se, também, o número mínimo de anos necessários para se completar um ciclo e o modo normal como vem sendo conduzidos.

Para o caráter peso de espigas, todos os valores encontrados das eficiências relativas (Tabela 35) para intensidade de seleção de 20% entre e 10% dentro de progênes e, com os valores de herdabilidade obtidos ao redor de 10%, aproximam-se bastante daqueles obtidos através dos valores esperados dos parâmetros genéticos, baseados em distribuição de frequências gênicas. Este é um fato muito importante, pois demonstra que os resultados obtidos com os modelos estritamente teóricos utilizados, aproximam-se bastante dos resultados experimentais e, portanto, estes modelos devem ajustar-se razoavelmente às distribuições reais de frequências gênicas.

Os resultados obtidos para altura da planta e altura da espiga, mostram que a seleção massal é cerca de 50 e 75% superior a SRRMI considerando o ciclo mínimo e o ciclo normal, respectivamente. Assim, para caracteres de alta herdabilidade onde o grau de dominância é baixo como a altura da planta e da espiga, a seleção recorrente recíproca é praticamente ineficiente. Dessa maneira, estes caracteres devem ser selecionados por ocasião da obtenção das progênes (seleção massal).

As eficiências relativas entre a SRRIG e a SRRMI, mostram que a SRRIG é 12,75% menos eficiente e 16,34% mais eficiente que a SRRMI, considerando o ciclo mínimo e o ciclo normal, respectivamente. Estes resultados encontram-se, também, bastante próximos daqueles encontrados por distribuições de frequências gênicas (Figura 5), com coeficiente de herdabilidade ao redor de 10%.

Desde que o melhoramento do híbrido interpoblacional pode ser eficientemente conseguido via seleção recorrente recíproca ou via seleção intrapoblacional simultânea nas duas populações, um aspecto que deveria ser considerado

são as alterações na heterose, pois espera-se que aumente com a SRR e diminua com a seleção intrapopulacional. No entanto, como HALLAUER e MIRANDA Fº (1981) citam, os resultados experimentais obtidos são, ainda, muito contraditórios para serem utilizados em comparações.

RAMALHO (1977) verificou que a SEDIG é sempre superior a SEDMI e a SEIG é superior a SEDMI exceto quando a herdabilidade está acima de 15% e com elevada intensidade de seleção dentro das progênes de meios irmãos, desconsiderando o tamanho efetivo populacional.

Assim, baseando-se nos resultados obtidos, nas conclusões de RAMALHO (1977) e nas condições experimentais usuais, pode-se estabelecer que:

a. quando há possibilidade de plantios de inverno, para que os métodos possam se completar no menor número de anos possíveis (ciclo mínimo), os melhoristas devem optar pela Seleção Recorrente Recíproca e, dentre os métodos avaliados, pela Seleção Recorrente Recíproca com Meios Irmãos obtidos de Plantas Prolíficas;

b. quando os métodos terão todas as fases conduzidas apenas no verão (ciclo normal), deve-se optar pela Seleção Intrapopulacional e dentre os métodos avaliados, pela Seleção Entre Famílias de Irmãos Germanos.

Um aspecto que deve ser salientado é que a SRRMI quando conduzida em um ciclo por ano, é o mais eficiente dentre todos os outros métodos investigados; isto se deve ao fato de explorar uma quantidade relativamente elevada da variância genética aditiva - $(1/4)(\sigma_{A(12)}^2)$ - por ano, e ao desvio padrão fenotípico ser menor que os métodos que envolvem

progênes de irmãos germanos. Além disso, as progênes inter e intrapopulacionais são obtidas com relativa facilidade pela metodologia descrita por PATERNIANI e VENCovsky (1978) podendo ser conduzidas com facilidades com uma geração de inverno e, na obtenção das progênes faz-se seleção para prolificidade nas populações e, devido a forte correlação genética entre prolificidade e produtividade (ROBINSON *et alii*; GOODMAN, 1965; LONNQUIST, 1967; SOUZA JR. *et alii*, 1981b; entre outros), deve acarretar progressos adicionais àqueles esperados com a seleção baseada nas progênes.

A utilização de dois tipos de progênes, obtidas segundo o delineamento *b* sugerido por MIRANDA Fº (1982), em relação aos esquemas usuais de seleção recorrente é um aspecto que merece ser também devidamente investigado.

6. CONCLUSÕES

As interpretações dos resultados obtidos nas condições do presente trabalho permitem concluir:

a. As populações e o híbrido interpopulacional podem ser considerados promissores para uso comercial, haja vista as produtividades apresentadas serem relativamente elevadas, particularmente o híbrido interpopulacional, cuja produtividade foi apenas 11,18% menor que a da testemunha CARGILL 511 (híbrido duplo comercial).

b. Os valores de heterose, em relação à média dos pais, foram de magnitudes não muito elevadas para os três caracteres, caracterizando a presença de divergência genética não muito acentuada. Em relação ao pai superior (ESALQ-PB1), a heterose foi positiva e de magnitude razoável para peso de espigas e, para altura da planta e da espiga foram negativas. Dessa maneira, o híbrido interpopulacional é mais produtivo e possui porte mais baixo que a população superior, o que representa uma vantagem do ponto de vista agrônomo.

c. As magnitudes das estimativas dos parâmetros genéticos intra e interpopulacionais mostraram que as

populações diferem consideravelmente quanto à variabilidade genética para os três caracteres estudados, pois com exceção da variância genética aditiva da população ESALQ-PB1 para o caráter altura da planta, as estimativas para os outros caracteres da população ESALQ-PB1 são superiores às da BR-105. Comparativamente aos resultados de literatura, as magnitudes das estimativas das variâncias genéticas aditivas intra e interpopulacionais não podem ser consideradas, para os três caracteres, muito elevadas.

d. As estimativas das variâncias e covariâncias genéticas aditivas interpopulacionais para peso de espigas obtidas utilizando-se a população ESALQ-PB1 como fêmea e a BR-105 como macho, são superiores a estimativa da variância genética aditiva intrapopulacional da população ESALQ-PB1, ocorrendo o inverso quando a população BR-105 foi utilizada como fêmea. Estes resultados indicam que a população BR-105 pode ser utilizada como uma boa "testadora" para a população ESALQ-PB1.

e. Os valores estimados da relação $\phi = (\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2) / (\sigma_{A_1 A_2} + \sigma_{A_2 A_1})$ para os três caracteres, são comparáveis com os valores esperados com base em distribuições de frequências gênicas para populações divergentes geneticamente com graus de dominância compatíveis com os de cada caráter. Os resultados indicaram que no melhoramento interpopulacional, somente para o caráter peso de espigas pode-se esperar alterações significativas na heterose.

f. As derivações das expressões dos progressos esperados no híbrido interpopulacional via seleção intrapopulacional simultânea em duas populações, mostraram ser funções das covariâncias genéticas aditivas entre as populações e o

respectivo híbrido ($\sigma_{A_1A_2}$ e $\sigma_{A_2A_1}$) e não dos componentes das variâncias genéticas intra ou interpopulacionais. As estimativas destes progressos esperados, nas comparações envolvendo o mesmo tipo de progênie, estão próximos dos progressos esperados via seleção recorrente recíproca para o caráter peso de espigas, e acima para os caracteres altura da planta e da espiga, em termos de ganho por ciclo.

g. Apesar de as populações e o híbrido interpopulacional não possuírem quantidades elevadas de variância genética aditiva, pode-se conseguir progressos substanciais com seleção aplicando-se elevada intensidade de seleção, para as populações *per se* e para o híbrido interpopulacional via seleção intra ou interpopulacional, para os três caracteres. Os progressos na heterose, por seleção recorrente recíproca, foram razoáveis para peso de espigas e negligenciáveis para altura da planta e espiga. Com apenas dois ciclos de seleção, espera-se que o híbrido interpopulacional atinja o nível de produtividade do híbrido duplo comercial CARGILL 511 e, conseqüentemente espera-se obter híbridos de linhagens com produtividade muito superiores à da testemunha.

h. Em vista dos aspectos favoráveis das populações e do respectivo híbrido interpopulacional, associado a possibilidade de obtenção de progressos substanciais com seleção e híbridos de linhagens com elevadas produtividades, estas populações apresentam elevado potencial para serem utilizadas em programas de melhoramento de populações, e para a obtenção de híbridos.

i. As comparações entre processos de seleção recorrente recíproca e de seleção intrapopulacional no melhoramento híbrido interpopulacional, evidenciaram que:

i.1. Nas comparações envolvendo famílias de meios irmãos e irmãos germanos, para produção de grãos, verificou-se que: a. quando há possibilidade de plantios de inverno onde os processos de seleção podem ser completados no menor número de anos possíveis (ciclo mínimo), deve-se optar pela seleção recorrente recíproca e, dentre os métodos avaliados pela Seleção Recorrente Recíproca com Famílias de Meios Irmãos Obtidas de Plantas Prolíficas; b. quando os métodos terão todas as fases conduzidas apenas no verão (ciclo normal), deve-se optar pela seleção intrapopulacional e, dentre os métodos avaliados pela Seleção Entre Famílias de Irmãos Germanos.

i.2. Para os caracteres altura da planta e altura da espiga, a seleção massal é muito mais eficiente que qualquer processo de seleção recorrente recíproca e, portanto, recomenda-se selecionar estes caracteres apenas por ocasião da obtenção das progênies. Este fato deve-se ao elevado coeficiente de herdabilidade no sentido restrito ao nível de plantas e, que por sua vez está associado a um grau médio de dominância baixo.

7. LITERATURA CITADA

ACOSTA, A.E. e P.L. CRANE, 1972. Further selection for lower ear height in maize. *Crop Sci.* 12: 165-167.

ALLISON, J.C.S. e R.N. CURNOW, 1966. On the choice of tester parent for the breeding of synthetic varieties of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 6: 541-544.

BARRIGA, P. e R. VENCovsky, 1973. Heterose da produção de grãos e de outros caracteres agronômicos em cruzamentos intervarietais de milho. *Ciência e Cultura.* 25: 880-885.

