

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Intercruzamento em uma população de soja derivada de um
retrocruzamento e perspectivas de melhoramento**

Larissa Pereira de Castro

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de concentração:
Genética e Melhoramento de Plantas

**Piracicaba
2013**

Larissa Pereira de Castro
Engenheira Agrônoma

Intercruzamento em uma população de soja derivada de um retrocruzamento e perspectivas de melhoramento

Orientador:
Prof. Dr. **ISAIAS OLÍVIO GERALDI**

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de concentração:
Genética e Melhoramento de Plantas

**Piracicaba
2013**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - ESALQ/USP**

Castro, Larissa Pereira de

Intercruzamento em uma população de soja derivada de um retrocruzamento e perspectivas de melhoramento / Larissa Pereira de Castro.- - Piracicaba, 2013.
102 p: il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. Cruzamento vegetal 2. Intercruzamento 3. Melhoramento genético vegetal
4. Resposta à seleção 5. Retrocruzamento 6. Soja I. Título

CDD 633.34
C355i

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Aos meus amados pais **Emílio** e **Dulce Léa**.

Aos meus queridos irmãos **Adriano** e **Daniele**.

Aos meus adoráveis sobrinhos **Letícia**, **Maria Fernanda** e **Lucas**.

Aos meus avós **Jairo** (*in memoriam*) e **Esmeralda**, e

José e **Terezinha**.

Aos meus sogros **Francisco** e **Elisabete**.

Com **AMOR**,

DEDICO

Ao meu amado marido **César**.

Com **CARINHO**,

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

A Deus

Aos meus pais, pelo exemplo de vida e pela força que me estimularam a crescer e me desenvolver como pessoa e como profissional.

Ao professor Isaias Olívio Geraldi, pela amizade, orientação e ensinamentos.

Ao Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pela oportunidade de crescimento e desenvolvimento.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico, pelas bolsas concedidas.

Aos funcionários do Laboratório de Genética quantitativa e Melhoramento de Soja, Gustavo Alexandre Perina e Fernandes de Araújo.

À equipe de campo do Departamento de Genética, principalmente ao Sr. José Monteiro e ao Cláudio Roberto Segatelli.

Aos amigos do Laboratório de Genética Quantitativa e Melhoramento de Soja, Rosa Maria, Fernando, Leandro, Gabriel, José Manoel, Maria Aparecida, Márcia, Marco e Agnaldo e, em especial, ao Guilherme por todos os anos de companheirismo e amizade.

Aos amigos do Departamento de Genética, que estiveram sempre presentes nos momentos de descontração e para dar um apoio nos momentos de dificuldade e, em especial, à Flávia e à Luciana, amigas para todo o sempre.

Ao César pelo apoio e carinho indispensáveis para a conclusão desse trabalho.

EPÍGRAFE

Se temos de esperar,
que seja para colher a semente boa
que lançamos hoje no solo da vida.

Se for para semear,
então que seja para produzir
milhões de sorrisos,
de solidariedade e amizade.

Cora Coralina

SUMÁRIO

RESUMO.....	13
ABSTRACT	15
LISTA DE FIGURAS	17
LISTA DE TABELAS	19
LISTA DE ABREVIATURAS.....	23
1 INTRODUÇÃO	25
2 DESENVOLVIMENTO	27
2.1 Revisão bibliográfica	27
2.1.1 Aspectos econômicos da cultura da soja	27
2.1.2 Ganho genético nos programas de melhoramento genético	28
2.1.3 Desenvolvimento de populações segregantes	30
2.1.4 Retrocruzamentos: características	31
2.1.5 Usos do inter cruzamento.....	33
2.2 Material e Métodos.....	37
2.2.1 Ambientes de avaliação	37
2.2.2 Material genético	38
2.2.3 Obtenção das progênes	39
2.2.4 Caracteres avaliados	41
2.2.5 Análises estatístico-genéticas	42
2.2.5.1 Análises individuais	42
2.2.5.2 Análises conjuntas.....	44
2.2.5.3 Estimação dos componentes de variância da análise conjunta	46
2.2.5.4 Estimação dos componentes da variância genética.....	48
2.2.5.5 Estimação da resposta esperada com seleção	48
2.3 Resultados e Discussão	50

2.3.1 Desenvolvimento teórico.....	50
2.3.2 Análises de variância.....	56
2.3.3 Estimativas dos componentes de variância.....	66
2.3.4 Variância aditiva, de dominância e o componente <i>Cad</i>	71
2.3.5 Distribuição das progênes para o caráter PG.....	73
2.3.6 Respostas à seleção.....	76
REFERÊNCIAS.....	85
ANEXOS.....	97

RESUMO

Intercruzamento em uma população de soja derivada de um retrocruzamento e perspectivas de melhoramento.

Existem poucas informações sobre o uso de intercruzamentos em populações de soja derivadas de retrocruzamento. Os objetivos deste trabalho compreendem a avaliação dos efeitos de uma geração de intercruzamentos nas médias, distribuição de frequências, variâncias genéticas e respostas à seleção em uma população de retrocruzamento de soja. A população básica foi derivada de um cruzamento simples entre duas linhagens contrastantes para a produção de grãos, seguido de um retrocruzamento para a linhagem mais produtiva. Cento e dezessete progênies derivadas da população não intercruzada (progênies RC_1F_2) e cento e dezoito progênies derivadas da população intercruzada (progênies $RC_{1\#}F_2$) foram avaliadas no ano agrícola de 2008/09 na Estação Experimental de Anhumas, do Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba, SP, em dois experimentos em látice quadruplo 11x11 (quatro repetições). As parcelas foram constituídas de linhas de 2 m, espaçadas de 0,5 m, contendo 30 plantas após o desbaste. Estas foram colhidas em *bulk* (que correspondem às gerações RC_1F_3 e $RC_{1\#}F_3$) e avaliadas novamente no ano agrícola 2010/11, utilizando o mesmo delineamento experimental, tipo de parcela e local. Foram avaliados os seguintes caracteres: número de dias para florescimento (DF), altura da planta no florescimento (AF), número de dias para maturação (DM), altura da planta na maturação (AM) e produção de grãos (PG). Para os dois tipos de populações, RC_1 e $RC_{1\#}$, foram estimados os seguintes parâmetros: média geral, amplitude de variação, distribuição das frequências, variância genética entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), variância fenotípica entre médias de progênies ($\hat{\sigma}_F^2$), e resposta esperada com seleção (R_s). As médias foram similares para a maioria dos caracteres entre as populações RC_1 e $RC_{1\#}$ dentro de cada ano. Entretanto, houve um acréscimo das variâncias genéticas na população intercruzada para a maioria dos caracteres, o que era esperado com base em um modelo de um loco com dois alelos. Consequentemente, a resposta esperada com seleção para PG foi 39% maior, em média, para as populações intercruzadas ($RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$). Estes resultados indicam que uma geração de intercruzamento após o retrocruzamento é importante em programas de melhoramento genético de soja.

Palavras-chave: Melhoramento Vegetal; Retrocruzamento; Intercruzamento; Resposta à Seleção

ABSTRACT

Random mating in a soybean backcross population and breeding perspectives

There is limited information on using random mating after backcrossing in soybeans. This work was carried out to evaluate the effects of one generation of random mating after backcrossing on the means, frequency distributions, genetic variances and responses to selection in a soybean population. The basic population was derived from a two-way cross between two inbred lines contrasting for grain yield and backcrossed to the higher yielding one. One hundred and seventeen progenies derived from a not random-mated backcross population (RC_1F_2 progenies) and one hundred and eighteen progenies derived from a random-mated backcross population ($RC_{1\#}F_2$ progenies) were evaluated in the 2008/09 growing season at Anhumas Experimental Station, of the Department of Genetics, ESALQ/USP, located in Piracicaba, state of São Paulo, Brazil. Evaluation trials were carried out using an 11x11 quadruple lattice design (four replications). Plots consisted of 2 m rows spaced by 0.5 m, with 30 plants after thinning. The entries were harvested in bulks (which correspond to RC_1F_3 and $RC_{1\#}F_3$ progenies) and evaluated again in the 2010/11 growing season, using the same experimental design, plot size and location. The following traits were recorded: number of days to flowering (DF), plant height at flowering (AF), number of days to maturity (DM), plant height at maturity (AM), and grain yield (PG). The following parameters were estimated for both RC_1 and $RC_{1\#}$: general mean, amplitude of variation, frequency distribution, genetic variance among progenies ($\hat{\sigma}_p^2$), additive variance ($\hat{\sigma}_A^2$), phenotypic variance on a progeny mean basis ($\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$), and expected response to selection (Rs). For most traits general means were similar for RC_1 and $RC_{1\#}$ populations within years. However, genetic variances increased after one generation of random mating, for most traits, which was expected based on a one-locus two-alleles model. Thus, expected response to selection on a progeny mean basis for grain yield (PG) was 39% higher, on average, for the random-mated populations ($RC_{1\#}F_2$ and $RC_{1\#}F_3$). Overall, the results indicate that one generation of random mating before selfing in backcross population is useful in soybean breeding programs.

Keywords: Plant breeding; Backcross; Random mating; Response to selection

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Esquema de cruzamentos e obtenção das progênie avaliadas40
- Figura 2 – Histogramas das médias de produção de grãos (PG) das duas populações avaliadas no ano 1 (RC_1F_2 e $RC_{1\#}F_2$). Eixo Y: Frequências; e Eixo X: Produção de grãos, em $g.m^{-2}$ 74
- Figura 3 – Histogramas das médias de produção de grãos (PG) das duas populações avaliadas no ano 2 (RC_1F_3 e $RC_{1\#}F_3$). Eixo Y: Frequências; e Eixo X: Produção de grãos, em $g.m^{-2}$ 75

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Esquema da análise de variância individual, com os graus de liberdade, quadrados médios e esperanças matemáticas dos quadrados médios.....	43
Tabela 2 – Esquema da análise conjunta com os graus de liberdade, quadrados médios e esperanças matemáticas dos quadrados médios.....	45
Tabela 3 – Frequências genótípicas, valores genotípicos e desvios em relação à média das populações RC_1F_2 , RC_1F_3 e RC_1F_n	51
Tabela 4 – Frequências genótípicas, valores genotípicos e desvios em relação à média das populações $RC_{1\#}F_2$, $RC_{1\#}F_3$ e $RC_{1\#}F_n$	53
Tabela 5 – Análises de variância individuais das progênes de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênes, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter produção de grãos (PG), E. E.I Anhumas no ano de 2008/2009	57
Tabela 6 – Análises de variância individuais das progênes de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênes, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter produção de grãos (PG), E. E.I Anhumas no ano de 2010/2011	58
Tabela 7 – Análises de variância individuais das progênes de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênes, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura no florescimento (AF), E. E.I Anhumas no ano de 2008/2009	59
Tabela 8 – Análises de variância individuais das progênes de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênes, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura no florescimento (AF), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011	59

- Tabela 9 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para florescimento (DF), E. E. Anhumas no ano de 2008/2009 60
- Tabela 10 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para florescimento (DF), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011 60
- Tabela 11 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura na maturação (AM), E. E. Anhumas no ano de 2008/2009 61
- Tabela 12 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura na maturação (AM), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011 61
- Tabela 13 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para maturação (DM), E. E. Anhumas no ano de 2008/2009 62
- Tabela 14 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para maturação (DM), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011 62
- Tabela 15 – Análises conjuntas entre as gerações RC_1F_2 e RC_1F_3 e entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$, avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F_2) e 2010/11 (gerações F_3) na E.E. Anhumas para a produção de grãos (PG) 63

- Tabela 16 – Análises conjuntas entre as gerações RC_1F_2 e RC_1F_3 e entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F_2) e 2010/11 (gerações F_3) na E.E. Anhumas para a altura no florescimento (AF) 64
- Tabela 17 – Análises conjuntas entre as gerações RC_1F_2 e RC_1F_3 e entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F_2) e 2010/11 (gerações F_3) na E.E. Anhumas para dias para florescimento (DF)..... 65
- Tabela 18 – Análises conjuntas entre as gerações RC_1F_2 e RC_1F_3 e entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F_2) e 2010/11 (gerações F_3) na E.E. Anhumas para a altura na maturação (AM)..... 65
- Tabela 19 – Análises conjuntas entre as gerações RC_1F_2 e RC_1F_3 e entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F_2) e 2010/11 (gerações F_3) na E.E. Anhumas para dias para maturação (DM) 66
- Tabela 20 – Estimativas das variâncias genéticas entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), das variâncias da interação entre progênies e anos ($\hat{\sigma}_{pa}^2$) e das variâncias do erro ($\hat{\sigma}^2$) de cada população, com os respectivos limites superiores (LS) e inferiores (LI) dos intervalos de confiança associados às estimativas, para todos os caracteres avaliados, nos anos 1 e 2 67
- Tabela 21 – Razões entre as variâncias genéticas entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$) e as variâncias da interação entre progênies e anos ($\hat{\sigma}_{pa}^2$) entre as populações $RC_{1\#}$ e RC_1 para todos os caracteres avaliados e a média das razões..... 68

- Tabela 22 – Estimativas das variâncias genéticas aditivas ($\hat{\sigma}_A^2$), das variâncias genéticas de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) e dos componentes *Cad*, para todos os caracteres avaliados, considerando graus médios de dominância (*gmd*) iguais a 0,0 e 1,0..... 72
- Tabela 23 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC₁F₂, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)..... 77
- Tabela 24 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC₁F₃, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)..... 78
- Tabela 25 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC_{1#}F₂, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)..... 79
- Tabela 26 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC_{1#}F₃, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)..... 80
- Tabela 27 – Resposta esperada com seleção em valor absoluto (*Rs*), em percentagem da média (*Rs%*), e média esperada da população melhorada ($\hat{\bar{x}}_m$), para o caráter produção de grãos (PG), nas diferentes populações, considerando graus médios de dominância (*gmd*) iguais a 0,0 e 1,0, com intensidade de 20%..... 81

LISTA DE ABREVIATURAS

AF	Altura da planta no florescimento
AM	Altura da planta na maturação
CV	Coeficiente de variação
DF	Dias para florescimento
DM	Dias para maturação
FV	Fonte de variação
GL	Graus de liberdade
LI	Limite inferior
LS	Limite Superior
PG	Produção de grãos
PI	<i>Plant Introduction</i>
QM	Quadrado médio

1 INTRODUÇÃO

O melhoramento genético da soja tem proporcionado crescimentos constantes de produtividade no Brasil e no mundo, mesmo com as restrições da base genética resultantes de cruzamentos predominantemente biparentais entre cultivares elites, empregados para formação de populações segregantes. Considerando ainda a base genética estreita da espécie no Brasil, torna-se oportuno investigar estratégias para aumentar a variabilidade genética e, conseqüentemente, permitir a obtenção contínua de ganhos com o melhoramento genético.

Em programas de melhoramento genético de soja é muito comum o uso de cruzamentos biparentais (população F_2) ou de populações retrocruzadas para o genitor superior (população RC_1). Normalmente a partir dessas populações são derivadas progênies por autofecundação (progênies $F_{2:3}$ ou progênies RC_1F_2), que são avaliadas experimentalmente para a seleção daquelas superiores.

A maioria dos relatos indica que não existe vantagem em inter cruzar plantas de populações F_2 antes da obtenção de progênies. Entretanto, pouco tem sido investigado a respeito do inter cruzamento em populações RC_1 . Entretanto, evidências baseadas em modelos teóricos indicam que um inter cruzamento em uma população derivada de retrocruzamento deve acarretar acréscimos na variância genética da população, sem reduzir a média e, conseqüentemente a obtenção de um número maior de genótipos transgressivos.

Populações derivadas de retrocruzamento seguidas de inter cruzamentos foram avaliadas principalmente em milho, mas os resultados obtidos não foram satisfatórios em termos de acréscimos na variância aditiva e, conseqüentemente na resposta com seleção. Entretanto, em milho a avaliação das linhagens é feita em cruzamentos com uma linhagem testadora, denominados testecrosses. Possivelmente esta é a razão do insucesso, isto é, o aumento da variância genética entre linhagens seria mascarado nos cruzamentos com o testador.

Como em soja as avaliações são feitas nas linhagens per se, os objetivos do presente trabalho compreendem a avaliação de uma população de soja derivada de um retrocruzamento, com e sem inter cruzamento, e determinar os efeitos do inter cruzamento nas magnitudes das médias, distribuição de frequências, variâncias genéticas e respostas esperadas com seleção e, conseqüentemente, no aumento da eficiência da seleção.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão bibliográfica

2.1.1 Aspectos econômicos da cultura da soja

Apesar de ser considerado um país em desenvolvimento, o Brasil possui atualmente o oitavo maior PIB do mundo, em uma posição de grande proximidade a grandes potências mundiais (CIA, 2012). As altas do PIB ao longo dos anos refletem o crescimento e o potencial econômicos brasileiros, crescentes mesmo em anos de crise internacional (BACEN, 2012). O efeito da crise do euro na economia brasileira foi limitado, de forma que o preço das *commodities* exportadas sustentou a atividade e o crescimento interno se manteve consistente (IMF, 2012).

A soja é uma das principais *commodities* do Brasil e uma das grandes responsáveis pelos excelentes resultados do agronegócio brasileiro. Apesar da seca do último ano agrícola (2011/12), a produção de soja no Brasil chegou a 66,4 milhões de toneladas, e com previsão de 81,5 milhões toneladas para o ano agrícola de 2012/13 (CONAB, 2012). Esse aumento da produção se deve aos preços recordes que a cultura da soja tem alcançado no mercado internacional e com a manutenção da demanda pelo produto, principalmente em função da situação de seca nos Estados Unidos e Europa (HUNT, 2012). Com isso, estima-se que as exportações de soja sejam ampliadas para 38,5 milhões de toneladas a fim de suprir a demanda do mercado internacional em 2012/13 (BONATO, 2012). Por esta razão, muitos produtores de outras culturas migraram para o plantio de soja no ano agrícola de 2012/13, estimulados pelo preço de mercado crescente no cenário internacional (CEPEA, 2012; GOMES, 2012).

Somente no ano agrícola de 2012/13 é esperado um crescimento sobre a safra anterior de 7,6% a 11,6% para a região Centro-Oeste do Brasil, onde se concentra a maior área de soja plantada do país (CONAB, 2012). Além disso, há uma projeção de aumento de 47% na exportação de soja no Brasil nos próximos 10 anos devido à demanda crescente, o que fará com que o país passe a ser o maior exportador mundial da cultura. Esse acréscimo na produção ocorrerá devido ao

aumento da área plantada e ao desenvolvimento de tecnologias e melhorias de infraestrutura e capital humano para suprir a demanda das próximas décadas e manter a segurança alimentar (USDA, 2011; TESTER; LANGRIDGE, 2010).

Entretanto, existe ainda uma pressão nas áreas agrícolas cultivadas em função da produção de biocombustíveis, principalmente neste ano de 2012, com a redução da produção de etanol de milho nos EUA (ABBOTT, 2012). Além disso, a demanda por biodiesel crescerá nos próximos anos devido a incentivos do governo, demanda interna e do mercado internacional (STAUFFER, 2012). Por esta razão, o cenário da agricultura brasileira e mundial será de pressão e, portanto, a eficiência da produção de alimentos, de biocombustíveis e de fibras deverá ser melhorada para suprir toda essa demanda (KANG, 2007).

Dentre as tecnologias que podem ser utilizadas para aumentar a produção, utilizando a área disponível da melhor forma possível, e fazer frente às adversidades bióticas e abióticas está o melhoramento genético (TESTER; LANGRIDGE, 2010).

2.1.2 Ganho genético nos programas de melhoramento genético

Os programas de melhoramento genético de soja, assim como de outros cereais, tiveram grandes avanços nas últimas décadas (WILCOX, 2001). Os ganhos anuais com melhoramento em soja foram de 0,5% ha⁻¹ na Argentina (SANTOS et al., 2006), 0,5% ha⁻¹ no Canadá (VOLDENG et al., 1997), 1,0% ha⁻¹ na China (LIU et al., 2012), de 0,7% a 1,2% ha⁻¹ nos Estados Unidos (BOERMA, 1979; WILCOX, 2001), de 1,2% a 2,6% ha⁻¹ na Índia (KARMAKAR; BHATNAGAR, 1996; RAMTEKE et al., 2011), e de 1,4% e 2,0% ha⁻¹ na Nigéria (TEFERA et al., 2010). No Brasil os ganhos variam de -0,3% a 1,8% ha⁻¹ no Paraná (TOLEDO et al., 1990; ALLIPRANDINI et al., 1993) e de 0,0% a 3,5% ha⁻¹ no Rio Grande do Sul (RUBIN, SANTOS, 1996; LANGE; FEDERIZZI, 2009).

Os estudos de progresso genético são de grande relevância para avaliação dos programas de melhoramento, para o planejamento de novas formas de condução das populações segregantes e reestruturação de programas de melhoramento (LANGE; FEDERIZZI, 2009). O crescimento linear da produção de grãos observado em diversos programas de melhoramento de soja mostra que há indícios de que ainda não foi alcançado o platô de produção da cultura e ainda tem

muito para ser melhorado geneticamente até que seja alcançado o limite do potencial de produção do germoplasma elite (USTUN; ALLEN; ENGLISH, 2001; BONATO, 2006; CIANZIO, 2007). Outros autores afirmam ainda que a variabilidade nunca irá se exaurir, principalmente com relação aos caracteres mais complexos, como a produção de grãos, que estão sob o controle de uma grande quantidade de locos (RAMALHO et al., 2012).

Entretanto, novas tecnologias e estratégias de melhoramento devem ser buscadas visando o aumento da variabilidade genética a partir do germoplasma disponível, pois o sucesso obtido com os trabalhos de melhoramento está geralmente associado com o estreitamento da base genética (FEUILLET; LANGRIDGE; WAUGH, 2008; TESTER; LANGRIDGE, 2010). Assim, à medida que as frequências dos alelos favoráveis foram aumentando com os programas de melhoramento, a variabilidade genética foi diminuindo (ZIVANOVIC et al., 2007).

Além disso, o intercâmbio de germoplasma entre os programas de melhoramento de empresas privadas tem sido bastante restrito, principalmente em função de patentes e da proteção de cultivares, restando para as instituições públicas a maior responsabilidade pela manutenção da variabilidade genética dentro do germoplasma elite sob o risco de aumentar a vulnerabilidade das cultivares comerciais (SNELLER, 2003). A garantia da segurança alimentar e o uso eficiente de recursos naturais são uns dos principais objetivos das empresas públicas de pesquisa agropecuária (EMBRAPA, 2008) e visam evitar que adversidades ponham em risco uma das principais atividades econômicas do país.

Os desafios pela frente são grandes e, certamente, o enriquecimento das populações segregantes com variabilidade e a introgressão de vários caracteres simultaneamente são essenciais para conseguir superar os obstáculos que surgirão (TESTER; LANGRIDGE, 2010). Várias opções para incrementar a variabilidade visando à formação de populações de melhoramento estão disponíveis, como o intercâmbio de germoplasma, a introgressão de materiais exóticos, a recombinação e as técnicas genômicas e moleculares. (YAMANAKA et al., 2007; CIANZIO, 2007; GAMUYAO et al., 2012, RAMALHO et al., 2012).

2.1.3 Desenvolvimento de populações segregantes

As cultivares comerciais disponíveis no mercado são obtidas a partir da hibridação entre genitores previamente selecionados para gerar populações segregantes, de onde são selecionadas linhas puras ou misturas de linhas puras (CIANZIO, 2007). Uma população considerada ideal para iniciar o processo de seleção em um programa de melhoramento deve apresentar média alta, bem como alta variabilidade para os caracteres de interesse, para que se tenha sucesso no desenvolvimento de cultivares superiores.

As populações segregantes mais utilizadas nos programas de melhoramento para desenvolvimento de linhagens em espécies autógamas são as populações F_2 ou aquelas derivadas de um retrocruzamento para o genitor superior (GUMBER et al., 1999; ARBELBIDE; BERNARDO, 2004). A partir desses cruzamentos são normalmente empregados os métodos clássicos de melhoramento, por meio dos quais foram obtidos grandes avanços genéticos até então, tais como o genealógico, o da população, o *single seed descent* (SSD), a seleção massal, o retrocruzamento e diversas formas de seleção recorrente (CIANZIO, 2007).

No caso das espécies autógamas, as autofecundações sucessivas, que são aplicadas na maioria dos métodos, reduzem drasticamente a oportunidade de recombinação genética entre as características dos genitores envolvidos em sua formação e dessa forma atuam contra o aumento desejado da variabilidade genética (HANSON, 1959, PEDERSON, 1974). Isso acontece devido ao isolamento das progênies e dos indivíduos dentro das progênies, impossibilitando que os alelos favoráveis, de cada indivíduo, sejam combinados em genótipos superiores (RAMALHO et al. 2012).

Nos EUA, a maior parte dos programas de melhoramento de soja utiliza cruzamentos biparentais entre linhagens elite, seguidos do método SSD até a geração F_4 , que é a unidade de seleção preferencial (CIANZIO, 2007). Entretanto, apesar do crescimento linear em produção obtido por meio dos métodos clássicos de melhoramento até então, o desenvolvimento de novas tecnologias está praticamente estagnado (KANG, 2007), de forma que os maiores avanços científicos nos últimos anos foram obtidos com estudos envolvendo genômica, marcadores moleculares e transgenia.

Ainda que muitos estudos tenham sido realizados com a finalidade de avaliar formas variadas de obtenção, condução e seleção de progênies (KHALAF; BROSSMAN; WILCOX, 1984; NAOE et al. 2001; BACKES et al. 2003; COSTA et al. 2004), deve-se continuar buscando avanços na área de genética quantitativa e melhoramento de plantas a fim de alcançar as metas de produção, sem tampouco arriscar as populações de melhoramento com o aumento da vulnerabilidade pela restrição da base genética.

2.1.4 Retrocruzamentos: características

O método do retrocruzamento é comumente utilizado nos programas de melhoramento de plantas para a introgressão de caracteres oligogênicos em cultivares elite (GUIMARÃES et al., 2009), tais como a transferência locos que controlam doenças específicas (YORINORI; KIIHL, 2001; SEDIYAMA; TEIXEIRA; REIS, 2005), mas também é considerado um método eficiente para a incorporação de germoplasma exótico ao germoplasma elite (NASS; MIRANDA FILHO; SANTOS, 2001). Recentemente o seu uso tem-se ampliado para a transferência de eventos transgênicos (GUIMARÃES et al., 2009) e também para caracteres quantitativos (CIANZIO; VOSS, 1994).

O retrocruzamento é utilizado para transferir um ou mais locos de um genitor doador para um genitor superior, que ainda pode ser melhorado para determinada característica. O primeiro passo é o cruzamento entre o genitor superior (recorrente) e o genitor doador (não recorrente), cujas progênies são avaliadas e selecionadas para a característica de interesse e, em seguida, são novamente cruzadas com o genitor recorrente, obtendo-se a primeira geração de retrocruzamento ou RC_1 (SEDIYAMA, TEIXEIRA, REIS, 1999; GUIMARÃES et al., 2009). O número de retrocruzamentos para o genitor recorrente é influenciado pela adaptação do genitor doador, isto é, se o genitor doador não for adaptado o número de cruzamentos deve ser maior (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2001), pois o objetivo do retrocruzamento é transferir a característica desejada recuperando os alelos favoráveis do genitor recorrente (SEDIYAMA, TEIXEIRA, REIS, 1999).

Para caracteres controlados com poucos locos existe a possibilidade de realização de seleção em retrocruzamentos assistidos por marcadores moleculares

(SAM) a fim de monitorar a característica de interesse e reduzir o tempo necessário para a recuperação dos alelos do genitor recorrente (GUIMARÃES et al., 2009) e, conseqüentemente, reduzir os custos. Porém, Morris et al. (2003) ressaltam que os benefícios da SAM dependem da natureza do caráter (qualitativo ou quantitativo), o tipo de ação gênica (aditivo, dominante ou recessivo), a facilidade de fenotipagem, custos da genotipagem e a capacidade de discriminação do marcador. Em um dos casos de sucesso, a SAM foi utilizada em um programa de retrocruzamento, em que foi realizada a piramidação de três locos de resistência a uma bacteriose em linhagens de arroz de alto potencial produtivo, por meio de três ciclos de retrocruzamentos (SANCHEZ et al. 2000).

Para que essa metodologia seja aplicada para caracteres quantitativos, é de grande importância que o mapa de ligação esteja saturado e que os QTLs (*Quantitative Trait Loci*) sejam detectados com alta probabilidade estatística (GUIMARÃES et al., 2009). Muitos trabalhos têm conseguido identificá-los para produção de grãos e demais caracteres quantitativos de importância agrônômica (SANTOS, 2009; BONIN, 2012; HAO et al. 2012; SOYBASE, 2012). Porém, para que sejam aplicados no melhoramento, é necessário que sejam validados e confirmados em diferentes *backgrounds* genéticos, como já foi feito para 15 QTLs da cultura da soja relacionados a teor de óleo e proteína, resistência à nematoide de cisto, peso de sementes e produção (BONIN, 2012). Apesar de algumas empresas privadas já estarem utilizando a SAM para caracteres complexos (BONIN, 2012), essa metodologia ainda não está totalmente estabelecida para a cultura da soja (BERNARDO, 2008; WANG, et al, 2004), de forma que utilização de QTLs em programas de melhoramento ainda não é uma rotina, devido à diversidade deles segregando em cada população, às interações de QTLs com o *background* genético e às interações de QTLs com ambientes (BERNARDO, 2008).