BEAL, W.J., 1880. In: Rept. Michigan Bd. Agric. p. 287-288.

BURTON, J.W., L.H. PENNY, A.R. HALLAUER e S.A. EBERHART, 1971. Evaluation of synthetic population developed from a maize variety (BSK) by two methods of recurrent selection. *Crop Sci.*, 11: 361-365.

CASTRO, M., C.O. GARDNER e J.H. LONNQUIST, 1968. Cumulative gene effects and the nature of heterosis in maize crosses involving genetically diverse races. *Crop Sci.* 8: 97-101.

- COCKERHAM, C.C., 1954. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39: 859-882.
- COCKERHAM, C.C., 1956. Effects of linkage on the covariances between relatives. *Genetics* 41: 138-141.
- COCKERHAM, C.C., 1961. Implications of genetic variances in a hybrid breeding program. *Crop Sci.* 1: 47-52.
- COCKERHAM, C.C., 1963. Estimation of genetic variances. In: HANSON, W.D. e H.F. ROBINSON ed. *Statistical Genetics and Plant Breeding*. NAS-NRC n° 982. p. 53-93.
- COCKERHAM, C.C. e B.S. WEIR, 1973. Descent measures for two loci with some applications. *Theor. Pop. Biol.* 4: 300-330.
- COLLIER, J.W., 1959. Three cycles of reciprocal recurrent selection. *Proc. of the 14th Annual Hybrid Corn Industry-Research Conference*, 14: 12-23.
- COMPTON, W.A., J.H. LONNQUIST e C.O. GARDNER, 1964. Predicted response to recurrent selection with intra and intervarietal testers in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 4: 46-149.
- COMPTON, W.A., C.O. GARDNER e J.H. LONNQUIST, 1965. Genetic variability in two openpollinated varieties of corn (*Zea mays* L.) and their F₁ progenies. *Crop Sci.* 5: 505-508.
- COMPTON, W.A. e K. BAHADUR, 1977. Ten cycles of progress from modified ear to row selection in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 17: 378-380.

- COMPTON, W.A. e J.H. LONNQUIST, 1982. A multiplicative selection index applied to four cycles of full-sib recurrent selection in maize. *Crop Sci.* 22: 981-983.
- COMSTOCK, R.E. e H.F. ROBINSON, 1948. The components of genetic variance in populations. *Biometrics*, 4: 254-266.
- COMSTOCK, R.E. e H.F. ROBINSON, 1952. Estimation of average dominance of genes. In: *Heterosis*, Iowa State College Press, Iowa, p. 494-516.
- COMSTOCK, R.E., H.F. ROBINSON e P.H. HARVEY, 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.*, 41: 360-367.
- COMSTOCK, R.E. e H.F. ROBINSON, 1956. Findings relative to reciprocal recurrent selection. *Proceedings of the International Genetics Symposia*. 461-464.
- COMSTOCK, R.E., 1964. Selection procedures in corn improvement. *Proc. of the 19th Annual Hybrid Corn Industry Research Conference*. 19: 87-94.
- CRESS, C.E., 1966. A comparison of recurrent selection systems. *Genetics*, 54: 1371-1379.
- CUNHA, M.A.P., 1976. Seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos no milho (*Zea mays* L.) ESALQ-HV-1. ESALQ/USP. 84 p. Tese de Doutorado.
- DARRAH, L.L., S.A. EBERHART e L.H. PENNY, 1972. A maize breeding methods study in Kenya. *Crop Sci.* 12: 605-608.
- DUDLEY, J.W., 1973. Seventy generation of selection for oil and protein the corn Kernel. *Proc. 28th Annual Corn and Sorghum Research Conference* 28: 123-136.

- EAST, E.M., 1908. Inbreeding in corn. An. Rept. *Connecticut Agr. Expt. Sta. for 1907*. 419-428.
- EAST, E.M., 1909. The distinction between development and heredity in inbreeding. *Am. Naturalist*. 43: 173-181.
- EBERHART, S.A., 1971a. Regional maize diallels with U.S. and semi-exotic varieties. *Crop Sci.*, 11: 911-914.
- EBERHART, S.A., 1971b. Developing improved maize hybrids with a comprehensive breeding system. *Twentieth Annual Session of the National Breeder's Roundtable*. p. 38-83.
- EBERHART, S.A., S. DEBELA e A.R. HALLAUER, 1973. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB1 maize varieties and half sib selection in BSSS. *Crop Sci.* 13: 451-456.
- EMPIG, L.T., C.O. GARDNER e W.A. COMPTON, 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. University of Nebraska, MP 26.
- FALCONER, D.S., 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. The Ronald Press Co., N.Y. 365 p.
- FISHER, R.A., 1918. The correlations between relatives on the supposition of Mendelian Inheritance. *Trans. Roy. Soc.* 52: 399-433.
- GARDNER, C.O., 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.* 1: 241-245.
- GARDNER, C.O., 1977. Quantitative genetic studies and population improvement in maize and sorghum. *Nebraska Agric. Expt. Sta. Bull.* N9 5262 15 p.

- GARDNER, C.O. e J.H. LONNQUIST, 1959. Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. *Agron. J.* 51: 524-528.
- GARDNER, C.O. e E. PATERNIANI, 1967. A genetic model used to evaluate the breeding potential of open-pollinated varieties of corn. *Ciência e Cultura*, 19: 95-101.
- GARDNER, C.O., P.H. HARVEY, R.E. COMSTOCK e H.F. ROBINSON, 1953. Dominance of genes controlling quantitative characters in maize. *Agron. J.*, 45: 186-191.
- GENTER, C.F., 1973. Comparison of S_1 and testcross evaluation after two cycles of recurrent selection in maize. *Crop Sci.* 13: 524-527.
- GENTER, C.F., 1976. Recurrent selection for yield in the F_2 of maize single cross. *Crop Sci.* 16: 350-352.
- GENTER, C.F. e S.A. EBERHART, 1974. Performance of original and advanced maize populations and their diallel crosses. *Crop Sci.* 14: 881-885.
- GEVERS, H.O., 1974. Reciprocal recurrent selection in maize under two systems of parent selection. *Proc. of 5th Genetic Congress*. Republic of South Africa.
- GHINI, R. e J.B. MIRANDA Fº, 1979. Herdabilidade da altura da planta e da espiga no segundo ciclo de seleção da população ESALQ-PB1 de milho. *Rel. Cient. I. Gen.* 13: 130-138.
- GOODMAN, M.M., 1965. Estimates of genetic variance in adapted and exotic populations of maize. *Crop Sci.*, 5: 87-90.

- GOODRICH, C.L., R.E. STUCKER e W.A. COMPTON, 1975. Average gene frequency estimates in two open-pollinated cultivars of corn. *Crop Sci.*, 15:746-749.
- HALLAUER, A.R., 1972. Third phase in the yield evaluation of synthetic varieties of maize. *Crop Sci.*, 12:16-18.
- HALLAUER, A.R., 1973. Hybrid development and population improvement in maize by reciprocal full-sib selection. *Egyptian J. Genet. and Cytol.*, 2:84-101.
- HALLAUER, A.R., 1975. Relation of gene action and type of tester in maize breeding procedures. *Proc. of the 30th Annual Corn and Sorghum Research Conference* 30:151-165.
- HALLAUER, A.R., 1977. Four cycles of reciprocal full-sib selection. *North Cent. Corn Breed. Res. Comm.* (NCR-2). Rep. Mineogr. Library. Iowa State Univ., p.11-13.
- HALLAUER, A.R., 1980. Relation of quantitative genetics to applied maize breeding. *Rev.Bras.Genet.*, 3:207-233.
- HALLAUER, A.R. e S.A. EBERHART, 1966. Evaluation of synthetic varieties of maize for yield. *Crop Sci.* 6:423-427.
- HALLAUER, A.R. e J.H. SEARS, 1968. Second phase in the evaluation of synthetic varieties of maize for yield. *Crop Sci.* 8:448-451.
- HALLAUER, A.R. e S.A. EBERHART, 1970. Reciprocal full-sib selection. *Crop Sci.* 10:315-316.
- HALLAUER, A.R. e J.B.MIRANDA Fº. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press. 468 p.
- HARLAND, S.C., 1946. A new method of maize improvement. *Tropical Agriculture*, 23:114.

- HARTLEY, G.P., 1909. Progress in methods of producing higher yielding strains of corn. *Yearbook of Dept. of Agr. for 1909*: 309-324.
- HO, Y.T. e R.E. COMSTOCK, 1980. Combining superior alleles from two homozygous populations in a cross-fertilizing species. *Genet. Res. Camb.* 36: 277-287.
- HORNER, E.S., H.W. LUNDY, M.C. LUTRICK e W.H. CHAPMAN, 1973. Comparison of three methods of recurrent selection in maize. *Crop Sci.*, 13: 485-489.
- HULL, F.H., 1945. Recurrent selection and specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.*, 37: 134-145.
- JINAHYON, S. e C.L. MOORE, 1973. Recurrent selection Techniques for maize improvement in Thailand. *Agron. Abst.* p. 7.
- JONES, D.F., 1981. The effects of inbreeding and cross-breeding upon development. *Connecticut Agric. Exp. Sta. Bull.*, 207: 5-100.
- JONES, L.P., W.A. COMPTON e C.O. GARDNER, 1971. Comparison of full and half-sib reciprocal recurrent selection. *Theor. and Appl. Gen.* 41: 36-39.
- JOSEPHSON, L.M., H.C. KINCER e B.G. HARVILLE, 1976. Selection studies for low ear placement in corn. *Proc. of the 31th Annual Hybrid Corn and Sorghum Research Conference.* 31: 85-97.
- KEMPTHORNE, O., 1954. The correlation between relatives in a random mating population. *Proc. Roy. Soc. London B* 143: 103-113.

- KEMPTHORNE, O., 1955. The theoretical values of correlations between relatives in random mating populations. *Genetics*. 40: 153-167.
- KEMPTHORNE, O., 1966. *An Introduction to Genetical Statistics*. New York. John Wiley e Sons, Inc. 545 p.
- KIESSELBACH, T.A., 1922. Corn Investigations. *Nebraska Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* n° 20.
- LENG, E.R., 1962. Results of long term selection for chemical composition in maize and their significance in evaluating breeding systems. *Zeit. fur Pflan.* 47: 67-91.
- LINDSEY, M.F., J.H. LONNQUIST e C.O. GARDNER, 1962. Estimates of genetic variance in open-pollinated varieties of cornbelt corn. *Crop Sci.* 2: 105-108.
- LONNQUIST, J.H., 1961. Progress from recurrent selection procedures for the improvement of corn populations. *Nebraska Agric. Expt. Sta. Res. Bull.* 197. 33 p.
- LONNQUIST, J.H., 1963. Gene action and corn yields. *Proc. 18th Annual Hybrid Corn Res. Conf.* 18: 37-44.
- LONNQUIST, J.H., 1964. A modification of the ear-to-row procedure for the improvement of maize population. *Crop Sci.* 4: 227-228.
- LONNQUIST, J.H., 1965. Métodos de seleccion útiles para mejoramiento dentro de poblaciones. *Fitotecnica Latino-americana*. 2: 1-10.
- LONNQUIST, J.H., 1967a. Mass selection for prolificacy in maize. *Der Zuchter*. 37: 185-188.

- LONNQUIST, J.H., 1967b. Relativa eficiência de diferentes métodos de melhoramento del maíz. CIMMYT, 13 p.
- LONNQUIST, J.H. e C.O. GARDNER, 1961. Heterosis in inter-varietal crosses of maize and its implication in breeding procedures. *Crop Sci.* 1:179-183.
- LONNQUIST, J.H. e M. CASTRO, 1967. Relation of intra-population genetic effects to performance of S_1 lines of maize. *Crop Sci.* 7:361-364.
- MIRANDA Fº, J.B., 1974. Cruzamentos dialélicos e síntese de compostos de milho (*Zea mays* L.) com ênfase na produtividade e no porte da planta. ESALQ/USP. 116 p. Tese de Doutorado.
- MIRANDA Fº, J.B., 1977. Avaliação de famílias de meios irmãos na população ESALQ-PB1. *Rel. Cient. I. Gen.*, 11:90-94.
- MIRANDA Fº, J.B., 1978. Avaliação teórica do potencial genético de um método de seleção de híbridos ESALQ/USP. 93 p. Tese de Livre-Docência.
- MIRANDA Fº, J.B., 1979a. Avaliação de híbridos "crípticos" $S_0 \times S_0$ entre duas populações de milho braquiótico. *Rel. Cient. I. Gen.*, 13:159-171.
- MIRANDA Fº, J.B., 1979b. Avaliação de famílias de meios irmãos do segundo ciclo de seleção da população ESALQ-PB1 de milho. *Rel. Cient. I. Gen.* 13:149-158.
- MIRANDA Fº, J.B., 1982. Mating schemes to predict gain on heterosis in reciprocal recurrent selection. *Rev. Brasil. Genet.*, 5: 745-760.
- MIRANDA Fº, J.B. e E. PATERNIANI, 1983. Intra and inter-population genetic parameter estimates and implications in selection. *Rev. Brasil. Genet.*, 6: 15-27.

- MOLL, R.H. e H.F. ROBINSON, 1966. . Observed and expected response in four selection experiments in maize. *Crop Sci.* 6: 319-323.
- MOLL, R.H. e C.W. STUBER, 1971. Comparisons of response of to alternative selection procedures initiated with two population of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 11: 706-711.
- MOLL, R.H., W.S. SALHUANA e H.F. ROBINSON, 1962. Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* 2: 197-198.
- MOLL, R.H., J.H. LONNQUIST, J.V. FORTUNO e E.C. JOHNSON, 1965. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics* 52: 139-144.
- MOLL, R.H., C.C. COCKERHAM, C.W. STUBER e W.P. WILLIAMS, 1978. Selection responses, genetic-environmental interactions and heterosis with recurrent selection for yield in maize. *Crop Sci.* 18: 641-645.
- MÔRO, J.R., 1981. Efeito da alta intensidade de seleção no melhoramento de milho (*Zea mays* L.). ESALQ/USP. 59 p. Tese de Doutorado.
- MÔRO, J.R., V. NASPOLINI F^o, R.T. VIANA, E. PANTALEÃO e R. MAGNAVACA, 1978a. Introdução de novos germoplasmas de milho no Brasil. *Anais da XII Reunião Brasileira de Milho e Sorgo.* p. 58.
- MÔRO, J.R., V. NASPOLINI F^o, R.T. VIANA, E. PANTALEÃO e R. MAGNAVACA, 1978b. Seleção entre e dentro de progênies de irmãos germanos no milho Suwan DMR. *Anais da XII Reunião Brasileira de Milho e Sorgo,* p. 71.

- NOLL, C.F., 1916. Experiments with corn. *Pennsylvania Agr. Exp. Station Bull* nº 139.
- OBILANA, A.T., A.R. HALLAUER e O.S. SMITH, 1979. Estimation of genetic components of variance in the interpopulation formed by crossing two maize synthetics, BS10 and BS11. *Journal of Heredity*, 70: 127-132.
- PATERNIANI, E., 1967. Selection among and within half-sib families in a brasilian population of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 7: 212-216.
- PATERNIANI, E., 1968a. Avaliação do método de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos no melhoramento do milho (*Zea mays* L.). ESALQ/USP. 92 p. Tese de Professor Catedrático.
- PATERNIANI, E., 1968b. Cruzamentos interracialiais de milho. *Rel. Cient. I. Gen.* 2: 108-110.
- PATERNIANI, E., 1969. Melhoramento genético de populações de milho. In: KERR, W.E. Org. *Melhoramento e Genética*. Edições Melhoramento, p. 39-57.
- PATERNIANI, E., 1970. Heterose em cruzamentos intervarietais de milho. *Rel. Cient. I. Gen.* 4: 95-100.
- PATERNIANI, E. e J.H. LONNQUIST, 1963. Heterosis in interracial crosses of corn. *Crop Sci.* 3: 504-507.
- PATERNIANI, E. e R. VENCOVSKY, 1977. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on testcross of half-sib families. *Maydica* 22: 141-152.
- PATERNIANI, E. e R. VENCOVSKY, 1978. Reciprocal recurrent selection based on half-sib progenies and prolific plants in maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 23: 209-219.

- PATERNIANI, E. e J.B. MIRANDA Fº. 1978. Melhoramento de Populações. In: PATERNIANI, E. Coord. *Melhoramento e Produção de Milho no Brasil*. Ed. Marprint, p. 202-256.
- PATERNIANI, E., J.R. ZINSLY e J.B. MIRANDA Fº, 1977. Populações melhoradas de milho obtidas pelo Instituto de Genética. *Rel. Cient. I. Gen.*, 11: 108-114.
- PENNY, L.H., 1959. Improving combining ability by recurrent selection. *Proc. of the 14th Annual Hybrid Corn Industry Research Conference*, 14: 7-11.
- PENNY, L.H., W.A. RUSSELL e G.F. SPRAGUE, 1962. Types of gene action in yield heterosis in maize. *Crop Sci.* 2:341-344.
- PENNY, L.H., W.A. RUSSEL, G.F. SPRAGUE e A.R. HALLAUER, 1963. Recurrent Selection. In: HANSON, W.D. e H.F. ROBINSON ed. *Statistical Genetics and Plant Breeding*. NAS-NRC nº 982. p. 352-367.
- PEREIRA, M.B., 1980. Progresso imediato e fixação de genes em um método de seleção. ESALQ/USP. 125 p. Dissertação de Mestrado.
- POMMER, C.V. e I.O. GERALDI, 1983. Selection among and within half sib families in two maize opaque populations. *Rev. Bras. Gen.* (no prelo).
- RAMALHO, M.A.P., 1977. Eficiência relativa de alguns processos de seleção intrapopulacional no milho baseados em famílias não endógamas. ESALQ/USP. 122 p. Tese de Doutorado.
- RAWLINGS, J.O., 1970. Present status of research on long and short-term recurrent selection in finite populations-choice of populations size. In: Paper presented at 2nd Meeting of Working Group on Quantitative Genetics. USDA-SFES. p. 1-15.

- RAWLINGS, J.O. e D.L. THOMPSON, 1962. Performance level as criterion for the choice of maize testers. *Crop Sci.* 2: 217-220.
- ROBINSON, H.F., R.E. COMSTOCK e P.H. HARVEY, 1949. Estimates of heritability and degree of dominance in corn. *Agron. J.* 41: 353-359.
- ROBINSON, H.F., R.E. COMSTOCK e P.H. HARVEY, 1951. Genotypic and phenotypic correlations in corn and their implications in selection. *Agron. J.* 43: 282-287.
- ROBINSON, H.F., R.E. COMSTOCK e P.H. HARVEY, 1955. Genetic variances in open pollinated varieties of corn. *Genetics.* 40: 45-60.
- ROBINSON, H.F., A. KHALIL, R.E. COMSTOCK e C.C. COCKERHAM, 1958. Joint interpretation of heterosis and genetic variances in two openpollinated varieties of corn and their crosses. *Genetics.* 67: 137-149.
- RUSSELL, W.A., S.A. EBERHART e U.A. VEGA, 1973. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. *Crop Sci.* 13: 257-261.
- SAWAZAKI, E., 1979. Treze ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos para produção de grãos no milho IAC Maya. ESALQ/USP. 99 p. Dissertação de Mestrado.
- SCHNELL, F.W., 1963. The covariance between relatives in the presence of linkage, pp. 468-483. In: W.D. HANSON e H.F. ROBINSON (eds.). *Statistical Genetics and Plant Breeding*. NAS-NRC, publ. nº 982. Washington, D.C.