A validação e confirmação dos inúmeros QTLs detectados na cultura da soja poderão potencializar essa ferramenta para ser aplicada de forma eficiente nos programas de melhoramento a fim de que os ganhos em produção continuem crescentes e os demais objetivos dos programas sejam alcançados. Para utilizar retrocruzamentos para caracteres quantitativos, é necessário utilizar um número muito maior de plantas para recuperar o genótipo desejado, já que vários locos controlam o caráter e há uma grande influência do ambiente (RAMALHO, SANTOS, ZIMMERMANN, 1993). A aplicação da SAM em retrocruzamentos poderá reduzir o

gasto com tempo e dinheiro e aumentar a eficiência da recuperação do genitor recorrente e a seleção do caráter de interesse (GUIMARÃES, 2009).

Assim, com o uso de retrocruzamentos existe uma maior probabilidade de obtenção de uma linhagem superior ao genitor superior. Entretanto, apenas alguns poucos alelos favoráveis são fixados a mais em relação aos já existentes no genitor superior, conforme relatado por Bailey (1977), o que indica que o procedimento de retrocruzamento tem uma limitação, pois à medida que são realizados os cruzamentos para o genitor recorrente, melhorando as médias da população, há uma redução da variabilidade e os genótipos resultantes se aproximam mais do genitor recorrente, resultando em progênies apenas um pouco melhores que o genitor superior (MELCHINGER; SCHMIDT; GEIGER, 1988; HOFFBECK, et al., 1995). Além disso, em muitos casos, o método dos retrocruzamentos pode promover o arraste gênico (*linkage drag*), que são blocos de ligação adaptativos que são introduzidos na cultivar elite juntamente com a característica de interesse, o que pode gerar um impacto negativo para as cultivares elite (FEUILLET; LANGRIDGE; WAUGH, 2008). Para se contornar estas dificuldades sugere-se o uso de algumas alternativas, tal como o intercruzamento entre os indivíduos da população (NELSON, 1973; LONNQUIST, 1975).

2.1.5 Usos do intercruzamento

O intercruzamento corresponde a cruzamentos realizados de forma aleatória entre indivíduos de uma população, promovendo a combinação de gametas provenientes de plantas diferentes. Em espécies alógamas, em função da morfologia floral, esse tipo de cruzamento é predominante, a recombinação é frequente e, conseqüentemente, os níveis de heterozigose e variabilidade são elevados. Já nas espécies autógamas, a autofecundação é predominante e os gametas são provenientes de uma mesma planta, de forma que ocorre pouca chance de recombinação e o nível de homozigose é elevado.

Assim, o intercruzamento é uma alternativa interessante para a formação de recombinantes úteis em programas de melhoramento, devido à possibilidade de aumento da variabilidade genética e, conseqüentemente, da resposta à seleção. Isso porque esse processo provoca a quebra de blocos de ligação por meio do

crossing-over durante a meiose, aumentando a recombinação gênica e, conseqüentemente, a quantidade de recombinantes desejáveis (HOFFBECK et al., 1995; BERNARDO, 2010). No caso de espécies autógamas, o uso desse procedimento pode ser interessante para aumentar a recombinação, já que ela ocorre em baixa frequência, e aumentar a probabilidade de aproveitar os alelos favoráveis presentes em indivíduos diferentes (RAMALHO et al., 2012). Apesar de oneroso, o uso do intercruzamento neste caso pode ser justificado pelo aumento da probabilidade de fixação de alelos favoráveis (BAILEY; COMSTOCK, 1976).

Entretanto, independentemente da divergência entre os genitores, não é esperada nenhuma mudança quanto às frequências dos alelos com o uso do intercruzamento, mas apenas a quebra de combinações gênicas (HOFFBECK et al., 1995). Dessa forma, sugere-se que a mudança nas magnitudes das médias com esse procedimento pode ser resultante dos efeitos epistáticos dos locos envolvidos, ao passo que as mudanças nas variâncias poderiam ser consequência de epistasia ou de diminuição do desequilíbrio de ligação (HOFFBECK et al., 1995)

O intercruzamento é utilizado em programas de seleção recorrente com resultados altamente satisfatórios tanto em espécies alógamas quanto em espécies autógamas (WILCOX, 1998, CORDEIRO et al., 2003, HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010). Em soja, essa estratégia de melhoramento tem se mostrado muito eficiente, o que estimulou vários estudos sobre seus efeitos, sobretudo para produção de grãos (ORF; DIERS; BOERMA, 2004). Dentre as vantagens do uso da seleção recorrente estão: a obtenção de maior variabilidade genética pelo intercruzamento de diversos genitores, maior oportunidade de recombinação e maior facilidade para incorporar germoplasma exótico (GERALDI, 1997). Como consequência, a principal razão do sucesso da seleção recorrente é a possibilidade de reunir uma maior quantidade de alelos favoráveis dos caracteres quantitativos, em sucessivos ciclos de seleção (RAMALHO et al., 2012).

Assim, a seleção recorrente tem sido uma alternativa interessante para o aumento das frequências de alelos favoráveis e, normalmente, é conduzida paralelamente ao programa de melhoramento. A seleção recorrente é composta por três fases operacionais em cada ciclo: obtenção de progênies para avaliação; avaliação das progênies e seleção das progênies superiores, seguida da recombinação (intercruzamento) destas para formar a população para o próximo

ciclo de seleção (PIPER; FEHR, 1987), de forma que os ganhos são de médio a longo prazo.

Apesar do processo de inter cruzamento ser considerado laborioso para espécies autógamias, os cruzamentos manuais e aqueles realizados com insetos têm sido utilizados com sucesso para inter cruzar linhagens em programas de seleção recorrente de soja (LEWERS, PALMER, 1997). Independente da forma que o inter cruzamento é realizado, as dificuldades são compensadas pelos benefícios da seleção recorrente (GERALDI, 1997).

Alguns estudos avaliaram o efeito do aumento do número de inter cruzamentos na variabilidade genética em populações sob seleção recorrente (PIPER; FEHR, 1987; GUIMARÃES; FEHR, 1989; CORDEIRO et al., 2003; LIMA NETO; SOUZA JÚNIOR, 2009). Em nenhum deles o aumento do número de gerações de inter cruzamento se mostrou eficiente na ampliação da variabilidade genética e na obtenção de progênies mais produtivas. De acordo com os autores, é preferível usar mais tempo e recursos com avaliações de progênies e apenas usar um inter cruzamento na fase de recombinação das progênies selecionadas. Assim, um programa de seleção recorrente com o uso de um inter cruzamento por ciclo seria o ideal para aumentar a frequência de alelos favoráveis na população de melhoramento (BAKER, 1968).

Entretanto, alguns estudos teóricos sugerem que nenhuma ou apenas uma pequena mudança na variância genética pode ser esperada com o uso de inter cruzamentos a partir da geração F_2 (HANSON; HAYMAN, 1963, PEDERSON, 1974). Mesmo assim, uma série de trabalhos experimentais foi realizada com o intuito de verificar o efeito do inter cruzamento nesse cenário, conforme relatados a seguir.

Miller e Rawlings (1967) avaliaram o efeito de seis gerações de inter cruzamento, por meio da comparação das estimativas de variâncias e covariâncias em duas populações de algodão, a partir da geração F_2 . Os autores verificaram que houve um aumento na magnitude da variância genética do caráter comprimento de fibra, enquanto nos outros seis caracteres avaliados ela diminuiu. Os resultados obtidos foram atribuídos às alterações no desequilíbrio de ligação inicial e a possíveis mudanças nas frequências gênicas durante o inter cruzamento, que podem ter confundido os resultados. Segundo os autores, durante a fase de

germinação das sementes pode ter ocorrido seleção natural, visto que foi observado um baixo estande inicial.

Altman e Bush (1984) avaliaram o efeito de três ciclos de inter cruzamento em três populações de trigo, resultantes de cruzamentos biparentais entre materiais adaptados. Os autores observaram algumas pequenas modificações na magnitude de médias e variâncias dos caracteres avaliados, mas não o suficiente para justificar o uso desse procedimento em programas de melhoramento. Em função da baixa precisão das estimativas dos componentes de variância genética, apenas algumas comparações entre variâncias puderam ser feitas, as quais sugeriram que o inter cruzamento não aumentou a recombinação gênica.

Os efeitos do inter cruzamento também foram estudados por Willmot et al. (2006) em um grupo de progênies obtido a partir do cruzamento das duas populações de milho, divergentes para o teor de óleo da semente. No estudo foram avaliados os QTLs associados aos caracteres peso, teor de proteína, teor de amido e teor de óleo dos grãos, em *recombinant inbred lines* (RILs) com um e com cinco ciclos de inter cruzamento e seus respectivos testecrosses (TC₁ e TC₅). Foi verificado que o inter cruzamento reduziu as associações entre QTLs e marcadores, isto é, muitos QTLs presentes nas RILs com ciclo de inter cruzamento e nos TC₁ não foram significativos nas RILs com cinco ciclos de inter cruzamento e nos TC₅. Esse resultado revela, ao nível molecular, que houve recombinação e quebra de blocos gênicos com a utilização de inter cruzamentos, fato esse também constatado por Dudley et al. (2004). Os autores observaram que as variâncias genéticas foram maiores nas linhagens *per se* em relação aos testecrosses, para todos os caracteres. Além disso, o inter cruzamento reduziu a variância genética do TC₁ para o TC₅ para teor de óleo e amido, mas não para proteína; e as variâncias genéticas das RILs não foram alteradas com o inter cruzamento.

De acordo com Ramalho et al. (2012), quando a população F₂ está em equilíbrio de Hardy-Weinberg, a variância genética não deve mudar, pois a constituição genotípica se mantém. Os autores acrescentam ainda que, considerando o grande número de locos envolvidos no controle dos caracteres quantitativos, como a produção de grãos, certamente as populações não entram em equilíbrio de Hardy-Weinberg facilmente e muitos locos provavelmente ficam ligados, de forma que é esperada alteração na variância genética com o inter cruzamento.

Como o uso do inter cruzamento a partir de gerações F_2 parece não ser muito vantajoso, foi avaliado o uso de inter cruzamento em populações retro cruzadas (HOFFBECK et al., 1995; ARBELBIDE; BERNARDO, 2004). Hoffbeck et al. (1995), inter cruzando por cinco gerações populações retro cruzadas de milho entre materiais exóticos e adaptados, não detectaram aumentos significativos nas variâncias genéticas. A partir de um retro cruzamento e de um retro cruzamento seguido de um inter cruzamento, Arbelbide e Bernardo (2004) avaliaram o comportamento das linhagens de duas populações em testecrosses de milho. Os autores tinham a expectativa de um incremento de 50% na variância genética da população inter cruzada. Entretanto, eles verificaram um pequeno aumento, não significativo, na variância genética da população inter cruzada, inferior ao esperado com base no modelo de um loco com dois alelos. Dessa forma, os autores concluem que o inter cruzamento em uma população retro cruzada não é vantajoso em programas de melhoramento de milho. É importante considerar, porém, que o milho é uma espécie alógama, onde as avaliações são feitas em cruzamentos com um testador (testecrosses), que poderiam ter mascarado a variabilidade liberada entre linhagens derivadas da população inter cruzada.

O inter cruzamento é uma prática comum em programas de melhoramento de espécies alógamas, devido à morfologia floral destas espécies, que facilita a realização de cruzamentos. Por outro lado, em espécies autógamas como a soja o procedimento é laborioso, pelo fato de ocorrer cleistogamia e as flores serem pequenas. Entretanto, face às considerações anteriores, torna-se interessante verificar se o aumento esperado da variância genética compensa o maior tempo e trabalho requeridos com um ciclo de recombinação, em populações de retro cruzamento.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Ambientes de avaliação

As avaliações experimentais foram realizadas em dois anos na Estação Experimental Anhumas (E. E. Anhumas), pertencente à Escola Superior de

Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo (ESALQ/USP) e localizada em Piracicaba, SP, nos anos agrícolas de 2008/09 (Ano 1) e 2010/11 (Ano 2). A E.E. Anhumas está localizada a uma distância geográfica de 42 km da ESALQ/USP, a 465 m de altitude e de acordo com as seguintes coordenadas geográficas: 22°50'45” de latitude Sul e 48°01'13” de longitude Oeste, com solo predominantemente arenoso.

2.2.2 Material genético

As linhagens puras, utilizadas como genitoras neste trabalho, são oriundas do cruzamento entre as linhagens **PI-123439** e **PI-239235**, descritas a seguir:

-**PI-123439**: linhagem americana, do estado de Louisiana, com ciclo de aproximadamente 51 dias para florescimento e 150 dias para maturação, hábito de crescimento determinado, flores roxas, tegumento amarelo, pubescência e hilo cinzas, elevado teor proteico e pouco adaptada ao ano de cultivo brasileiro.

-**PI-239235**: linhagem americana, do estado de Louisiana, com ciclo de aproximadamente 55 dias para florescimento e 160 dias para maturação, hábito de crescimento indeterminado, flores brancas, tegumento amarelo, pubescência e hilo cinzas, elevado teor proteico e pouco adaptada para o ano de cultivo brasileiro.

A partir da geração F_2 deste cruzamento, a população foi conduzida pelo método *bulk* (método da população) até a geração F_{10} , sem seleção. Dentre as linhagens puras derivadas deste cruzamento, foram escolhidas duas contrastantes para produção de grãos, sendo que a linhagem mais produtiva (P_1) possui cor de flor branca e a menos produtiva (P_2) possui cor de flor roxa.

2.2.3 Obtenção das progênies

No ano agrícola de 2005/06 foram realizados os cruzamentos iniciais em casa de vegetação do Departamento de Genética, entre as linhagens P_1 e P_2 , para a obtenção de híbridos F_1 , obtendo-se 50 sementes viáveis.

No ano agrícola seguinte, 40 sementes F_1 e 40 sementes P_1 foram semeadas individualmente em vasos em casa de vegetação. A semeadura foi escalonada no tempo (entre outubro e dezembro), a fim de se conseguir o máximo de coincidência no florescimento dos dois genótipos. Na época do florescimento foram realizados os cruzamentos [$P_1 \times F_1$], utilizando-se P_1 como fêmea (flor branca) e F_1 como macho, para a obtenção das sementes retrocruzadas (RC_1). Dessa maneira, foram obtidas cerca de 160 sementes RC_1 .

Posteriormente, uma amostra de 40 sementes RC_1 foi semeada individualmente em vasos na casa de vegetação, com plantio escalonado no tempo. Na época do florescimento foram feitos cruzamentos em cadeia (planta a planta) a fim de obter uma população de retrocruzamento recombinada ($RC_{1\#}$), obtendo-se cerca de 140 sementes. Uma amostra de 120 sementes RC_1 (RC_1F_1) e 120 sementes $RC_{1\#}$ ($RC_{1\#}F_1$) foi a seguir semeada no campo, com bom espaçamento (0,5 x 0,5 m), com o objetivo de se produzir sementes suficientes das plantas individuais, para os testes de progênies subsequentes. Na época da colheita foram obtidas 117 progênies RC_1F_2 e 118 progênies $RC_{1\#}F_2$. Na Figura 1 está apresentado o esquema que corresponde a estas etapas.

No ano agrícola de 2008/09, as progênies RC_1F_2 e $RC_{1\#}F_2$ foram avaliadas experimentalmente na Estação Experimental Anhumas (Ano 1), juntamente com três cultivares testemunhas: EMBRAPA-62, BRS-134 e IAC-8; nos casos em que havia 117 progênies, a IAC-8 foi utilizada duas vezes. As testemunhas foram utilizadas apenas com a finalidade de completar 121 tratamentos, que correspondem a um látice 11x11. Foi utilizado o delineamento em látice quadrúplo 11x11 (quatro repetições) e parcelas lineares de 2 m, espaçadas de 0,5 m, contendo 30 plantas após o desbaste. É importante considerar que, embora os dois tipos de progênies tenham sido avaliados em experimentos distintos, devido aos diferentes graus de endogamia entre eles, a instalação dos experimentos foi feita intercalando as repetições de cada experimento de forma aleatória na área experimental. Dessa forma, inicialmente foi alocada a primeira repetição sorteada de cada experimento

(tipo de progênie), seguida da segunda repetição de cada experimento, e assim por diante, até a quarta repetição. Com este procedimento, foram mantidos os dois tipos de progênes separados, ao mesmo tempo em que estes ocuparam a mesma área experimental.

Para o manejo dos experimentos foram utilizados os tratos culturais indicados para a cultura da soja no estado de São Paulo, fazendo-se uso da irrigação suplementar por aspersão quando necessário.

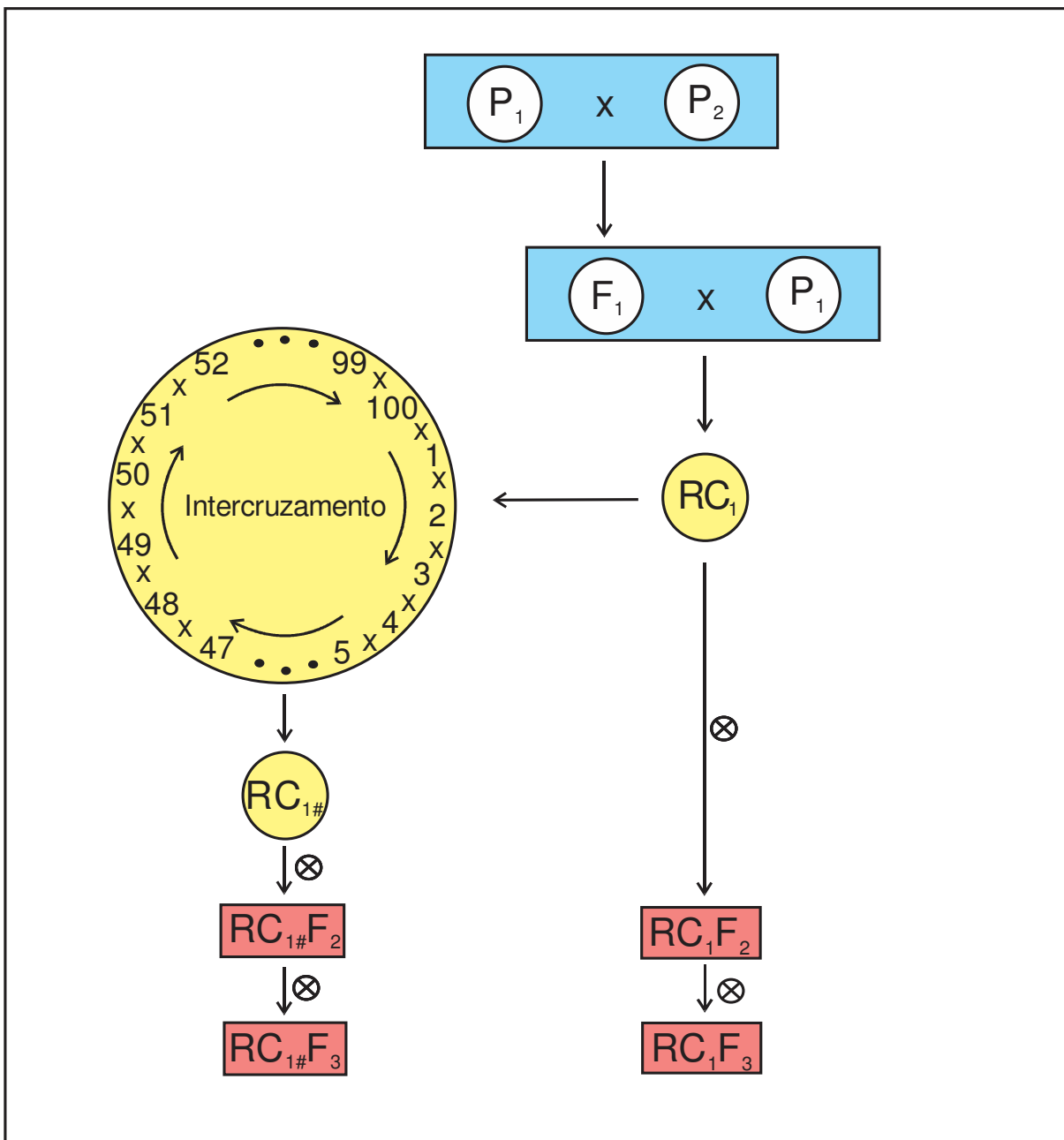


Figura 1 – Esquema de cruzamentos e obtenção das progênes avaliadas

No ano agrícola de 2010/11, as mesmas progênies (agora nas gerações RC₁F₃ e RC_{1#}F₃) foram avaliadas experimentalmente na Estação Experimental Anhumas (Ano 2), com os mesmos delineamentos e manejo utilizados no ano anterior (Ano 1).

2.2.4 Caracteres avaliados

Os caracteres avaliados nos experimentos conduzidos neste trabalho foram os seguintes:

- **Número de dias para o florescimento (DF):** refere-se ao número de dias decorridos entre a data de plantio e o início do florescimento, em que pelo menos 50% das plantas da parcela apresenta flores abertas em qualquer região da planta;

- **Altura das plantas no florescimento (AF):** distância, medida em centímetros, entre o nível do solo e o nó terminal da haste principal da planta no início do florescimento, avaliando a média de cinco plantas tomadas ao acaso na parcela;

- **Número de dias para a maturação (DM):** refere-se ao número de dias decorridos entre a data de plantio e o início da maturação completa, quando as plantas da parcela apresentam pelo menos 95% das vagens maduras;

- **Altura das plantas na maturação (AM):** distância, medida em centímetros, entre o nível do solo e o nó terminal da haste principal no início da maturação completa, avaliando a média de cinco plantas tomadas ao acaso na parcela;

- **Produção de grãos (PG):** peso de grãos colhidos das plantas trilhadas por parcela de 1 m², (g.m⁻²) corrigido para umidade padrão de 13%;

- **Estande (ST):** refere-se ao número inicial de plantas na parcela contadas durante o período de desbaste.

2.2.5 Análises estatístico-genéticas

As análises estatísticas individuais e conjuntas das duas populações (intercruzadas e não intercruzadas) foram realizadas utilizando o sistema computacional SAS[®] versão 9.2 (*Statistical Analysis System – SAS Institute, 2008*), por meio do módulo ‘proc- GLM’; após uma análise exploratória dos dados para verificar homogeneidade das variâncias, normalidade e independência dos resíduos.

O caráter produção de grãos foi corrigido para o estande médio pelo método da covariância, conforme apresentado por Vencovsky e Barriga (1992) e Ramalho, Ferreira e Oliveira (2005), para atenuar o efeito de falhas nos experimentos.

2.2.5.1 Análises individuais

As análises de variância individuais foram realizadas com base no modelo matemático aleatório (COCHRAN; COX, 1966), conforme apresentado na equação 1.

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + r_j + b_{k(j)} + e_{ijk} \quad (1)$$

em que:

- Y_{ijk} : é o valor observado da progênie i na repetição j e no bloco k ;
- μ : é a média geral, fixa e inerente a todas as observações;
- t_i : é o efeito do tratamento i ($i = 1, 2, \dots, I$, sendo $I = K^2$) e $I = P + T$, em que P são as progênies e T são as testemunhas;
- r_j : é o efeito aleatório da repetição j ($j = 1, 2, \dots, J$);
- $b_{k(j)}$: é o efeito aleatório do bloco k ($k = 1, 2, \dots, K$) dentro da repetição j ;
- e_{ijk} : é o erro experimental, associado à observação Y_{ijk} .

Com base nesse modelo, o esquema da análise de variância individual está apresentado na Tabela 1. As esperanças matemáticas dos quadrados médios

(Tabela 1) correspondem a um modelo aleatório e, portanto, foram assumidas as seguintes premissas:

- $p_i \sim \text{NID}(0, \sigma_p^2)$;
- $r_j \sim \text{NID}(0, \sigma_r^2)$;
- $b_{k(j)} \sim \text{NID}(0, \sigma_b^2)$;
- $e_{ijk} \sim \text{NID}(0, \sigma^2)$;
- p_i , r_j , $b_{k(j)}$ e e_{ijk} são independentes.

em que:

- p_i : é o efeito aleatório do tratamento i ($i = 1, 2, \dots, P$, sendo $P = 117$ progênies para RC_1 e $P = 118$ progênies para $RC_{1\#}$);

Tabela 1 – Esquema da análise de variância individual, com os graus de liberdade, quadrados médios e esperanças matemáticas dos quadrados médios

Fonte de Variação	GL	QM	E(QM)
Repetições (R)	$(J-1)$	QM_R	-
Blocos/R	$J(K-1)$	$QM_{B/R}$	-
Tratamentos	$I-1$	-	-
Progênies	P^*-1	QM_P	$\sigma^2 + J\sigma_p^2$
Testemunhas	$T-1$	-	-
Grupos	1	-	-
Erro Intrablocos	$(K-1)(JK-K-1)$	QM_E	σ^2
Total	$(IJ)-1$	-	-

* P é igual a 117 e 118 para as progênies RC_1 e $RC_{1\#}$, respectivamente.

em que:

- QM_R é o quadrado médio de repetições;
- $QM_{B/R}$ é o quadrado médio de blocos dentro de repetições;
- QM_P é o quadrado médio de progênies;
- QM_E é o quadrado médio do erro intrablocos;
- σ_p^2 é a variância genética entre progênies;
- σ^2 é a variância do erro intrablocos.

2.2.5.2 Análises conjuntas

As análises de variância conjuntas entre as gerações RC_1F_2 e RC_1F_3 (117 progênies) e entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ (118 progênies), foram realizadas a partir das médias ajustadas e utilizando os quadrados médios dos erros efetivos das análises individuais, obtidos pela média ponderada dos quadrados médios das análises de variância individuais, conforme sugerido por Federer (1955). Para essas análises, foi considerando o modelo matemático aleatório (COCHRAN; COX, 1966), como pode ser observado na equação 2:

$$\bar{Y}_{im} = \mu + p_i + a_m + (pa)_{im} + \bar{e}_{im} \quad (2)$$

em que:

- \bar{Y}_{im} : é a média ajustada da progênie i e no ano m ;
- μ : é a média geral, fixa e inerente a todas as observações;
- p_i : é o efeito aleatório da progênie i ($i = 1, 2, \dots, I$, sendo $I = 117$ progênies para RC_1 e $I = 118$ progênies para $RC_{1\#}$);
- a_m : é o efeito aleatório do ano m ($m = 1, 2, \dots, M$);
- $(pa)_{im}$: é o efeito aleatório da interação entre a progênie i e o ano m ;
- \bar{e}_{im} : é o erro efetivo médio, associado à observação \bar{Y}_{im} .

O efeito de anos foi considerado aleatório pelo fato dos dois anos não terem apresentado comportamento atípico, conforme sugerido por Vencovsky e Barriga (1992).

As esperanças matemáticas dos quadrados médios (Tabela 2) correspondem ao modelo aleatório e, portanto, foram assumidas as seguintes premissas:

- $p_i \sim \text{NID}(0, \sigma_p^2)$;
- $a_m \sim \text{NID}(0, \sigma_a^2)$;
- $(pa)_{im} \sim \text{NID}(0, \sigma_{pa}^2)$;
- $\bar{e}_{im} \sim \text{NID}(0, \sigma^2)$;
- p_i , a_m , $(pa)_{im}$ e \bar{e}_{im} são independentes.

Com base neste modelo matemático e nas premissas assumidas, tem-se o resumo do quadro de análise de variância conjunta na Tabela 2.

Tabela 2 – Esquema da análise conjunta com os graus de liberdade, quadrados médios e esperanças matemáticas dos quadrados médios

Fonte de Variação	GL	QM	E(QM)
Anos (A)	$(M-1)$	QM_A	-
Progênieis (P)	(I^*-1)	QM_P	$\sigma^2 + J\sigma_{pa}^2 + JM\sigma_p^2$
P x A	$(I^*-1)(M-1)$	$QM_{P \times A}$	$\sigma^2 + J\sigma_{pa}^2$
Erro efetivo médio	$M(K-1)(JK-K-1)$	QM_E	σ^2
Total	$IJM-1$	-	-

* I é igual a 117 e 118 para as progênieis RC_1 e $RC_{1\#}$, respectivamente.

em que:

- QM_A é o quadrado médio de anos;
- QM_P é o quadrado médio de progênieis;
- $QM_{P \times A}$ é o quadrado médio da interação entre progênieis e anos;
- QM_E é o quadrado médio do erro efetivo médio;

- σ_p^2 é a variância genética entre progênes;
- σ_{pa}^2 é a variância da interação entre progênes e anos;
- σ^2 é a variância do erro efetivo médio.