- SENTZ, J.C., 1971. Genetic variances in a synthetic variety of maize estimated by two mating designs. *Crop Sci.* 11: 234-238. ✓
- SEGOVIA, R.T., 1976. Seis ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos no milho (*Zea mays* L.) Central mex. ESALQ/USP. 98 p. Tese de Doutorado.
- SHULL, G.H., 1908. The composition of a field of maize. *Amer. Breed. Assoc. Rep.* 4: 296-301.
- SHULL, G.H., 1909. A pure line method of corn breeding. *Amer. Breed. Assoc. Rep.* 5: 51-59.
- SILVA, J., 1969. Seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos no milho Cateto Colombia Composto. ESALQ/USP. 74 p. Dissertação de Mestrado.
- SILVA, W.J. e J.H. LONNQUIST, 1968. Genetic variances in populations developed from full-sib and S_1 testcross progeny selections in an open-pollinated variety of maize. *Crop Sci.* 8: 201-204. ✓
- SILVA, J.C. e A.R. HALLAUER, 1975. Estimation of epistatic variance in Iowa Stiff Stalk Synthetic maize. *J. Heredity.* 66: 290-296.
- SMITH, L.H., 1909. The effect of selection upon certain physical characters in the corn plant. *Agr. Exp. Sta. Bull.* 132: 48-62.
- SMITH, L.H. e A.M. BRUNSON, 1925. An experiment in selecting corn for yield by the method of ear to row breeding plot. *Agr. Exp. Sta. Bull.* 127.

- SOUZA Jr., C.L., 1981a. Análise de cruzamentos dialélicos e predição de compostos de milho (*Zea mays* L.) braquítico . ESALQ/USP. 102 p. Dissertação de Mestrado.
- SOUZA Jr., C.L., J.B. MIRANDA F^o e J.R. ZINSLY, 1980a. Potencial genético de dois compostos de milho (*Zea mays* L.) para a obtenção de híbridos. *Rel. Cient. I. Gen.* 14: 153-162.
- SOUZA Jr., C.L., I.O. GERALDI e J.R. ZINSLY, 1980b. Correlações genéticas e fenotípicas entre seis caracteres da população de milho (*Zea mays* L.) Suwan. *Rel. Cient. I. Gen.* 14: 146-152.
- SOUZA Jr., C.L., I.O. GERALDI e J.R. ZINSLY, 1981b. Influência do tamanho do pendão na expressão da prolificidade em milho (*Zea mays* L.). *Rel. Cient. I. Gen.* 15: 248-257.
- SPRAGUE, G.F., 1955. Corn Breeding. In: G.F. SPRAGUE ed. *Corn and Corn Improvement*. Academic Press. p. 221-292.
- SPRAGUE, G.F., 1964. Estimates of genetic variations in two open-pollinated varieties of maize and their reciprocal F₁ híbridos. *Crop Sci.* 4: 332-334.
- SPRAGUE, G.F. e S.A. EBERHART, 1977. Corn Breeding. In: G. F. SPRAGUE ed. *Corn and Corn Improvement*. Academic press. p. 305-362.
- STUBER, C.W., 1965 . Characterization and estimation of genetic prameters in the interpopulation formed by crossing two populations of maize. Ph.D. Thesis, North Carolina Sta. Univ., Raleigh, NC, 105 p.

- STUBER, C.W. e C.C. COCKERHAM, 1966. Gene effects and variances in hybrid populations. *Genetics*, 54: 1279-1286.
- STUBER, C.W., R.H. MOLL e W.D. HANSON, 1966. Genetic variances and interrelationships of six traits in a hybrid population of *Zea mays* L. *Crop Sci.* 6: 455-458.
- SUBANDI e W.A. COMPTON, 1974. Genetic studies in a exotic population of corn (*Zea mays* L.), grown under two plant densities. I. Estimates of genetic parameters. *Theor. and Appl. Genetics*. 44: 145-149.
- THOMAS, W.L. e D.G. GRISSOM, 1961. Cycle evaluation of reciprocal recurrent selection for popping volume, grain yield and resistance to root lodging in popcorn. *Crop Sci.* 1: 197-200.
- THOMPSON, D.L. e P.H. HARVEY, 1960. Progress from recurrent and reciprocal recurrent selection for yield of corn. *Agron. Abst.* p. 54-55.
- TROYER, A.F. e A.R. HALLAUER, 1968. Analysis of a set of early flint varieties of maize. *Crop Sci.* 8: 581-584.
- VALOIS, A.C.C., 1982. Eficiência comparativa de quatro métodos de seleção em uma população melhorada de milho (*Zea mays* L.). ESALQ/USP. 119 p. Tese de Doutorado.
- VALVA, F. D'AYALA, 1976. Heterose em híbrido intervarietal de milho (*Zea mays* L.) br₂ br₂ (Braquítico-2). ESALQ/USP. 96 p. Dissertação de Mestrado.
- VENCOVSKY, R., 1969. Genética Quantitativa. In: KERR, W.E., org. *Melhoramento e Genética*. Edições Melhoramentos. p. 17-38.

- VENCOVSKY, R., 1975. Eficiência relativa entre a seleção recorrente recíproca com famílias de irmãos germanos e a de famílias de meios irmãos obtidos de plantas prolíficas. *Rel. viagem enviado à FAPESP*.
- VENCOVSKY, R., 1978. Herança Quantitativa. In: PATERNIANI, E., coord. *Melhoramento e Produção de Milho no Brasil*. Ed. Marprint. p. 122-201.
- VENCOVSKY, R., J.R. ZINSLY e N.A. VELLO, 1970. Efeito da seleção massal estratificada em duas populações de milho e no cruzamento entre elas. *Rel. Cient. I. Gen.* 4: 145-150.
- VERA, G.A. e P.L. CRANE, 1970. Effects of selection for lower ear height in synthetic populations of maize. *Crop Sci.* 10: 286-288.
- VIANA, R.T., E.E. GOMES e GAMA, V. NASPOLINI Fº, J.R. MÔRO e R. VENCOVSKY, 1982. Inbreeding depression of several introduced populations of maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 27: 151-158.
- WALEJKO, R.N. e W.A. RUSSELL, 1977. Evaluation of recurrent selection for specific combining ability in two open pollinated maize cultivars. *Crop Sci.* 17: 647-651.
- WEBEL, O.D. e J.H. LONNQUIST, 1967. An evaluation of modified ear-to-row selection in a population of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 7: 651-655.
- WEIR, B.S. e C.C. COCKERHAM, 1976. Two-Locus theory in quantitative genetics. *Proc. of the Intern. Conf. on Quantitative Genetics*. Ames, Iowa, p. 247-269.
- WELLHAUSEN, E.J., 1965. Exotic germ plasm for improvement of corn belt maize. *Proc. of the 20th Hybrid Corn Industry Research Conference*. 20: 31-45.

- WILLIAMS, C.G., 1907. Corn Breeding and registration. *Ohio Agr. Exp. Sta. Bull.*, 66.
- WINTER, F.L., 1929. The mean and variability as affected by continuous selection for composition in corn. *J. Agr. Res.*, 39: 451-476.
- WOODWORTH, C.M., E.R. LENG e R.W. JUGENHEIMER, 1952. Fifty generation of selection for oil and protein content in corn. *Agron. J.*, 44: 60-65.
- WRIGHT, S., 1921. Systems of mating. *Genetics*. 6: 111-178.
- ZUBER, M.S., 1942. Relative efficiency of incomplete block designs using corn uniformity trial data. *J. Am. Soc. Agron.*, 34: 30-47.

T A B E L A S

Tabela 11. Valores médios obtidos para os caracteres: peso de espigas despalhadas (PE), altura da planta (AP) e altura da espiga (AE), para as duas populações, os híbridos interpopulacionais, testemunha, heterose em relação à média dos pais (hmp) e heterose em relação ao pai superior (hps).

População	PE + (g/p)	AP + (cm/p)	AE + (cm/p)
ESALQ-PB1	117,99	203,91	112,78
BR-105	112,87	186,36	98,23
ESALQ-PB1 x BR-105*	126,43	200,27	106,53
BR-105 x ESALQ-PB1**	120,68	193,97	103,18
Híbrido Interpopulacional §	123,56	197,12	104,86
hmp	8,13(7,04) £	1,99(1,02) £	-0,65(-0,62)
hps	5,57(4,72) £	-6,79(-3,33) £	-7,92(-7,02)
Cargill 511 (testemunha)	139,12	209,14	115,82

+ g/p: gramas por planta; cm/p: centímetros por planta;

* População ESALQ-PB1 utilizada como "fêmea";

** População BR-105 utilizada como "fêmea";

§ Média dos cruzamentos;

£ Valores entre parenteses: valores de heterose em porcentagem.

Tabela 12. Valores e significâncias dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para peso de espigas (g/p)², das progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais para as duas populações⁺. Blocos casualizados com parcelas subdivididas.

F. V.	ESALQ-PB1		BR-105	
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.
Blocos	1	2.636,50612	1	5.071,06939
Genótipos (G)	92	600,13469**	97	514,84082*
Resíduo (a)	92	306,18776	97	366,80816
Tipos de Progenie (P)	1	6.629,93469**	1	5.983,51020**
G X P	92	285,51837 ^{ns}	97	245,86939 ^{ns}
Resíduo (b)	93	273,18367	98	226,73469
m = 122,21		CV _(a) = 14,32%	m = 116,77	CV _(a) = 16,4%
		CV _(b) = 13,52%		CV _(b) = 12,89%

* - ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro; g/p: gramas por planta;

*, ** - significativos a níveis de 5 e 1% de probabilidade, respectivamente;

ns - não significativo.

Tabela 13. Valores e significâncias dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para altura da planta (cm/p)², das progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais, para as duas populações⁺. Blocos casualiza dos com parcelas subdivididas.