2.2.5.3 Estimação dos componentes de variância da análise conjunta

Os componentes das variâncias para os dois tipos de população foram estimados com base no quadro da análise conjunta. Para cada componente da variância foram estimados também os respectivos intervalos de confiança, conforme sugerido por Burdick e Graybill (1992), como segue:

Estimativa da variância do erro efetivo médio (eq.3):

$$\hat{\sigma}^2 = QM_E \quad (3)$$

Intervalo de confiança do erro efetivo médio (eq. 4):

$$IC(\hat{\sigma}^2)_{0,95} = \left[\frac{n\hat{\sigma}^2}{\chi_{n,0,975}^2} \leq \sigma^2 \leq \frac{n\hat{\sigma}^2}{\chi_{n,0,025}^2} \right] \quad (4)$$

Estimativa da variância genética entre progênes (eq. 5):

$$\hat{\sigma}_p^2 = \frac{QM_P - QM_E}{JM} \quad (5)$$

Intervalo de confiança da variância genética entre progênes (eq. 6):

$$IC(\hat{\sigma}_p^2)_{0,95} = \left[\frac{n_1\hat{\sigma}_p^2}{\chi_{n_1,0,975}^2} \leq \sigma_p^2 \leq \frac{n_1\hat{\sigma}_p^2}{\chi_{n_1,0,025}^2} \right] \quad (6)$$

Estimativa da variância da interação entre progênes e anos (eq. 7):

$$\hat{\sigma}_{pa}^2 = \frac{QM_{PxA} - QM_E}{J} \quad (7)$$

Intervalo de confiança da variância da interação entre progênies e anos (eq. 8):

$$IC(\hat{\sigma}_{pa}^2)_{0,95} = \left[\frac{n_2 \hat{\sigma}_{pa}^2}{\chi_{n_2;0,975}^2} \leq \sigma_{pa}^2 \leq \frac{n_2 \hat{\sigma}_{pa}^2}{\chi_{n_2;0,025}^2} \right] \quad (8)$$

Os símbolos n , n_1 e n_2 presentes nas equações 4, 6 e 8 são os graus de liberdade associados à variância do erro efetivo médio, à variância de progênies e à variância de progênies por anos, respectivamente. O $\chi_{n_2;0,975}^2$ é o valor tabelado de χ^2 com n_2 graus de liberdade e $\alpha=97,5\%$ de probabilidade, $\chi_{n_2;0,025}^2$ é o valor tabelado de χ^2 com n_2 graus de liberdade e $\alpha=2,5\%$ de probabilidade

As estimativas da variância genética de progênies e da variância da interação de progênies e anos são combinações lineares de quadrados médios independentes. Para essas estimativas de variâncias é feita uma aproximação da distribuição de qui-quadrado para obter os graus de liberdade associados aos quadrados médios, com a utilização das equações 9 e 10 (SATTERTHWAITE, 1946):

$$n_1 = \frac{(QM_P - QM_E)^2}{\frac{(QM_P)^2}{f_1} + \frac{(QM_E)^2}{f_2}} \quad (9)$$

$$n_2 = \frac{(QM_{PxA} - QM_E)^2}{\frac{(QM_{PxA})^2}{f_3} + \frac{(QM_E)^2}{f_2}} \quad (10)$$

sendo:

- f_1 o número de graus de liberdade associados às progênies;
- f_2 o número de graus de liberdade associados ao erro efetivo médio;
- f_3 o número de graus de liberdade associados à interação de progênies com anos.

2.2.5.4 Estimação dos componentes da variância genética

Como as análises de variância conjuntas foram realizadas com gerações apresentando diferentes graus de endogamia (RC_1F_2 e RC_1F_3 ; $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$), foram deduzidas as covariâncias entre gerações, a fim de conhecer os componentes de variância que compõem as variâncias genéticas (σ_p^2). Com isso foram obtidos dois sistemas de equações independentes, compostos de diferentes quantidades de σ_A^2 , σ_D^2 , e Cad , que corresponde à covariância entre os efeitos aditivos e dominantes (KEARSEY; POONI, 1996). Evidentemente, dois sistemas de equações não permitem a estimação das três variáveis. Para isso utilizou-se um artifício, isto é, considerou-se dois graus médios de dominância (gmd): a) gmd = 0, que corresponde a $\sigma_D^2 = 0$; b) gmd = 1, que corresponde a $\sigma_D^2 = (1/2) \sigma_A^2$. Os resultados obtidos estão apresentados em Resultados e Discussão (Item 2.3.1).

2.2.5.5 Estimação da resposta esperada com seleção

A fim de comparar as duas populações quanto ao potencial de produção de linhas superiores para a produção de grãos, foi estimada a resposta esperada com a seleção (intensidade de 20%), de acordo com a seguinte expressão (eq. 11).

$$Rs = \frac{ds \cdot \hat{C}ov_{xy}}{\hat{\sigma}_F^2} \quad (11)$$

em que:

- Rs é a resposta esperada com a seleção, em $g.m^{-2}$;

- ds é o diferencial de seleção, calculado pela diferença entre a média das progênes superiores (20%) e a média geral das progênes avaliadas;
- $C\hat{o}v_{xy}$ é a estimativa da covariância entre as progênes avaliadas (RC_{1F_2} , $RC_{1\#F_2}$, RC_{1F_3} e $RC_{1\#F_3}$) e as linhagens endogâmicas derivadas de cada população; estas covariâncias são compostas de diferentes quantidades de $\hat{\sigma}_A^2$ e Cad , para cada população. As deduções estão apresentadas em Resultados e Discussão (Item 2.3.1);
- $\hat{\sigma}_F^2$ é a estimativa da variância fenotípica entre médias, obtida a partir das médias ajustadas de progênes (unidade de seleção).

Para o cálculo da resposta esperada com a seleção, em percentagem, foi utilizada a equação 12.

$$Rs\% = \left(\frac{Rs}{\bar{x}} \right) \cdot 100 \quad (12)$$

em que:

- $Rs\%$ é a resposta a seleção em percentagem;
- Rs é a resposta esperada com a seleção;
- \bar{x} é a média geral da progênes de cada população, em cada geração avaliada.

A média esperada da população melhorada (\bar{x}_M) foi calculada da seguinte forma (eq. 13).

$$\bar{x}_M = \bar{x} + Rs \quad (13)$$

2.3 Resultados e Discussão

2.3.1 Desenvolvimento teórico

Considerando o modelo aditivo-dominante, com um loco e dois alelos (B e b), ausência de ligação, epistasia ou efeitos ambientais, sendo o alelo mais favorável B (dominante) e o alelo menos favorável b, a combinação desses alelos resulta nos genótipos BB, Bb e bb. Os efeitos desses alelos foram mensurados pela diferença genotípica entre os homozigotos (BB e bb) medida pelo valor de a ; e pela diferença genotípica entre o heterozigoto (Bb) em relação à média dos homozigotos ($m =$ média de BB e bb), medida pelo valor de d (MATHER; JINKS, 1984).

Supondo que seja feito um cruzamento entre duas linhas puras em que o genitor P_1 tenha o genótipo BB e o genitor P_2 tenha o genótipo bb, a primeira geração de retrocruzamento para o genitor P_1 (RC_1) teria a seguinte proporção genotípica: (1/2) BB e (1/2) Bb. Entretanto, quando se realiza um intercruzamento, após o retrocruzamento, a geração intercruzada ($RC_{1\#}$) apresenta a proporção genotípica de 9/16 BB, 6/16 Bb e 1/16 bb. Dessa forma, a população intercruzada possui uma classe genotípica a mais que aquela que é apenas retrocruzada (ARBELBIDE; BERNARDO, 2004). Na Tabela 3 estão apresentadas as frequências genotípicas, os valores genotípicos e os desvios em relação à média das gerações não intercruzadas (RC_1F_2 e RC_1F_3) utilizadas nos experimentos e da população homozigota (RC_1F_n) derivada dessas populações.

Considerando esse modelo e os dados apresentados na Tabela 3, foram calculadas as variâncias genéticas para as progênies não intercruzadas (RC_1F_2), bem como para a geração seguinte desta, obtida por autofecundação natural (RC_1F_3). As variâncias foram calculadas considerando a expressão $V = \sum f_i (x_i - \bar{x})^2$, em que V é a variância, correspondente ao somatório dos quadrados dos desvios dos valores genotípicos (x_i) em relação à média (\bar{x}) populacional (RAMALHO et al., 2012).

Tabela 3 – Frequências genótípicas, valores genóticos e desvios em relação à média das populações RC_1F_2 , RC_1F_3 e RC_1F_n

População	Frequência Genotípica	Valor Genotípico	Desvio*
RC_1F_2	(1/2)BB	$m + a$	$(1/2)a - (1/4)d$
	(1/2) [(1/4)BB + (1/2)Bb + (1/4)bb]	$m + (1/2)d$	$-(1/2)a + (1/4)d$
RC_1F_3	(1/2)BB	$m + a$	$(1/2)a - (1/8)d$
	(1/2) [(3/8)BB + (1/4)Bb + (3/8)bb]	$m + (1/4)d$	$-(1/2)a + (1/8)d$
RC_1F_n	(1/2)BB	$m + a$	$(1/2)a$
	(1/2) [(1/2)BB + (1/2)bb]	m	$-(1/2)a$

*Considerando: $\overline{RC_1F_2} = m + (1/2)a + (1/4)d$, $\overline{RC_1F_3} = m + (1/2)a + (1/8)d$ e $\overline{RC_1F_n} = m + (1/2)a$.

A variância genética da população RC_1F_2 é, portanto:

$$\sigma_{RC_1F_2}^2 = \left\{ (1/2) \left[(1/4)a^2 + (1/16)d^2 - (1/4)ad \right] + (1/2) \left[(1/4)a^2 + (1/16)d^2 - (1/4)ad \right] \right\}$$

$$\sigma_{RC_1F_2}^2 = (1/4)a^2 + (1/16)d^2 - (1/4)ad$$

Considerando: $\sigma_A^2 = (1/2)\Sigma a^2$ e $\sigma_D^2 = (1/4)\Sigma d^2$

$$\sigma_{RC_1F_2}^2 = (1/2)\sigma_A^2 + (1/4)\sigma_D^2 - (1/4)ad$$

O componente aditivo/dominante (ad) é uma parte da variância genética total referente à covariância genética entre os efeitos aditivos (médios) dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos, para o modelo de um loco. Para mais de um loco esse termo será denominado *Cad*. Assim:

$$\sigma_{RC_1F_2}^2 = (1/2)\sigma_A^2 + (1/4)\sigma_D^2 - (1/4)Cad \quad (14)$$

A variância genética da população RC_1F_3 é, portanto:

$$\sigma_{RC_1F_3}^2 = \left\{ (1/2) \left[(1/4)a^2 + (1/64)d^2 - (1/8)ad \right] + (1/2) \left[(1/4)a^2 + (1/8)d^2 - (1/8)ad \right] \right\}$$

$$\sigma_{RC_1F_3}^2 = (1/4)a^2 + (1/64)d^2 - (1/8)ad$$

e, portanto:

$$\sigma_{RC_1F_3}^2 = (1/2)\sigma_A^2 + (1/16)\sigma_D^2 - (1/8)Cad \quad (15)$$

Observa-se nas equações 14 e 15 que, para as duas gerações não intercruzadas (F_2 e F_3), não ocorre qualquer alteração na variância genética aditiva nas variâncias genéticas, entretanto é observada uma redução nas proporções da variância genética dominante e no componente *Cad*.

A fim de obter as estimativas da variância genética, da variância aditiva, variância de dominância e do componente *Cad*, foram deduzidas as covariâncias entre as populações não intercruzadas em gerações sucessivas, já que estas não estão disponíveis na literatura. A dedução da covariância entre as gerações foi desenvolvida de acordo com a equação 16, isto é, pela somatória das frequências genotípicas (*f*) multiplicadas pelos produtos dos desvios genotípicos (x_i e y_i) em relação à média (\bar{x} e \bar{y}) populacional.

$$Cov = \sum f_i (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}) \quad (16)$$

A covariância entre as gerações não intercruzadas RC_1F_2 e RC_1F_3 é, portanto:

$$Cov_{RC_1F_2, RC_1F_3} = \left\{ (1/2) \left[(1/2)a - (1/4)d \right] \left[(1/2)a - (1/8)d \right] \right\} +$$

$$\left\{ (1/2) \left[-(1/2)a + (1/4)d \right] \left[-(1/2)a + (1/8)d \right] \right\}$$

$$Cov_{RC_1F_2, RC_1F_3} = (1/4)a^2 + (1/32)d^2 - (3/16)ad$$

e, portanto:

$$\text{Cov}_{RC_1F_2, RC_1F_3} = (1/2)\sigma_A^2 + (1/8)\sigma_D^2 - (3/16)Cad \quad (17)$$

Na Tabela 4 estão apresentadas as frequências genótípicas, os valores genotípicos e os desvios em relação à média das populações intercruzadas ($RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$) e da população homocigota ($RC_{1\#}F_n$) derivada dessas populações. Pode-se observar que, com o intercruzamento, aparece uma classe genotípica (bb) a mais e a frequência do genótipo BB é maior em relação às populações não intercruzadas. Desse modo, a presença de uma classe genotípica a mais pode contribuir para ampliar a variabilidade genética e o aumento da frequência do genótipo favorável para melhorar os resultados de resposta à seleção (ARBELBIDE; BERNARDO, 2004).

Tabela 4 – Frequências genótípicas, valores genotípicos e desvios em relação à média das populações $RC_{1\#}F_2$, $RC_{1\#}F_3$ e $RC_{1\#}F_n$

População	Frequência	Valor Genotípico	Desvio*
$RC_{1\#}F_2$	(9/16)BB	$m + a$	$(1/2)a - (3/16)d$
	(6/16) [(1/4)BB + (1/2)Bb + (1/4)bb]	$m + (1/2)d$	$-(1/2)a + (5/16)d$
	(1/16)bb	$m - a$	$-(3/2)a - (3/16)d$
$RC_{1\#}F_3$	(9/16)BB	$m + a$	$(1/2)a - (3/32)d$
	(6/16) [(3/8)BB + (1/4)Bb + (3/8)bb]	$m + (1/4)d$	$-(1/2)a + (5/32)d$
	(1/16)bb	$m - a$	$-(3/2)a - (3/32)d$
$RC_{1\#}F_n$	(9/16)BB	$m + a$	$(1/2)a$
	(6/16) [(1/2)BB + (1/2)bb]	m	$-(1/2)a$
	(1/16)bb	$m - a$	$-(3/2)a$

*Considerando: $\overline{RC_{1\#}F_2} = m + (1/2)a + (3/16)d$, $\overline{RC_{1\#}F_3} = m + (1/2)a + (3/32)d$ e $\overline{RC_{1\#}F_n} = m + (1/2)a$.

A variância genética da população $RC_{1\#}F_2$ é, portanto:

$$\begin{aligned}\sigma_{RC_{1\#}F_2}^2 &= \left\{ (9/16) \left[(1/4)a^2 + (9/256)d^2 - (3/16)ad \right] + \right. \\ &\quad (6/16) \left[(1/4)a^2 + (25/256)d^2 - (5/16)ad \right] + \\ &\quad \left. (1/16) \left[(9/4)a^2 + (9/256)d^2 - (9/16)ad \right] \right\} \\ \sigma_{RC_{1\#}F_2}^2 &= (3/8)a^2 + (15/256)d^2 - (3/16)ad\end{aligned}$$

e, portanto:

$$\sigma_{RC_{1\#}F_2}^2 = (3/4)\sigma_A^2 + (15/64)\sigma_D^2 - (3/16)Cad \quad (18)$$

A variância genética da população $RC_{1\#}F_3$ é, portanto:

$$\begin{aligned}\sigma_{RC_{1\#}F_3}^2 &= \left\{ (9/16) \left[(1/4)a^2 + (9/1024)d^2 - (3/32)ad \right] + \right. \\ &\quad (6/16) \left[(1/4)a^2 + (25/1024)d^2 - (5/32)ad \right] + \\ &\quad \left. (1/16) \left[(9/4)a^2 + (9/1024)d^2 + (9/32)ad \right] \right\} \\ \sigma_{RC_{1\#}F_3}^2 &= (3/8)a^2 + (15/1024)d^2 - (3/32)ad\end{aligned}$$

e, portanto:

$$\sigma_{RC_{1\#}F_3}^2 = (3/4)\sigma_A^2 + (15/256)\sigma_D^2 - (3/32)Cad \quad (19)$$

Observa-se que ocorrem reduções nos índices de $\hat{\sigma}_D^2$ e Cad entre as duas gerações das populações intercruzadas (eq. 18 e 19), conforme foi observado para as populações não intercruzadas (eq. 14 e 15). Comparando-se as equações das

variâncias genéticas das populações RC_1 (eq. 14 e 15) e das populações $RC_{1\#}$ (eq. 18 e 19), observa-se um aumento em 50% da $\hat{\sigma}_A^2$, com o inter cruzamento.

A covariância entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ é, portanto:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_{RC_{1\#}F_2, RC_{1\#}F_3} &= \{(9/16)[(1/2)a - (3/16)d][(1/2)a - (3/32)d]\} + \\ &\quad \{(6/16)[-(1/2)a + (5/16)d][-(1/2)a + (5/32)d]\} + \\ &\quad \{(1/16)[-(3/2)a - (3/16)d][-(3/2)a - (3/32)d]\} \\ \text{Cov}_{RC_{1\#}F_2, RC_{1\#}F_3} &= (3/8)a^2 + (15/512)d^2 - (9/64)ad \end{aligned}$$

e, portanto:

$$\text{Cov}_{RC_{1\#}F_2, RC_{1\#}F_3} = (3/4)\sigma_A^2 + (15/128)\sigma_D^2 - (9/64)Cad \quad (20)$$

Foram derivadas também as covariâncias entre cada geração e a população homozigota (geração F_n) para fins de cálculos da resposta à seleção.

Com seleção a partir de progênie RC_1F_2 (Tabela 3) tem-se:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_{RC_1F_2, RC_1F_n} &= \{(1/2)[(1/2)a][(1/2)a - (1/4)d]\} + \{(1/2)[-(1/2)a][-(1/2)a + (1/4)d]\} \\ \text{Cov}_{RC_1F_2, RC_1F_n} &= (1/4)a^2 - (1/8)ad \\ \text{Cov}_{RC_1F_2, RC_1F_n} &= (1/2)\sigma_A^2 - (1/8)Cad \end{aligned} \quad (21)$$

Com a seleção a partir de progênie RC_1F_3 (Tabela 3), tem-se:

$$\begin{aligned} \text{Cov}_{RC_1F_3, RC_1F_n} &= \{(1/2)[(1/2)a][(1/2)a - (1/8)d]\} + \{(1/2)[-(1/2)a][-(1/2)a + (1/8)d]\} \\ \text{Cov}_{RC_1F_3, RC_1F_n} &= (1/4)a^2 - (1/16)ad \\ \text{Cov}_{RC_1F_3, RC_1F_n} &= (1/2)\sigma_A^2 - (1/16)Cad \end{aligned} \quad (22)$$

É possível notar que a única diferença entre a seleção em RC_1F_2 e RC_1F_3 (não inter cruzadas) é uma redução na magnitude do componente Cad , isto é, na

geração RC₁F₃ o componente é reduzido pela metade, ao passo que a variância aditiva permanece a mesma.

Para seleção a partir de progênes RC₁#F₂ (Tabela 4), tem-se:

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}_{\text{RC}_{1\#F_2}, \text{RC}_{1\#F_n}} &= \{(9/16)[(1/2)a][(1/2)a - (3/16)d]\} + \\
 &\quad \{(6/16)[-(1/2)a][-(1/2)a + (5/16)d]\} + \\
 &\quad \{(1/16)[-(3/2)a][-(3/2)a - (3/16)d]\} \\
 \text{Cov}_{\text{RC}_{1\#F_2}, \text{RC}_{1\#F_n}} &= (3/8)a^2 - (3/32)ad \\
 \text{Cov}_{\text{RC}_{1\#F_2}, \text{RC}_{1\#F_n}} &= (3/4)\sigma_A^2 - (3/32)Cad
 \end{aligned} \tag{23}$$

Para seleção a partir de progênes RC₁#F₃ (Tabela 4), tem-se:

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}_{\text{RC}_{1\#F_3}, \text{RC}_{1\#F_n}} &= \{(9/16)[(1/2)a][(1/2)a - (3/32)d]\} + \\
 &\quad \{(6/16)[-(1/2)a][-(1/2)a + (5/32)d]\} + \\
 &\quad \{(1/16)[-(3/2)a][-(3/2)a - (3/32)d]\} \\
 \text{Cov}_{\text{RC}_{1\#F_3}, \text{RC}_{1\#F_n}} &= (3/8)a^2 - (3/64)ad \\
 \text{Cov}_{\text{RC}_{1\#F_3}, \text{RC}_{1\#F_n}} &= (3/4)\sigma_A^2 - (3/64)Cad
 \end{aligned} \tag{24}$$

Comparando-se as expressões 21 e 22 com as expressões 23 e 24, observa-se que uma geração de inter cruzamento acarretou um aumento de 50% no coeficiente da $\hat{\sigma}_A^2$ e uma redução de 25% no componente *Cad*.

2.3.2 Análises de variância

As análises de variância individuais das progênes de cada população (RC₁ e RC₁#), os coeficientes de variação (CV%), as médias gerais das progênes, as amplitudes e os intervalos de variação, para cada caráter, estão apresentados nas Tabelas 5 a 14, para os dois anos de avaliação.

Para a produção de grãos (PG) (Tabelas 5 e 6), os coeficientes de variação ficaram dentro do esperado para o caráter no ano agrícola de 2008/09 (24,2 e

23,9%) e com uma precisão experimental bem melhor em 2010/11 (17,5 e 16,6%), se comparados a outros trabalhos que também avaliaram progênies derivadas de PIs, no mesmo tipo de parcela (BARONA, 2007; FARIAS, 2008; CARVALHO; GERALDI; SILVA, 2009). As médias gerais das progênies foram semelhantes entre os experimentos e próximas à que foi obtida por Farias (2008); entretanto, de magnitudes bem superiores às de outros trabalhos nas mesmas condições de experimentais (BARONA, 2007; CARVALHO; GERALDI, SILVA, 2009).

Além disso, os quadrados médios de progênies dos dois tipos de populações, nos dois anos avaliados, foram altamente significativos ($p \leq 0,01$), indicando que existe diferença significativa entre as progênies e, portanto, variabilidade genética (Tabelas 5 e 6).

Tabela 5 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter produção de grãos (PG), E. E.I Anhumas no ano de 2008/2009

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₂	RC _{1#} F ₂
Repetições (R)	3	135.768,0 **	12.234,0 ^{ns}
Blocos/R	40	21.141,5 **	10.177,1 *
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	11.316,0 **	11.265,0 **
Erro	312 ⁽¹⁾ /316 ⁽²⁾	7.146,4 *	7.016,8
CV%	-	24,2	23,9
Média	-	341,7	340,6
Amplitude	-	276,2	341,2
Intervalo de variação	-	215,6 – 491,8	172,2 – 513,4

* , ** e ^{ns}: teste significativo a 5%, 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₂;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₂.

Quanto aos intervalos de variação, é possível notar que estes foram maiores nas progênies inter cruzadas, e, conseqüentemente, as amplitudes de variação também foram maiores (Tabelas 5 e 6). Esse resultado reflete o aumento esperado da variabilidade genética com o inter cruzamento das populações, devendo refletir nos resultados de resposta a seleção.

Tabela 6 – Análises de variância individuais das progênes de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênes, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter produção de grãos (PG), E. E.I Anhumas no ano de 2010/2011

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₃	RC _{1#} F ₃
Repetições (R)	3	2.724,5 ^{ns}	15.347,8 ^{ns}
Blocos/R	40	8.743,6 ^{**}	9.023,3 ^{**}
Progênes	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	5.827,2 ^{**}	7.096,4 ^{**}
Erro	319 ⁽¹⁾ /319 ⁽²⁾	3.732,3	3.194,2
CV%	-	17,5	16,6
Média	-	343,0	337,0
Amplitude	-	169,6	240,6
Intervalo de Variação	-	261,8 – 431,4	266,6 – 507,2

** e ^{ns}: teste significativo a 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênes RC₁F₃;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênes RC_{1#}F₃.

Quanto aos intervalos de variação, é possível notar que estes foram maiores nas progênes intercruzadas, e, conseqüentemente, as amplitudes de variação também foram maiores (Tabelas 5 e 6). Esse resultado reflete o aumento esperado da variabilidade genética com o intercruzamento das populações, devendo refletir nos resultados de resposta a seleção.

Os coeficientes de variação para altura no florescimento (9,9 a 12,3%) (Tabelas 7 e 8), dias para florescimento (3,1 a 4,4%) (Tabelas 9 e 10), altura na maturação (6,4 a 7,4%) (Tabelas 11 e 12) e dias para maturação (1,0 a 1,8%) (Tabelas 13 e 14) foram baixos e semelhantes àqueles em outros trabalhos com progênes derivadas de PIs, utilizando o mesmo tipo de parcela experimental (BARONA, 2007; CARVALHO, 2008; FARIAS, 2008) e, portanto, pode-se considerar satisfatória a precisão experimental para esses caracteres. Foram detectadas diferenças altamente significativas ($p \leq 0,01$) para progênes em AF, DF, AM e DM, o que indica que existe variabilidade genética para esses caracteres.

Em geral, as amplitudes das médias foram maiores na população intercruzada, devido ao maior intervalo de variação. As exceções ocorreram para o caráter AF no Ano 1, AM no Ano 2 e DM no Ano 1, em que as amplitudes das médias e, conseqüentemente, os intervalos de variação foram mais baixos em RC_{1#}.

Tabela 7 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura no florescimento (AF), E. E.I Anhumas no ano de 2008/2009

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₂	RC _{1#} F ₂
Repetições (R)	3	521,0 *	40,9 ^{ns}
Blocos/R	40	131,9 **	117,8 **
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	66,1 **	102,1 **
Erro	306 ⁽¹⁾ /318 ⁽²⁾	34,8	38,3
CV%	-	12,3	11,5
Média	-	48,0	53,3
Amplitude	-	33,8	28,4
Intervalo de Variação	-	40,8 – 74,6	39,1 – 67,5

* ** e ^{ns}: teste significativo a 5%, 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₂;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₂.

Tabela 8 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura no florescimento (AF), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₃	RC _{1#} F ₃
Repetições (R)	3	167,7 **	217,8 **
Blocos/R	40	36,1 **	14,5 ^{ns}
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	29,9 **	48,4 **
Erro	319 ⁽¹⁾ /320 ⁽²⁾	11,7	15,9
CV%	-	9,9	11,3
Média	-	34,2	35,2
Amplitude	-	16,0	23,5
Intervalo de Variação	-	28,6 – 44,6	27,8 – 51,3

** e ^{ns}: teste significativo a 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₃;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₃.

Tabela 9 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para florescimento (DF), E. E. I Anhumas no ano de 2008/2009

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₂	RC _{1#} F ₂
Repetições (R)	3	3,96 ^{ns}	1,63 ^{ns}
Blocos/R	40	5,52 ^{ns}	4,83 ^{ns}
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	7,27 ^{**}	16,19 ^{**}
Erro	319 ⁽¹⁾ /318 ⁽²⁾	3,96	3,99
CV%	-	3,14	3,08
Média	-	63,4	64,8
Amplitude	-	5,9	8,1
Intervalo de Variação	-	61,2 – 67,1	61,4 – 69,5

** e ^{ns}: teste significativo a 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₂;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₂.

Tabela 10 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para florescimento (DF), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₃	RC _{1#} F ₃
Repetições (R)	3	52,54 ^{**}	178,48 ^{**}
Blocos/R	40	5,99 [*]	11,99 ^{**}
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	8,59 ^{**}	22,59 ^{**}
Erro	307 ⁽¹⁾ /312 ⁽²⁾	3,86	6,03
CV%	-	3,56	4,41
Média	-	55,2	55,8
Amplitude	-	8,7	12,8
Intervalo de Variação	-	52,4 – 61,1	51,3 – 64,1

* e **: teste significativo a 5% e 1%, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₃;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₃.

Tabela 11 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura na maturação (AM), E. E. Anhumas no ano de 2008/2009

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₂	RC _{1#} F ₂
Repetições (R)	3	830,4 **	2.031,3 **
Blocos/R	40	114,8 **	59,7 **
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	90,2 **	124,8 **
Erro	318 ⁽¹⁾ /314 ⁽²⁾	31,0	24,5
CV%	-	7,4	6,4
Média	-	75,7	77,8
Amplitude	-	29,2	32,3
Intervalo de Variação	-	62,2 – 91,4	64,6 – 96,9

** teste significativo a 1%;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₂;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₂.

Tabela 12 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter altura na maturação (AM), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₃	RC _{1#} F ₃
Repetições (R)	3	243,2 ns	381,0 **
Blocos/R	40	106,5 **	67,2 **
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	50,4 **	53,5 **
Erro	318 ⁽¹⁾ /320 ⁽²⁾	13,2	14,6
CV%	-	6,5	6,9
Média	-	55,7	55,4
Amplitude	-	28,5	23,3
Intervalo de Variação	-	46,7 - 75,2	46,2 – 69,5

* e ns: teste significativo a 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₃;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₃.

Tabela 13 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para maturação (DM), E. E. Anhumas no ano de 2008/2009

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₂	RC _{1#} F ₂
Repetições (R)	3	16,14 ^{ns}	40,68 [*]
Blocos/R	40	10,28 [*]	11,63 ^{**}
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	15,96 ^{**}	14,48 ^{**}
Erro	317 ⁽¹⁾ /317 ⁽²⁾	6,58	4,68
CV%	-	1,78	1,50
Média	-	144,3	144,0
Amplitude	-	11,7	10,3
Intervalo de Variação	-	138,4 – 150,1	139,1 – 149,4

*, ** e ^{ns}: teste significativo a 5%, 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₂;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₂.