F.V.	ESALQ-PB1			BR-105		
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.
Blocos	1	531,03711	1	7,22404		
Genótipos (G)	59	339,26100**	89	364,20291**		
Resíduo (a)	59	87,00401	89	128,14100		
Tipo de Progenie (P)	1	795,70421**	1	5.221,22434**		
G X P	59	59,24713 ^{ns}	89	68,25325 ^{ns}		
Resíduo (b)	60	68,22133	90	55,08605		
<div> <div>m = 202,09</div> <div>CV_(a) = 4,62%</div> <div>m = 190,17</div> <div>CV_(a) = 5,96%</div> </div> <div> <div>CV_(b) = 4,09%</div> <div>CV_(b) = 3,90%</div> </div>						

+ - ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro; cm/p: centímetros por planta;

** - significativo ao nível de 1% de probabilidade;

ns - não significativo.

Tabela 14. Valores e significâncias dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para altura da espiga (cm/p)², das progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais, para as duas populações⁺. Blocos casualiza dos com parcelas subdivididas.

F.V.	ESALQ-PB1			BR-105		
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.
Blocos	1	22,0433	1	448,90011		
Genótipos (G)	59	168,17027**	89	116,77291**		
Resíduo (a)	59	69,85671	89	47,65281		
Tipo de Progenie (P)	1	2.350,00433**	1	2.210,17788**		
G x P	59	41,01264 ^{ns}	89	12,67216 ^{ns}		
Resíduo (b)	60	39,67917	90	14,71111		
$m = 109,66$ $CV_{(a)} = 7,62\%$ $m = 100,71$ $CV_{(a)} = 6,85\%$ $CV_{(b)} = 5,74\%$ $CV_{(b)} = 3,81\%$						

+ - ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro; cm/p centímetros por planta;

** - significativo ao nível de 1% de probabilidade;

ns - não significativo.

Tabela 15. Valores, significâncias e esperanças dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para peso de espiga $(g/p)^2$ das progênies de meios irmãos intrapopulacionais, para as duas populações. Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E(Q.M.)
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	
Blocos	1	1.427,83673	1	3.276,74290	
Progênies	92	395,64898*	97	407,64080 ^{ns}	$\sigma_d^2/25 + \sigma_e^2 + 2\sigma_p^2$
Resíduo	92	277,52653	97	317,11840	$\sigma_d^2/25 + \sigma_e^2$
CV = 14,12% CV = 15,78%					

g/p: gramas por planta;

* : significativo ao nível de 5% de probabilidade;

ns : não significativo.

Tabela 16. Valores, significâncias e esperanças dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para peso de espigas $(g/p)^2$, das progênies de meios irmãos interpopulacionais, para as duas populações⁺. Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E (Q.M.)
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	
Blocos	1	1.213,03673	1	1.889,23265	
Progênies	92	489,99184*	97	353,06122 ^{ns}	$\sigma_d^2/25 + \sigma_e^2 + 2\sigma_p^2$
Resíduo	92	304,76735	97	277,78776	$\sigma_d^2/25 + \sigma_e^2$
CV = 13,81% CV = 13,81%					

+ : ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;

g/p : gramas por planta;

* : significativo ao nível de 5% de probabilidade;

ns : não significativo.

Tabela 17. Valores, significâncias e esperanças dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para altura da planta (cm/p)², das progênies de meios irmãos intrapopulacionais, para as duas populações. Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E (Q.M.)
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	
Blocos	1	69,0090	1	124,88412	
Progênies	59	194,1100**	89	228,92602**	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2 + 2\sigma_p^2$
Resíduo	59	82,5510	89	98,98800	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2$
Dentro	480	212,5310	720	247,69513	σ_d^2
CV = 4,46% CV = 5,34%					

cm/p: centímetros por planta;

** : significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 18. Valores, significâncias e esperanças dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para altura da planta (cm/p)², das progênies de meios irmãos interpopulacionais, para as duas populações⁺. Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E(Q.M.)
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	
Blocos	1	589,63420	1	220,00542	
Progênies	59	204,39810**	89	203,56600**	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2 + 2\sigma_p^2$
Resíduo	59	71,66701	89	81,02794	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2$
Dentro	480	248,32802	720	251,28592	σ_d^2
CV = 4,23% CV = 4,64%					

+ : ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;

cm/p : centímetros por planta;

** : significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 19. Valores, significâncias e esperanças dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para altura da espiga (cm/p)², das progênies de meios irmãos intrapopulacionais, para as duas populações⁺. Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E(Q.M.)
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	
Blocos	1	43,20033	1	73,47211	
Progênies	59	99,71808**	89	66,68720**	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2 + 2\sigma_p^2$
Resíduo	59	54,03050	89	31,65200	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2$
Dentro	480	131,06331	720	87,64955	σ_d^2
CV = 6,52% CV = 5,73%					

+ : ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;
 cm/p : centímetros por planta;
 ** : significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 20. Valores, significâncias e esperanças dos quadrados médios obtidos nas análises da variância para altura da espiga (cm/p)², das progênies de meios irmãos interpopulacionais, para as duas populações⁺. Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E(Q.M.)
	G.L.	Q.M.	G.L.	Q.M.	
Blocos	1	75,20833	1	451,60555	
Progênies	59	109,46483**	89	62,75787**	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2 + 2\sigma_p^2$
Resíduo	59	54,20833	89	29,95387	$\sigma_d^2/5 + \sigma_e^2$
Dentro	480	140,87384	720	85,21281	σ_d^2
<hr/>					
	CV = 6,91%		CV = 5,30%		

+ : ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;

cm/p : centímetros por planta;

** : significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 21. Valores e esperanças dos produtos médios obtidos nas análises de covariância entre progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais das duas populações⁺, para o caráter peso de espigas (g/p)². Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E(P.M.)
	G.L.	P.M.	G.L.	P.M.	
Blocos	1	1.316,06531	1	2.488,07753	
Progênies	92	157,31429	97	134,48981	Cov _e + 2Cov _p
Resíduo	92	15,03674	97	69,35509	Cov _e

+ : ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;

g/p : gramas por planta.

Tabela 22. Valores e esperanças dos produtos médios obtidos nas análises de covariância entre progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais das duas populações⁺, para o caráter altura da planta (cm/p)². Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E(P.M.)
	G.L.	P.M.	G.L.	P.M.	
Blocos	1	201,71403	1	165,22234	
Progênies	59	140,00721	89	147,95690	$Cov_e + 2Cov_p$
Resíduo	59	9,85240	89	35,63490	Cov_e

+ : ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;
cm/p : centímetros por planta.

Tabela 23. Valores e esperanças dos produtos médios obtidos nas análises de covariância entre progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais das duas populações⁺, para o caráter altura da espiga (cm/p)². Blocos casualizados.

F.V.	ESALQ-PB1		BR-105		E(P.M.)
	G.L.	P.M.	G.L.	P.M.	
Blocos	1	57,00000	1	183,36128	
Progênies	59	63,57882	89	52,05038	$Cov_e + 2Cov_p$
Resíduo	59	15,73729	89	16,84987	Cov_e

+ : ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;
cm/p : centímetros por planta.

Tabela 24. Estimativas, obtidas a nível intrapopulacional, da variância genética entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), variância do erro ambiental entre parcelas ($\hat{\sigma}_e^2$), variância fenotípica dentro de progênies ($\hat{\sigma}_d^2$), variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), variâncias fenotípicas entre plantas ($\hat{\sigma}_F^2$) e entre médias de progênies ($\hat{\sigma}_F^2$) e herdabilidade no sentido restrito ao nível de plantas ($\hat{h}^2$), para três caracteres⁺ em duas populações (ESALQ-PB1 e BR-105).

	ESALQ-PB1			BR-105		
	PE	AP	AE	PE	AP	AE
$\hat{\sigma}_p^2$	59,06123	55,77950	22,84379	45,26120	64,96901	17,51760
$\hat{\sigma}_e^2$	198,23324	40,04480	27,81784	226,51314	49,44897	14,12209
$\hat{\sigma}_d^2$	1.982,33236	212,53100	131,06331	2.265,13143	247,69513	87,64955
$\hat{\sigma}_A^2$	236,24490	223,11800	91,37516	181,04480	259,87604	70,07040
$\hat{\sigma}_F^2$	2.239,62683	308,35530	181,72494	2.536,90577	362,11311	119,28924
$\hat{\sigma}_F^2$	197,82450	97,05500	49,85904	203,82040	114,46301	33,34360
$\hat{h}^2$ (%)	10,55	72,36	50,28	7,14	71,77	58,74

+ PE: peso de espigas (g/p); AP: altura da planta (cm/p); AE: altura da espiga (cm/p).

Tabela 25. Estimativas, obtidas a nível interpopulacional, da variância genética entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), variância do erro ambiental entre parcelas ($\hat{\sigma}_e^2$), variância fenotípica dentro de progênies ($\hat{\sigma}_d^2$), variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), variâncias fenotípicas entre plantas ($\hat{\sigma}_F^2$) e entre médias de progênies ($\hat{\sigma}_F^2$), para três caracteres⁺, dos cruzamentos entre as duas populações (ESALQ-PB1 e BR-105)*.

	ESALQ-PB1			BR-105		
	PE	AP	AE	PE	AP	AE
$\hat{\sigma}_p^2$	92,61225	66,36555	27,62825	37,63673	61,26903	16,40200
$\hat{\sigma}_e^2$	217,69096	22,00141	26,03356	198,41983	30,77076	12,91131
$\hat{\sigma}_d^2$	2.176,90964	248,32802	140,87384	1.984,19829	251,28592	85,21281
$\hat{\sigma}_A^2$	370,44898	265,46218	110,51301	150,54692	245,07612	65,60800
$\hat{\sigma}_F^2$	2.487,21285	336,69499	194,53565	2.220,25485	343,32571	114,52612
$\hat{\sigma}_F^2$	244,99592	102,19906	54,73241	176,53061	101,78300	31,37894

* ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro;

+ PE: peso da espiga (g/p); AP: altura da planta (cm/p); AE: altura da espiga (cm/p).

Tabela 26. Estimativas da covariância genética entre progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais ($\widehat{Cov}_p$), covariância ambiental entre sub-parceiras ($\widehat{Cov}_e$) e da covariância genética aditiva entre progênies de meios irmãos intra e interpopulacionais ($\widehat{\sigma}_{AA}$), para três caracteres, envolvendo as duas populações⁺.