Tabela 14 – Análises de variância individuais das progênies de cada população, coeficiente de variação (CV%), médias gerais das progênies, amplitudes e intervalos de variação, para o caráter dias para maturação (DM), E. E. Anhumas no ano de 2010/2011

FV	GL	QM	
		RC ₁ F ₃	RC _{1#} F ₃
Repetições (R)	3	6,85 ^{ns}	1,01 ^{ns}
Blocos/R	40	2,75 [*]	6,07 ^{**}
Progênies	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	5,71 ^{**}	9,78 ^{**}
Erro	315 ⁽¹⁾ /313 ⁽²⁾	1,82	2,17
CV%	-	0,97	1,06
Média	-	139,4	139,2
Amplitude	-	6,8	10,2
Intervalo de Variação	-	136,1 – 142,9	132,9 – 143,1

*, ** e ^{ns}: teste significativo a 5%, 1% e não significativo, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁F₃;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}F₃.

Os resumos das análises conjuntas entre as gerações RC₁F₂ e RC₁F₃ e entre as gerações RC_{1#}F₂ e RC_{1#}F₃, para a produção de grãos (PG), altura no florescimento (AF), dias para florescimento (DF), altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM), estão apresentados nas Tabelas 15 a 19, respectivamente.

Para produção de grãos (Tabela 15) os quadrados médios do erro foram relativamente altos se comparados aos das outras fontes de variação, o que teve um impacto nos resultados do teste *F*. Assim, os quadrados médios da interação de progênies com anos não foram significativos pelo teste *F*, nas duas populações, revelando que as progênies avaliadas apresentaram comportamento consistente nos dois anos em que os experimentos foram avaliados. Esse fato não foi observado para esse caráter em outros trabalhos com progênies derivadas de PIs (BARONA, 2007; CARVALHO; GERALDI, SILVA, 2009). Dessa forma, considerando a manifestação da interação comum, a não significância do QM_{PxA} é uma exceção em vista da complexidade do caráter PG (CHAVES, 2001). Nesse caso, as melhores progênies para PG no Ano 1 também apresentariam um comportamento relativo semelhante no Ano 2, de forma que a seleção de genótipos superiores para esse caráter, nessa situação, seria muito simples, pois a superioridade de uma progênie seria manifestada em qualquer ano (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992).

É provável que a avaliação das progênies em anos diferentes em um mesmo local tenha resultado em anos muito homogêneos, não alterando o desempenho das progênies para a produção de grãos nos anos avaliados (Tabela 15). Nesse caso, é recomendável que os experimentos sejam avaliados em mais de um local e que o número de anos seja reduzido, já que não foi observado efeito significativo da interação progênies por anos no presente trabalho (ALLIPRANDINI et al., 1994).

Tabela 15 – Análises conjuntas entre as gerações RC₁F₂ e RC₁F₃ e entre as gerações RC_{1#}F₂ e RC_{1#}F₃, avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F₂) e 2010/11 (gerações F₃) na E.E. Anhumas para a produção de grãos (PG)

FV	GL	QM	
		RC ₁	RC _{1#}
Anos (A)	1	-	-
Progênies (P)	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	12.597,5 ^{**}	14.255,9 ^{**}
PxA	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	6.768,4 ^{ns}	6.404,3 ^{ns}
Erro efetivo médio	631 ⁽¹⁾ /635 ⁽²⁾	5.800,4	5.332,1

** e ^{ns}: teste significativo a 1% e não significativo, respectivamente;

(1): número de graus de liberdade das progênies RC₁;

(2): número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}.

Em contrapartida, os quadrados médios de progênies foram altamente significativos ($p \leq 0,01$) nas duas populações (Tabela 15), evidenciando presença de variabilidade genética para PG entre as progênies dentro de cada população, corroborando com os resultados obtidos nas análises individuais (Tabelas 5 e 6). Mesmo com uma geração de retrocruzamento, que deve acarretar redução da variância genética, a variabilidade genética foi mantida nas duas populações, o que é de grande importância para a realização de seleção de genótipos superiores (HOFFBECK et al., 1995).

De acordo com a Tabela 16, e diferente do observado para PG, a maior parte dos quadrados médios avaliados para o caráter AF foi altamente significativa ($p \leq 0,01$) pelo teste F , nas duas populações; com exceção do quadrado médio de progênies da população não inter cruzada, que foi significativo a 5%. Estes resultados indicam, portanto, que existe variabilidade genética nas duas populações e que as progênies se comportaram de forma não consistente nos anos avaliados.

Tabela 16 – Análises conjuntas entre as gerações RC_1F_2 e RC_1F_3 e entre as gerações $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F_2) e 2010/11 (gerações F_3) na E.E. Anhumas para a altura no florescimento (AF)

FV	GL	QM	
		RC_1	$RC_{1\#}$
Anos (A)	1	-	-
Progênies (P)	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	64,5*	120,2**
PxA	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	50,1**	45,8**
Erro efetivo médio	625 ⁽¹⁾ /638 ⁽²⁾	25,9	31,5

** e *: teste significativo a 1% e a 5%, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_1 ;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies $RC_{1\#}$.

Com exceção do quadrado médio da interação progênies por anos da população RC_1 , que foi significativo ($p \leq 0,05$), todos os outros quadrados médios foram altamente significativos ($p \leq 0,01$) para o caráter DF (Tabela 17). Esses resultados indicam que existe variabilidade genética para DF entre as progênies nas duas populações e que as progênies não apresentaram um desempenho consistente nos anos avaliados.

Tabela 17 – Análises conjuntas entre as gerações RC₁F₂ e RC₁F₃ e entre as gerações RC_{1#}F₂ e RC_{1#}F₃ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F₂) e 2010/11 (gerações F₃) na E.E. Anhumas para dias para florescimento (DF)

FV	GL	QM	
		RC ₁	RC _{1#}
Anos (A)	1	-	-
Progênie (P)	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	12,44**	32,27**
PxA	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	5,40*	10,39**
Erro efetivo médio	626 ⁽¹⁾ /630 ⁽²⁾	4,05	5,32

* e **: teste significativo a 5% e a 1%, respectivamente;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênie RC₁;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênie RC_{1#}.

Os dados revelam os quadrados médios de progênie e da interação progênie por anos nas gerações inter cruzadas foram bem superiores (Tabela 17). Aparentemente, a população inter cruzada possui maior variabilidade genética e interação de progênie com anos.

Assim como foi observado no quadro de análise de variância do caráter AF (Tabela 16), todos os quadrados médios do caráter AM foram altamente significativos ($p \leq 0,01$), o que pode ser visualizado na Tabela 18. A significância do quadrado médio de progênie indica que existe variabilidade genética entre as progênie avaliadas. Os resultados ainda mostram que as progênie se comportaram de maneira diferenciada nos anos avaliados.

A fonte de variação progênie apresentou um valor de quadrado médio 59% maior para o caráter AM, na população inter cruzada, ao contrário das demais fontes que tiveram valores muito próximos (Tabela 18), indicando a existência de maior variabilidade genética para este caráter na população inter cruzada.

Tabela 18 – Análises conjuntas entre as gerações RC₁F₂ e RC₁F₃ e entre as gerações RC_{1#}F₂ e RC_{1#}F₃ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F₂) e 2010/11 (gerações F₃) na E.E. Anhumas para a altura na maturação (AM)

FV	GL	QM	
		RC ₁	RC _{1#}
Anos (A)	1	-	-
Progênie (P)	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	94,1**	149,6**
PxA	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	59,2**	50,1**
Erro	636 ⁽¹⁾ /634 ⁽²⁾	24,0	20,9

** : teste significativo a 1%;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênie RC₁;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênie RC_{1#}.

Para o caráter DM, os valores dos quadrados médios dos dois tipos de populações foram muito semelhantes (Tabela 19) e, assim como para o caráter AF e AM, todos os quadrados médios das fontes de variação analisadas foram altamente significativos ($p \leq 0,01$). Esses resultados indicam a presença de variabilidade genética considerável entre as progênies, nas populações RC₁ e RC_{1#}, e também que o comportamento das progênies não foi consistente nos dois anos.

Tabela 19 – Análises conjuntas entre as gerações RC₁F₂ e RC₁F₃ e entre as gerações RC_{1#}F₂ e RC_{1#}F₃ avaliadas nos anos agrícolas 2008/09 (gerações F₂) e 2010/11 (gerações F₃) na E.E. Anhumas para dias para maturação (DM)

FV	GL	QM	
		RC ₁	RC _{1#}
Anos (A)	1	-	-
Progênies (P)	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	17,38**	19,73**
PxA	116 ⁽¹⁾ /117 ⁽²⁾	6,99**	8,66**
Erro	632 ⁽¹⁾ /630 ⁽²⁾	4,37	3,66

** : teste significativo a 1%;

⁽¹⁾: número de graus de liberdade das progênies RC₁;

⁽²⁾: número de graus de liberdade das progênies RC_{1#}.

2.3.3 Estimativas dos componentes de variância

As estimativas dos componentes da variância genética entre progênies e da variância da interação entre progênies e anos, para as populações RC₁ e RC_{1#}, assim como os respectivos limites superiores e inferiores dos intervalos de confiança associados às estimativas, para todos os caracteres avaliados nos dois anos, estão apresentados na Tabela 20.

As estimativas dos componentes de variância para todos os caracteres avaliados foram todas positivas e estatisticamente diferentes de zero ($p \leq 0,05$) (Tabela 20). As estimativas de variância da interação progênies x anos ($\hat{\sigma}_{pa}^2$) para PG apresentaram intervalos de confiança bem amplos, que podem ser explicados pelos resultados não significativos do teste *F* para os quadrados médios dessa fonte de variação, nas análises de variância conjunta (Tabela 15). Os demais intervalos de confiança das estimativas de variâncias para os caracteres avaliados estão dentro

dos limites aceitáveis nas duas populações avaliadas. Vale ressaltar que as estimativas são consideradas precisas quando são obtidas a partir de um elevado número de progênies (>100) de cada população, utilizando de três a quatro repetições (GUMBER et al., 1999), que é o caso do presente trabalho. Conclui-se, portanto, que para PG não houve interação progênies x anos.

Tabela 20 – Estimativas das variâncias genéticas entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), das variâncias da interação entre progênies e anos ($\hat{\sigma}_{pa}^2$) e das variâncias do erro ($\hat{\sigma}^2$) de cada população, com os respectivos limites superiores (LS) e inferiores (LI) dos intervalos de confiança associados às estimativas, para todos os caracteres avaliados, nos anos 1 e 2

	PG		AF		DF		AM		DM	
	RC ₁	RC _{1#}	RC ₁	RC _{1#}	RC ₁	RC _{1#}	RC ₁	RC _{1#}	RC ₁	RC _{1#}
LS	1.576,7	1.806,1	30,23	15,44	1,571	4,336	13,00	19,86	2,253	2,544
$\hat{\sigma}_p^2$	728,6	981,5	1,80	9,31	0,881	2,735	4,36	12,44	1,299	1,383
LI	427,5	633,9	0,70	6,28	0,571	1,932	2,26	8,70	0,871	0,909
LS	9.989,7	15.392,5	11,91	11,41	1,793	2,424	14,86	12,20	1,589	2,128
$\hat{\sigma}_{pa}^2$	242,0	268,0	6,05	3,56	0,338	1,266	8,81	7,28	0,655	1,249
LI	68,6	105,6	3,84	1,81	0,154	0,800	6,05	4,91	0,362	0,845
LS	6.497,7	5.970,9	29,02	35,29	4,536	5,965	26,86	23,45	4,898	4,105
$\hat{\sigma}^2$	5.800,4	5.332,1	25,89	31,53	4,047	5,324	23,99	20,94	4,373	3,664
LI	5.210,1	4.791,0	23,24	28,33	3,634	4,782	21,55	18,81	3,928	3,291

PG: produção de grãos (g.m⁻²); AF: altura das plantas no florescimento (cm²); DF: número de dias para o florescimento (dias²); AM: altura das plantas na maturação (cm²); DM: número de dias para a maturação (dias²).

Os valores de $\hat{\sigma}_p^2$ obtidos para PG neste trabalho (Tabela 20) foram de magnitudes maiores que os apresentados por Carvalho, Geraldi e Santos (2009), com progênies derivadas de PIs avaliadas no mesmo tipo de parcela. As estimativas apresentadas na Tabela 20 indicam que ocorreu um aumento de 35% (razão de 1,35, de acordo com a Tabela 21) na variância entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$) do caráter PG com um ciclo de intercruzamento. Esse aumento observado foi inferior ao esperado de acordo com as equações das variâncias genéticas para a geração F₂ (eq. 14 e 18) e para a geração F₃ (eq. 15 e 19), isto é, de 50%, com base no modelo de um loco

com dois alelos, o que provavelmente pode ter ocorrido em função da complexidade do caráter em questão. Além disso, os caracteres quantitativos estão sujeitos a uma maior influência ambiental e também podem estar sob o efeito de interações epistáticas (BERNARDO, 2010), desconsideradas no presente trabalho; o que sugere que tais efeitos podem ter reduzido o aumento esperado de variabilidade com o inter cruzamento. Entretanto, trata-se de aumento considerável em termos de variabilidade genética para fins de seleção de genótipos superiores em PG.

Tabela 21 – Razões entre as variâncias genéticas entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$) e as variâncias da interação entre progênies e anos ($\hat{\sigma}_{pa}^2$) entre as populações RC_{1#} e RC₁ para todos os caracteres avaliados e a média das razões

Componente	PG	AF	DF	AM	DM	Média
$\hat{\sigma}_p^2$	1,35	5,17	3,11	2,85	1,06	2,71
$\hat{\sigma}_{pa}^2$	1,11	0,59	3,74	0,83	1,92	1,64

Arbelbide e Bernardo (2004) avaliaram linhagens de milho derivadas de uma população de retrocruzamento, com e sem inter cruzamento prévio. Para o caráter PG, os autores obtiveram uma razão de 0,81 entre as variâncias de testecrosses das populações RC_{1#} e RC₁, em um grupo (Iowa Stiff Stalk Synthetic - BSSS), e no outro grupo (não BSSS) a razão nem foi calculada, em função de estimativas de variâncias negativas. Tais resultados podem ter ocorrido pelo fato de que as linhagens de milho foram avaliadas em cruzamentos com um testador (testecrosses), que teriam camuflado o aumento esperado da variância genética.

Já para os caracteres AF, DF e AM, no presente trabalho, os valores das razões entre as populações RC_{1#} e RC₁, para $\hat{\sigma}_p^2$, foram de magnitudes bem superiores, isto é, 5,17; 3,11 e 2,85 (Tabela 21), respectivamente. Além disso, para o caráter DF nem houve sobreposição entre os intervalos de confiança (Tabela 20), o que demonstra de fato que as variâncias são estatisticamente diferentes entre RC₁ e RC_{1#}, para esse caráter. Apesar de haver uma sobreposição entre os limites do intervalo de confiança para os caracteres AF e AM, ambos tiveram um aumento de variância bem maior que o esperado e o que é consistente, já que se tratam de caracteres correlacionados (ZIMBACK, 1992). Em contrapartida, o caráter DM

apresentou uma razão de 1,06 (Tabela 21), que indica que as variâncias entre progênies para esse caráter não diferiram com a utilização de um ciclo de inter cruzamento, corroborado pelos valores dos intervalos de confiança das duas estimativas (Tabela 20).