	ESALQ-PB1			BR-105		
	PE	AP	AE	PE	AP	AE
$\widehat{Cov}_p$	71,13878	65,07741	23,92077	32,56736	56,16100	17,60026
$\widehat{Cov}_e$	15,03674	9,85240	15,73729	69,35509	35,63490	16,84987
$\widehat{\sigma}_{AA}$	284,55510	260,30962	95,68306	130,26944	224,64400	70,40102

+ ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro; PE: peso de espigas (g/p); AP: altura da planta (cm/p); AE: altura da espiga (cm/p).

Tabela 27. Estimativas de parâmetros genéticos aditivos (variância genética aditiva e seus homólogos) intra e interpopulacionais e de ϕ , envolvendo as populações ESALQ-PB1 e BR-105, para o caráter peso de espigas.⁺

ESALQ-PB1		BR-105	
Parâmetros	Estimativas	Parâmetros	Estimativas
$\sigma_{A_{11}}^2$	236,24490	$\sigma_{A_{22}}^2$	181,04480
$\sigma_{A_{12}}^2$	370,44898	$\sigma_{A_{21}}^2$	150,54692
$\sigma_{A_1 A_2}$	284,55510	$\sigma_{A_2 A_1}$	130,26944
$\hat{\sigma}_{A_{(12)}}^2 = 260,49795$		$\hat{\phi} = 1,256$	

+ Definição dos parâmetros na Tabela 6. ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro. Unidade: (gramas por planta)². $\hat{\sigma}_{A_{(12)}}^2 = 1/2(\hat{\sigma}_{A_{12}}^2 + \hat{\sigma}_{A_{21}}^2)$. $\hat{\phi} = (\hat{\sigma}_{A_{12}}^2 + \hat{\sigma}_{A_{21}}^2) / (\hat{\sigma}_{A_1 A_2} + \hat{\sigma}_{A_2 A_1})$.

Tabela 28. Estimativas de parâmetros genéticos aditivos (variância genética aditiva e seus homólogos) intra e interpopulacionais e de ϕ , envolvendo as populações ESALQ-PB1 e BR-105, para o caráter altura da planta⁺.

ESALQ-PB1		BR-105	
Parâmetros	Estimativas	Parâmetros	Estimativas
$\sigma_{A_{11}}^2$	223,11800	$\sigma_{A_{22}}^2$	259,87604
$\sigma_{A_{12}}^2$	265,46218	$\sigma_{A_{21}}^2$	245,07612
$\sigma_{A_1 A_2}$	260,30962	$\sigma_{A_2 A_1}$	224,64400
$\hat{\sigma}_{A(12)}^2 = 255,26915$		$\hat{\phi} = 1,053$	

+ Definição dos parâmetros na Tabela 6. ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro. Unidade: (centímetros por planta)². $\hat{\sigma}_{A(12)}^2 = 1/2(\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2)$. $\hat{\phi} = (\hat{\sigma}_{A_{12}}^2 + \hat{\sigma}_{A_{21}}^2) / (\hat{\sigma}_{A_1 A_2} + \hat{\sigma}_{A_2 A_1})$.

Tabela 29. Estimativas de parâmetros genéticos aditivos (variância genética aditiva e seus homólogos) intra e interpopulacionais e de ϕ , para o caráter altura da espiga⁺.

ESALQ-PB1		BR-105	
Parâmetros	Estimativas	Parâmetros	Estimativas
$\sigma_{A_{11}}^2$	91,37516	$\sigma_{A_{22}}^2$	70,07040
$\sigma_{A_{12}}^2$	110,51301	$\sigma_{A_{21}}^2$	65,60800
$\sigma_{A_1 A_2}$	95,68306	$\sigma_{A_2 A_1}$	70,40102
$\hat{\sigma}_{A(12)}^2 = 88,06051$		$\hat{\phi} = 1,060$	

+ Definição dos parâmetros na Tabela 6. ESALQ-PB1 e BR-105 são testadores recíprocos um do outro. Unidade: (centímetros por planta)². $\hat{\sigma}_{A(12)}^2 = 1/2(\hat{\sigma}_{A_{12}}^2 + \hat{\sigma}_{A_{21}}^2)$. $\hat{\phi} = (\hat{\sigma}_{A_{12}}^2 + \hat{\sigma}_{A_{21}}^2) / (\hat{\sigma}_{A_1 A_2} + \hat{\sigma}_{A_2 A_1})$.

Tabela 30. Médias ($\bar{m}$) e progressos esperados (G_s) por três processos de seleção envolvendo progênies de meios irmãos, para as populações ESALQ-PB1, BR-105, híbrido interpopulacional (ESALQ-PB1 x BR-105), e na heterose, para o caráter peso de espigas*.

Populações	Processo de ^f seleção	$\bar{m}$ (g/planta)	G_s /ciclo (g/planta)	G_s /ciclo (%)
ESALQ-PB1	I	117,99	10,86	9,21
	II	117,99	7,98	6,76
BR-105	I	112,87	8,06	7,14
	II	112,87	4,30	3,81
ESALQ-PB1 x BR-105	III	123,56	7,68	6,22
Heterose ⁺	III	8,13	1,54	18,94

* Considerou-se: $\sigma_d^2/\sigma_e^2 = 10$, $r = 2$, $n = 25$, mesma intensidade de seleção (10%) e seleção truncada. As expressões dos progressos esperados encontram-se na Tabela 7 (Material e Métodos);

+ Em relação à média dos pais e ao híbrido interpopulacional, o progresso esperado na heterose é de 1,33 e 1,25%, respectivamente;

f I: Seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos com sementes remanescentes (LONNQUIST, 1964); II: Seleção entre progênies de meios irmãos interpopulacionais com recombinação de progênies de meios irmãos intrapopulacionais (MIRANDA Fº (1982); III: Seleção recorrente recíproca com progênies de meios irmãos obtidas de plantas prolíficas (PATERNIANI e VENCovsky, 1978).

I e II referem-se ao progresso esperado nas populações pais e, III ao progresso esperado no híbrido interpopulacional.

Tabela 31. Médias (m) e progressos esperados por três processos de seleção (G_s) envolvendo progênie de irmãos germanos, para as populações ESALQ-PB1, BR-105, híbrido interpopulacional (ESALQ-PB1 x BR-105), e na heterose, para o caráter peso de espigas*.

População	Processo de ^f seleção	m (g/planta)	G_s /ciclo (g/planta)	G_s /ciclo (%)
ESALQ-PB1	IV	117,99	14,87	12,60
	V	117,99	14,62	12,39
BR-105	IV	112,87	11,13	9,86
	V	112,87	6,70	5,94
ESALQ-PB1 x BR-105	VI	123,56	13,39	10,84
Heterose ⁺	VI	8,13	2,73	33,58

* Considerou-se: $\sigma_d^2/\sigma_e^2 = 10$, $r = 2$, $n = 25$, mesma intensidade de seleção (10%) e seleção truncada. As expressões dos progressos esperados encontram-se na Tabela 8 (Material e Métodos);

+ Em relação à média dos pais e ao híbrido interpopulacional, o progresso esperado na heterose é de 2,37 e 2,21%, respectivamente;

f IV: Seleção entre e dentro de progênie de irmãos germanos com sementes remanescentes (HARLAND, 1946); V: Seleção entre progênie de irmãos germanos interpopulacionais com recombinação de progênie de irmãos germanos intrapopulacionais (EMPIG *et alii*, 1972); VI: Seleção Recorrente Recíproca com progênie de irmãos germanos (HALLAUER e EBERHART, 1970).

IV e V referem-se ao progresso esperado nas populações *per se* e VI ao progresso esperado no híbrido interpopulacional.

Tabela 32. Médias (m) e progressos esperados por três processos de seleção (G_s) envolvendo progênies de meios irmãos e seleção massal, para as populações ESALQ-PB1, BR-105, híbrido interpopulacional (ESALQ-PB1 x BR-105), e na heterose, para o caráter altura da planta*.

Populações	Processo de ^f Seleção	m (cm/planta)	G_s /ciclo (cm/planta)	G_s /ciclo (%)
ESALQ-PB1	Ia	203,91	17,79	8,72
	I	203,91	15,96	7,83
	II	203,91	9,01	4,42
BR-105	Ia	186,36	19,12	10,26
	I	186,36	17,17	9,21
	II	186,36	7,79	4,18
ESALQ-PB1 x BR-105	III	197,12	8,85	4,49
Heterose ⁺	III	1,99	0,45	22,61

* Considerou-se: $r = 2$, $n = 5$, mesma intensidade de seleção (20%) e seleção truncada. As expressões dos progressos esperados encontram-se na Tabela 7 (Material e Métodos);

+ Em relação à média dos pais e ao híbrido interpopulacional, o progresso esperado na heterose é de 0,23 e 0,22%, respectivamente;

f Ia: Seleção massal em ambos os sexos; I: Seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos; II: Seleção entre progênies de meios irmãos interpopulacionais com recombinação de progênies de meios irmãos intrapopulacionais; III: Seleção recorrente recíproca com progênies de meios irmãos obtidas de plantas prolíficas;

Ia, I e II referem-se ao progresso esperado nas populações *per se* e, III ao progresso esperado no híbrido interpopulacional.

Tabela 33. Médias (m) e progressos esperados por três processos de seleção (G_s) envolvendo progênie de meios irmãos e seleção massal, para as populações ESALQ-PB1, BR-105, híbrido interpopulacional (ESALQ-PB1 x BR-105), e na heterose, para o caráter altura da espiga*.

População	Processo de [£] Seleção	m (cm/planta)	G_s /ciclo (cm/planta)	G_s /ciclo (%)
ESALQ-PB1	Ia	112,78	9,49	8,41
	I	112,78	8,72	7,73
	II	112,78	4,53	4,02
BR-105	Ia	98,23	8,98	9,14
	I	98,23	8,18	8,33
	II	98,23	4,40	4,48
ESALQ-PB1 x BR-105	III	104,86	4,66	4,44
Heterose ⁺	III	-0,65	0,20	30,77

* Considerou-se: $r = 2$, $n = 5$, mesma intensidade de seleção (20%) e seleção truncada. As expressões dos progressos esperados encontram-se na Tabela 7 (Material e Métodos);

+ Em relação à média dos pais e ao híbrido interpopulacional, o progresso esperado na heterose é de 0,19 e 0,18%, respectivamente;

£ Ia: Seleção massal em ambos os sexos; I: Seleção entre e dentro de progênie de meios irmãos; II: Seleção entre progênie de meios irmãos interpopulacionais com recombinação de progênie de meios irmãos intrapopulacionais; III: Seleção recorrente Recíproca com progênie de meios irmãos obtidas de plantas prolíficas;

Ia, I e II referem-se ao progresso esperado nas populações *per se* e, III ao progresso esperado no híbrido interpopulacional.

Tabela 34. Progressos esperados (G_s) nos híbridos interpopulacionais via seleção intrapopulacional simultânea nas duas populações para os caracteres: PE - peso de espigas (g/planta); AP - altura da planta (cm/planta) e AE - altura da espiga (cm/planta)*.

Processos de ^f Seleção	G_s /ciclo			G_s /ciclo		
	PE (g/pl.)	AP (cm/pl.)	AE (cm/pl.)	PE (g/pl.)	AP (cm/pl.)	AE (cm/pl.)
Ia	-	18,64	9,35	-	9,46	8,92
I	9,44	16,73	8,67	7,64	8,49	8,27
IV	12,79	-	-	10,35	-	-

* Considerou-se: para PE: $r = 2$, $n = 25$ e $\sigma_d^2/\sigma_e^2 = 10$ e intensidade de seleção de 10%; para AP e AE: $r = 2$, $n = 5$ e intensidade de seleção de 20%. As expressões dos progressos esperados encontram-se em Resultados;

f Ia: Seleção massal em ambos os sexos; I: Seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos; IV: Seleção entre e dentro de progênies de irmãos germanos.

Tabela 35. Eficiências relativas (%) entre alguns processos de seleção intra e interpopulacionais no melhoramento do híbrido, em progresso esperado por ano (G_s), considerando o número mínimo de anos em que cada ciclo pode ser completado (ciclo mínimo) e o modo usual como vem sendo conduzidos, para o caráter peso de espigas*.

Processos de Seleção [‡]	Eficiência Relativa (%) (G_{s1}/G_{s2}).100	
	Ciclo mínimo	Ciclo normal ⁺
G_s SRRIG/ G_s SEDPIG	99,26	81,65
G_s SRRIG/ G_s SEDPMI	126,84	87,47
G_s SRRMI/ G_s SEDPIG	113,75	70,18
G_s SRRMI/ G_s SEDMI	145,37	75,18

* Considerou-se: $\sigma_d^2/\sigma_e^2 = 10$, $r = 2$, $n = 25$, intensidade de seleção: 20% entre e 10% dentro de progênies e seleção intrapopulacional nas duas populações, simultaneamente;

‡ SRRIG: Seleção Recorrente Recíproca com irmãos germanos; SRRMI: Seleção Recorrente Recíproca com meios irmãos obtidas de plantas prolíficas; SEDPIG: Seleção entre e dentro de progênies de irmãos germanos com sementes remanescentes; SEDPMI: Seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos com sementes remanescentes;

+ Pratica-se apenas seleção entre progênies de irmãos germanos na seleção intrapopulacional.

Tabela 36. Eficiências relativas (%) entre alguns processos de seleção intra e interpopulacionais no melhoramento do híbrido, em progresso esperado por ano (G_s), considerando o número mínimo de anos em que cada ciclo pode ser completado (ciclo mínimo) e o modo usual como vem sendo conduzidos, para os caracteres altura da planta (AP) e altura da espiga (AE)*.

Processo de Seleção [†]	Eficiência Relativa (%) = $(G_{s1}/G_{s2}) \cdot 100$			
	Ciclo mínimo		Ciclo normal	
	AP	AE	AP	AE
$G_s \text{ SRRMI} / G_s \text{ SM}$	47,48	49,84	23,77	24,92
$G_s \text{ SRRMI} / G_s \text{ SEDPMI}$	105,73	107,62	52,93	53,81

* Considerando-se: $r = 2$, $n = 5$, mesma intensidade de seleção (20%) e seleção intrapopulacional nas duas populações, simultaneamente;

† SRRMI: Seleção Recorrente Recíproca com meios irmãos obtidas de plantas prolíficas; SEDPMI: Seleção entre e dentro de progênies de meios irmãos com sementes remanescentes; SM: Seleção massal nos dois sexos.

Tabela 37. Eficiências relativas (%) entre dois processos de Seleção Recorrente Recíproca em progresso esperado por ano (G_s), considerando o número mínimo de anos em que cada ciclo pode ser completado (ciclo mínimo) e o modo usual como vem sendo conduzidos, para o caráter peso de espigas*.

Processo de Seleção ^f	Eficiência Relativa = $(G_{s1}/G_{s2}).100$	
	Ciclo mínimo	Ciclo normal
G_s SRRIG/ G_s SRRMI	87,25	116,34

* Considerando-se: $r = 2$, $n = 25$, mesma intensidade de seleção.

^f SRRIG: Seleção Recorrente Recíproca com irmãos germanos;
SRRMI: Seleção Recorrente Recíproca com meios irmãos obtidas de plantas prolíficas.

Tabela 38. Valores esperados de ϕ para vários níveis de grau médio de dominância e para diversas distribuições conjuntas de frequências gênicas (MIRANDA FILHO, 1982)*.

d/a	Distribuições conjuntas de frequências gênicas.					
	AxA	BxB	CxC	AxB	AxC	BxC
0,0	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
0,1	1,002	1,007	0,996	1,005	0,999	1,002
0,2	1,008	1,017	0,995	1,013	1,002	1,009
0,3	1,018	1,029	0,998	1,025	1,010	1,021
0,4	1,032	1,044	1,005	1,041	1,022	1,037
0,5	1,050	1,061	1,017	1,059	1,039	1,058
0,6	1,072	1,079	1,034	1,081	1,061	1,083
0,7	1,098	1,099	1,057	1,105	1,089	1,114
0,8	1,128	1,120	1,086	1,133	1,122	1,149
0,9	1,162	1,143	1,122	1,163	1,161	1,190
1,0	1,200	1,167	1,167	1,195	1,207	1,235
1,1	1,242	1,191	1,220	1,230	1,260	1,286
1,2	1,288	1,217	1,283	1,267	1,319	1,343

$$\phi = (\sigma_{A_{12}}^2 + \sigma_{A_{21}}^2) / (\sigma_{A_1 A_2} + \sigma_{A_2 A_1})$$

* Distribuição A: representativo de Compostos ($\bar{p} = 0,5$);

Distribuição B: representativo de variedade não melhorada ($\bar{p} = 0,4$);

Distribuição C: representativo de variedade melhorada ($\bar{p} = 0,6$).

Figura 1. Eficiência da SRR em relação ao Seleção intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional, considerando: $\sigma^2_W/\sigma^2_E = 7,0$, $r = 3$ e $n = 25$, para diferentes níveis de herdabilidades e intensidades de seleção. A - SRRIG (1 ciclo/2 anos) versus SEDMI (1 ciclo/2 anos), B - SRRIG (1 ciclo/2 anos) versus SEDIG (1 ciclo/2 anos). Porcentagens de seleção entre (E) e dentro (D) utilizados nas comparações: a - 5(5)%E, 40%D; b - 10(10)%E, 20%D; c - 20(20)%E, 10%D; d - 25(25)%E, 8%D. Os valores entre parenteses referem-se à SRRIG.

Figura 2. Eficiência da SRR em relação a Seleção intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional, considerando: $\sigma^2_W/\sigma^2_E = 7,0$, $r = 3$ e $n = 25$, para diferentes níveis de herdabilidades e intensidades de seleção. A - SRRMI (1 ciclo/1 ano) versus SEDMI (1 ano/2 anos), B - SRRMI (1 ciclo/1 ano) versus SEDIG (1 ciclo/2 anos). Porcentagens de seleção entre (E) e Dentro (D) utilizados nas comparações: a - 5(5)%E, 40%D; b - 10(10)%E, 20%D; c - 20(20)%E, 10%D; d - 25(25)%E, 8%D. Os valores entre parenteses referem-se à SRRMI.

Figura 3. Eficiência da SRR em relação a Seleção intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional, considerando: $\sigma_W^2/\sigma_E^2 = 7,0$, $r = 3$ e $n = 25$, para diferentes níveis de herdabilidades e intensidades de seleção. A - SRRIG (1 ciclo/3 anos) versus SEDMI (1 ciclo/2 anos), B - SRRIG (1 ciclo/3 anos) versus SEIG (1 ciclo/2 anos). Porcentagens de seleção entre (E) e dentro (D) utilizados nas comparações em A: a - 5(5)%E, 40%D, b - 10(10)%E, 20%D; c - 20(20)%E, 10%D; d - 25(25)%E, 8%D. Os valores entre parenteses referem-se à SRRIG. Em B, utilizou-se de $K_1 = K_2$ (mesma intensidade de seleção).

Figura 4. Eficiência da SRR em relação a Seleção Intrapopulacional no melhoramento do híbrido interpopulacional, considerando $\sigma^2_W/\sigma^2_E = 7,0$, $r = 3$ e $n = 25$, para diferentes níveis de herdabilidade e intensidades de seleção. A - SRRMI (1 ciclo/2 anos) versus SEDMI (1 ciclo/2 anos); B - SRRMI (1 ciclo/2 anos) versus SEIG (1 ciclo/2 anos). Porcentagens de seleção entre (E) e dentro (D) utilizados nas comparações em A: a - 5(5)%E, 40%D; b - 10(10)%E, 20%D; c - 20(20)%E, 10%D; d - 25(25)%E, 8%D. Os valores entre parenteses referem-se à SRRMI. Em B, utilizou-se de $K_1 = K_2$ (mesma intensidade de seleção).

Figura 5. Eficiência da SRRIG em relação a SRRMI no melhoramento do híbrido interpopulacional, considerando $\sigma_W^2/\sigma_E^2 = 7,0$, $r = 3$, $n = 25$ e mesma intensidade de seleção ($K_1 = K_2$), para diferentes níveis de herdabilidade. A - SRRIG (1 ciclo/3 anos) versus SRRMI (1 ciclo/2 anos), B - SRRIG (1 ciclo/2 anos) versus SRRMI (1 ciclo/1 ano).

Figura 6. Distribuição das frequências gênicas na população $\phi(r) = 6r(1-r)$.

Figura 7. Distribuição das frequências gênicas na população
 $\phi(p) = 12p^2(1-p)$.

APĒNDICE

1. VARIÂNCIA FENOTÍPICA ENTRE E DENTRO DE PROGÊNIES DE MEIOS IRMÃOS E IRMÃOS GERMANOS E, ENTRE HÍBRIDOS SIMPLES E HÍBRIDOS DUPLOS

Considerando-se o número de plantas por parcela (n), o número de repetições (r), a herdabilidade no sentido restrito ao nível de plantas individuais (h^2), a variância genética aditiva (σ_A^2) e a relação $b = \sigma_D^2 / \sigma_A^2$, onde σ_D^2 é a variância genética dominante e, sendo:

σ_W^2 e σ_E^2 as variâncias ambientais entre plantas dentro de parcelas e entre parcelas, respectivamente;

σ_{FMI}^2 , σ_{FIG}^2 , σ_{HS}^2 e σ_{HD}^2 as variâncias fenotípicas entre médias de famílias de meios irmãos, irmãos germanos, híbridos simples e híbridos duplos, respectivamente;

σ_{DMI}^2 e σ_{DIG}^2 as variâncias fenotípicas dentro de famílias de meios irmãos e de irmãos germanos, respectivamente;

tem-se que:

$$\sigma_{FMI}^2 = \left(\frac{nr+3}{4nr}\right) \sigma_A^2 + \frac{\sigma_D^2}{nr} + \frac{\sigma_W^2}{nr} + \frac{\sigma_E^2}{r} ;$$

$$\sigma_{FIG}^2 = \left(\frac{nr+1}{2nr}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{nr+3}{4nr}\right) \sigma_D^2 + \frac{\sigma_W^2}{nr} + \frac{\sigma_E^2}{r} ;$$

$$\sigma_{HS}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \frac{\sigma_W^2}{nr} + \frac{\sigma_E^2}{r}$$

$$\sigma_{DMI}^2 = (3/4) \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_W^2$$

$$\sigma_{DIG}^2 = (1/2) \sigma_A^2 + (3/4) \sigma_D^2 + \sigma_W^2 ;$$

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_W^2 + \sigma_E^2}$$

Considerando:

$$t = \frac{\sigma_W^2}{\sigma_E^2} = 7,0 \text{ e } b = \frac{\sigma_D^2}{\sigma_A^2}$$

Obtem-se:

$$\sigma_E^2 = (1/8) \left[\frac{1-h^2(1+b)}{h^2} \right] \sigma_A^2 \text{ e}$$

$$\sigma_W^2 = (7/8) \left[\frac{1-h^2(1+b)}{h^2} \right] \sigma_A^2 ;$$

substituindo estas expressões nas variâncias fenotípicas, obtem-se:

$$\sigma_{FMI}^2 = \left\{ \frac{(nr+3+4b)2h^2 + (7+n)[1-h^2(1+b)]}{8nrh^2} \right\} \sigma_A^2 ;$$

$$\sigma_{DMI}^2 = \left[\frac{7+(b-1)h^2}{8h^2} \right] \sigma_A^2 ;$$

$$\sigma_{FIG}^2 = \left\{ \frac{[nr(4+2b) - n(b+1) - (3+b)]h^2 + (7+n)}{8nrh^2} \right\} \sigma_A^2$$

$$\sigma_{DIG}^2 = \left[\frac{(b+3)(-h^2) + 7}{8h^2} \right] \sigma_A^2 ;$$

$$\sigma_{HS}^2 = \left\{ \frac{[n(8r-1-b) - 7(1+b)]h^2 + 7 + n}{8nrh^2} \right\} \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \quad e,$$

$$\sigma_{HD}^2 = \sigma_{FIG}^2.$$

Estimativas de relações entre desvios padrões fenotípicos esperados envolvendo progênies de meios irmãos (MI) e irmãos germanos (IG) intra e interpopulacionais em diferentes níveis de herdabilidade*.

$h^2\%$	$\sigma_{FIG}^2/\sigma_{FMI}^2$ +	$\sigma_{DIG}^2/\sigma_{DMI}^2$ +	$\sigma_{FIG(12)}^2 / (1/2)(\sigma_{FMI_{12}}^2 + \sigma_{FMI_{21}}^2)$ ++
0,05	1,09973	0,98919	1,09306
0,10	1,17678	0,97818	1,16487
0,15	1,23851	0,96696	1,22228
0,20	1,29925	0,95553	1,26940
0,25	1,33180	0,94388	1,30884
0,30	1,36804	0,93199	1,34238

* Considerou-se: $\sigma_W^2/\sigma_E^2 = 7,0$, $r = 2,0$, $n = 25$ e grau médio de dominância igual a 1,0.

+ Representativo de população melhorada (frequência média dos alelos favoráveis ($\bar{p}$) igual a 0,6).

++ Representativo de cruzamento entre composto ($\bar{p} = 0,5$) e variedade melhorada ($\bar{p} = 0,6$).

§ Herdabilidade no sentido restrito ao nível de plantas.

2. DEFINIÇÃO DA HETEROSE EM RELAÇÃO AO PAI SUPERIOR EM FUNÇÃO DE FREQUÊNCIAS GÊNICAS E EFEITOS GENOTÍPICOS

Considerando-se uma população hipotética genericamente denominada de 1 e superior a outra denominada de 2, onde:

p e r : são as frequências dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente;

q e s : são as frequências dos alelos desfavoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente;

α_1 : efeito médio de uma substituição gênica na população 1 e;

a e d : metade da diferença entre homozigotos e efeito de dominância, respectivamente;

Tem-se:

$$P_1 = u + (p-q)a + 2pqd, \text{ média da população 1;}$$

$$F_1 = u + (pr-qs)a + (ps+qr)d, \text{ média do cruzamento entre as populações 1 e 2;}$$

$$h_{ps} = F_1 - P_1, \text{ heterose em relação ao pai superior,}$$

onde:

$$h_{ps} = u + (pr-qs)a + (ps+qr)d - [u + (p-q)a + 2pqd]$$

$$h_{ps} = (pr-qs-p+q)a + (ps+qr-2pq)d$$

$$h_{ps} = (r-p)a + (r-p)(1-2p)d$$

$$h_{ps} = (r-p)[a + (1-2p)d] \text{ , como:}$$

$$\alpha_1 = a + (1-2p)d, \text{ tem-se:}$$

$$h_{ps} = (r-p)\alpha_1 \text{ , para um loco e,}$$

$$h_{ps} = \sum_i (r_i - p_i) \alpha_{1_i} \text{ , para vários locos.}$$

3. DEFINIÇÃO DAS VARIÂNCIAS E COVARIÂNCIAS GENÉTICAS ADITIVAS INTERPOPULACIONAIS EM FUNÇÃO DAS VARIÂNCIAS ADITIVAS INTRAPOPULACIONAIS

Sendo α_1 e α_2 os efeitos médios de uma substituição gênica nas populações 1 e 2, respectivamente, onde:

$$\alpha_1 = a + (1-2p)d \text{ ;}$$

$$\alpha_2 = a + (1-2r)d \text{ ou}$$

$$\alpha_1 = \alpha_2 + 2(r-p)d \text{ e}$$

$$\alpha_2 = \alpha_1 + 2(p-r)d$$

Tem-se que (vide Tabela 6):

$$\sigma_{A_{11}}^2 = 2p(1-p)\alpha_1^2$$

$$\sigma_{A_{22}}^2 = 2r(1-r)\alpha_2^2$$

$$\sigma_{D_{11}}^2 = [2p(1-p)d]^2$$

$$\sigma_{D_{22}}^2 = [2r(1-r)d]^2$$

$$\sigma_{A_1 A_2} = 2p(1-p)\alpha_1 \alpha_2$$

$$\sigma_{A_2 A_1} = 2r(1-r)\alpha_1 \alpha_2$$

$$\sigma_{A_{12}}^2 = 2p(1-p)\alpha_2^2$$

$$\sigma_{A_{21}}^2 = 2r(1-r)\alpha_1^2$$

Substituindo α_1 por $\alpha_2 + 2(r-p)d$ e

α_2 por $\alpha_1 + 2(p-r)d$,

obtem-se:

$$\sigma_{A_1 A_2} = 2p(1-p)\alpha_1 [\alpha_1 + 2(p-r)d]$$

$$\sigma_{A_2 A_1} = 2r(1-r)\alpha_2 [\alpha_2 + 2(r-p)d]$$

$$\sigma_{A_1 A_2} = 2p(1-p)\alpha_2 [\alpha_2 + 2(r-p)d]$$

$$\sigma_{A_2 A_1} = 2r(1-r)\alpha_1 [\alpha_1 + 2(p-r)d] \quad \text{e, portanto:}$$

$$\sigma_{A_1 A_2} = \sigma_{A_{11}}^2 + 2\sigma_{D_{11}}(p-r)\alpha_1$$

$$\sigma_{A_2 A_1} = \sigma_{A_{22}}^2 + 2\sigma_{D_{22}}(r-p)\alpha_2$$

$$\sigma_{A_{12}}^2 = \sigma_{A_{11}}^2 + 2\sigma_{D_{11}}(p-r)(\alpha_1 + \alpha_2)$$

$$\sigma_{A_{21}}^2 = \sigma_{A_{22}}^2 + 2\sigma_{D_{22}}(r-p)(\alpha_1 + \alpha_2)$$