Assim, o inter cruzamento da população retro cruzada resultou em aumentos variáveis de $\hat{\sigma}_p^2$ entre os caracteres avaliados, que gerou uma razão média de 2,71, isto é, um aumento muito além do esperado com base em um modelo de um loco com dois alelos. Arbelbide e Bernardo (2004) obtiveram uma razão média para todos os caracteres avaliados (produção, umidade, altura de plantas, altura da espiga e acamamento) de 1,29 e 1,05 para os dois grupos de populações de milho estudadas. Conforme já mencionado, estes resultados se referem à avaliação das variâncias de testecrosses e não em linhagens *per se*, que poderiam ter mascarado os aumentos que poderiam ser obtidos com o inter cruzamento, o que não ocorreu no presente trabalho.

Em um estudo de introgressão de germoplasma exótico em milho por meio de retro cruzamentos, Hoffbeck et al. (1995) observaram, para o caráter altura de plantas, uma diminuição da variância genética com um retro cruzamento, e um aumento significativo desta com o uso de três gerações de inter cruzamento. Entretanto, esse aumento não foi consistente para outros caracteres avaliados, mesmo com mais ciclos de inter cruzamentos. Segundo os autores, o tamanho amostral limitou a detecção das diferenças entre as variâncias, principalmente devido à dificuldade em obter estimativas precisas. Os autores concluíram ainda que a recombinação genética foi insuficiente para afetar as variâncias das populações estudadas.

O efeito do inter cruzamento em populações F_2 já foi estudado por diversos autores (COVARRUBIAS-PRIETO; HALLAUER; LAMKEY, 1989; LAMKEY; SCHINICKER; MELCHINGER, 1995; ZIVANOVIC et al., 2007) e os resultados não são consistentes. Covarrubias-Prieto et al. (1989) e Lamkey et al. (1995) afirmam que o inter cruzamento não foi eficiente e que ele não traz vantagens no sentido de aumentar a variabilidade genética de populações F_2 antes da seleção ou autofecundação, em milho. No trabalho de Zivanovic et al. (2007) as variâncias diminuíram com o aumento do número de inter cruzamentos para a maioria dos caracteres avaliados. De fato, não é esperado que o uso de inter cruzamentos em

populações F_2 cause efeitos nas variâncias genéticas sem a realização de seleção, com base em um modelo de um loco (ARBELBIDE; BERNARDO, 2004).

A interação de genótipos por anos para o caráter PG, além de não ter apresentado significância na análise de variância, não apresentou magnitudes diferentes entre as populações RC_1 e $RC_{1\#}$, conforme pode ser verificado pelo intervalo de confiança (Tabela 20). Nas duas populações as magnitudes das variâncias são muito semelhantes, o que significa que o inter cruzamento não causou qualquer efeito em $\hat{\sigma}_{pa}^2$ para esse caráter, como pode ser observado pela razão de 1,11 entre as variâncias (Tabela 21). Assim, todo o aumento observado para o caráter PG em termos de variância foi devido à variância genética entre progênies, o que é considerado bastante satisfatório, pois favorece a resposta à seleção. Entretanto, isso não foi observado para os demais caracteres avaliados no presente trabalho.

Para os caracteres relacionados à altura da planta (AF e AM) houve uma inversão do comportamento das $\hat{\sigma}_p^2$ e $\hat{\sigma}_{pa}^2$, isto é, com o inter cruzamento houve um aumento da $\hat{\sigma}_p^2$ e uma redução da $\hat{\sigma}_{pa}^2$. Para AF, a razão entre as variâncias da interação de progênies por anos foi de 0,59 (redução de 41%) e para AM a razão entre as variâncias foi de 0,83 (redução de 17%) (Tabela 21). Considerando que AF e AM possuem uma alta correlação (ZIMBACK, 1992), a redução da $\hat{\sigma}_{pa}^2$ pode ser um comportamento intrínseco dos caracteres relacionados à altura de planta frente ao processo de inter cruzamento.

Em contrapartida, os caracteres relacionados ao ciclo (DF e DM) apresentaram um comportamento diferente, ou seja, com o inter cruzamento houve um aumento das variâncias da interação entre progênies e anos. Para DF a razão das $\hat{\sigma}_{pa}^2$ entre $RC_{1\#}$ e RC_1 foi de 3,74 e para DM foi de 1,92, conforme observado na Tabela 21. Entretanto, o aumento da $\hat{\sigma}_{pa}^2$ obtido com o inter cruzamento para DF foi acompanhado pelo aumento da $\hat{\sigma}_p^2$ para esse caráter, ao passo que o aumento obtido em $\hat{\sigma}_{pa}^2$ para DM não foi observado na $\hat{\sigma}_p^2$. Apesar disso, as diferenças nas magnitudes das variâncias ocorreram sempre no mesmo sentido, o que pode ser considerado uma tendência para os caracteres relacionados ao ciclo da planta.

As estimativas das variâncias do erro apresentaram valores muito semelhantes entre os dois tipos de populações, para cada caráter avaliado (Tabela

20). Para a maioria dos caracteres os intervalos de confiança calculados indicam que essas estimativas não apresentam diferenças significativas quando comparadas as duas populações. Entretanto, para DF as duas estimativas são estatisticamente diferentes, já que os limites dos intervalos de confiança não se sobrepõem.

2.3.4 Variância aditiva, de dominância e o componente *Cad*

As estimativas das variâncias genéticas aditivas ($\hat{\sigma}_A^2$), das variâncias genéticas de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) e dos componentes *Cad* foram estimadas a partir das estimativas das variâncias genéticas entre progênies (Tabela 20), considerando graus médios de dominância (gmd) iguais a 0,0 e a 1,0; a partir das equações (17 e 20), que foram apresentadas no desenvolvimento teórico (Item 2.3.1), isto é:

$$\sigma_p^2(RC_1) = (1/2)\sigma_A^2 + (1/8)\sigma_D^2 - (3/16)Cad \text{ e}$$

$$\sigma_p^2(RC_{1\#}) = (3/4)\sigma_A^2 + (15/128)\sigma_D^2 - (9/64)Cad.$$

Essas estimativas foram calculadas para todos os caracteres avaliados e estão apresentadas na Tabela 22. Observando os dados para o caráter PG (Tabela 22), é possível notar que a $\hat{\sigma}_A^2$ e o componente *Cad* praticamente não têm seus valores alterados com os diferentes gmd considerados, de forma que a maior mudança ocorre em $\hat{\sigma}_D^2$. Entretanto, as mudanças nessas estimativas não alteram muito a variância genética aditiva, pois segundo as equações 17 e 20 os componentes $\hat{\sigma}_D^2$ e *Cad* têm coeficientes pequenos. Esta informação é muito importante, pois a $\hat{\sigma}_A^2$ é o principal componente que determina a semelhança entre parentes em gerações diferentes e, portanto, a resposta à seleção (MATHER; JINKS, 1982; FALCONER; MACKAY, 1996).

As estimativas de $\hat{\sigma}_A^2$, $\hat{\sigma}_D^2$ e do componente *Cad* foram de magnitudes muito semelhantes entre os caracteres AF e AM, o que possivelmente seria esperado já que são caracteres correlacionados (ZIMBACK, 1992). Entretanto, o mesmo não é observado para os caracteres correlacionados DF e DM (JOHNSON; ROBINSON; COMSTOCK, 1955; ANAND; TORRIE, 1963; KWON; TORRIE, 1964), em que as variâncias obtidas para DF apresentaram magnitudes superiores às variâncias obtidas para DM (Tabela 22).

Tabela 22 – Estimativas das variâncias genéticas aditivas ($\hat{\sigma}_A^2$), das variâncias genéticas de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) e dos componentes *Cad*, para todos os caracteres avaliados, considerando graus médios de dominância (gmd) iguais a 0,0 e 1,0

Caráter	gmd	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	<i>Cad</i>
PG	0,0	1.159,93	0,00	-792,94
	1,0	1.124,78	562,39	-511,75
AF	0,0	21,22	0,00	46,97
	1,0	20,57	10,29	52,11
DF	0,0	5,53	0,00	10,06
	1,0	5,36	2,68	11,39
AM	0,0	24,46	0,00	41,99
	1,0	23,72	11,86	47,93
DM	0,0	1,09	0,00	-4,02
	1,0	1,06	0,53	-3,75

PG: produção de grãos (g.m^{-2}); AF: altura das plantas no florescimento (cm^2); DF: número de dias para o florescimento (dias^2); AM: altura das plantas na maturação (cm^2); DM: número de dias para a maturação (dias^2).

Na Tabela 22, observa-se ainda que os caracteres PG e DM apresentaram valores negativos para o componente *Cad*, ao passo que os demais caracteres apresentaram valores positivos. De todos os componentes da variância genética, *Cad* é o único que pode assumir valores negativos, por se tratar de uma covariância genética entre os efeitos aditivos e os efeitos de dominância dos locos (KEARSEY; POONI, 1996).

Vale ressaltar que, apesar de as estimativas dos componentes *Cad* apresentarem valores negativos, eles serão somados à variância genética e não subtraídos, em função das subtrações presentes nas equações 17 e 20. Do mesmo modo, nas equações de covariância entre as progênies avaliadas e as linhagens puras derivadas (equações 21, 22, 23 e 24), que são usadas para o cálculo da resposta à seleção, também há uma subtração do componente *Cad*. Logo, para o caráter PG, assim como foi observado para o caráter DM, o valor negativo do

componente *Cad* representará um incremento a mais na variância genética e na resposta à seleção, na população do presente trabalho.

2.3.5 Distribuição das progênies para o caráter PG

A produção de grãos (PG) é o caráter mais importante para o melhoramento genético de plantas cultivadas e, além disso, também é o mais desafiador em função da sua maior complexidade. Em função disso, esse caráter foi analisado em maior profundidade no presente trabalho a fim de entender melhor o seu comportamento e o resultado do processo de inter cruzamento nas populações retrocruzadas.

Na Figura 2, estão apresentadas as distribuições das médias individuais para PG das progênies das duas populações avaliadas no Ano 1 (RC_1F_2 e $RC_{1\#}F_2$), na forma de histogramas. Observa-se, pela distribuição das mesmas, que não houve um deslocamento da curva com o inter cruzamento, isto é, os pontos médios das curvas das duas populações se sobrepõem. Isto é corroborado pela semelhança entre as médias obtidas nas populações, que foram $341,7 \text{ g.m}^{-2}$ e $340,6 \text{ g.m}^{-2}$ para RC_1F_2 e $RC_{1\#}F_2$. Esse resultado era esperado já que o inter cruzamento não altera as frequências dos alelos, somente as frequências genotípicas (HOFFBECK et al. 1995), de forma que as médias devem se manter inalteradas. Arbelbide e Bernardo (2004) também não observaram mudanças nas médias dos testecrosses com o uso do inter cruzamento em populações retrocruzadas de milho, corroborando com a expectativa teórica para um modelo de um loco.

Entretanto, com a mudança das frequências genotípicas espera-se uma alteração na variância genética com o inter cruzamento (ARBELBIDE; BERNARDO, 2004), como foi observado nas Tabelas 20 e 21 e nas equações 17 e 20. Assim, por meio do gráfico (Figura 2) pode-se notar que a variabilidade genética é maior na população inter cruzada (em azul) em relação a não inter cruzada. Esse fato é corroborado pela maior amplitude observada em $RC_{1\#}F_2$ ($341,2 \text{ g.m}^{-2}$) em comparação com RC_1F_2 ($276,2 \text{ g.m}^{-2}$) (Tabela 5), isto é, o intervalo de variação da população inter cruzada $RC_{1\#}F_2$ ($172,2$ a $513,4 \text{ g.m}^{-2}$) é superior aquele da população não inter cruzada ($215,6$ a $491,8 \text{ g.m}^{-2}$).

Entretanto, observando a Figura 2 verifica-se que apenas uma progênie da população inter cruzada ($513,4 \text{ g.m}^{-2}$) (Anexo C) foi mais produtiva que a melhor

progênie da população não intercruzada ($491,8 \text{ g.m}^{-2}$) (Anexo A), para essa geração (F_2). Da mesma forma, uma única progênie intercruzada ($172,2 \text{ g.m}^{-2}$) (Anexo C) foi menos produtiva que a progênie não intercruzada ($215,6 \text{ g.m}^{-2}$) (Anexo A) de menor produção.

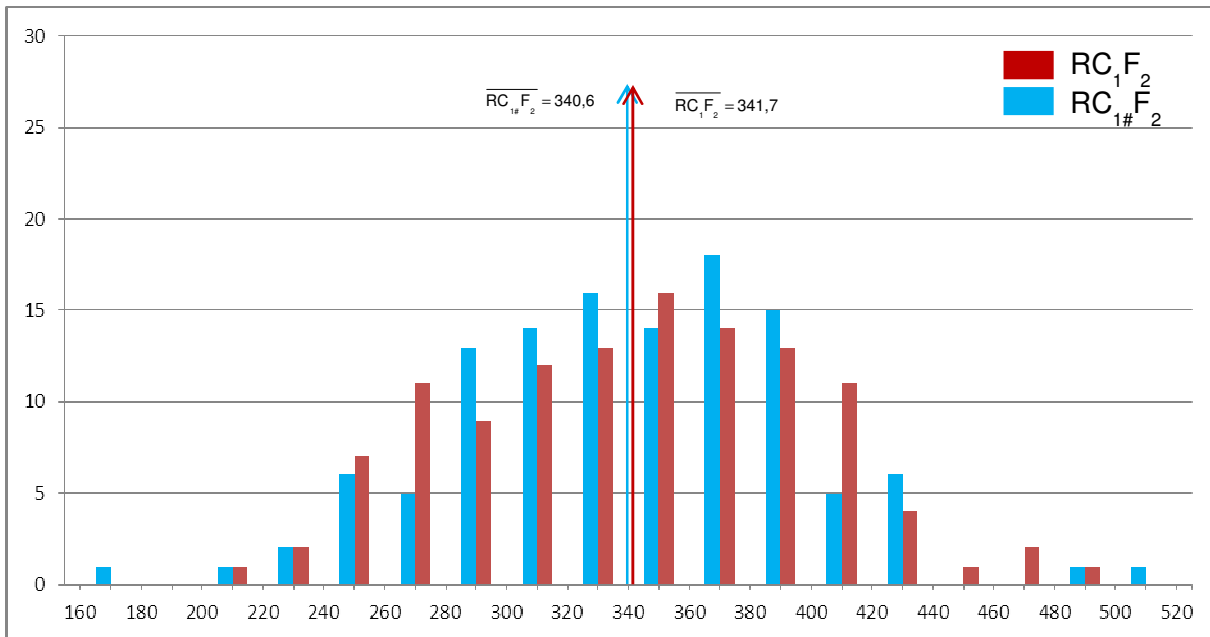


Figura 2 – Histogramas das médias de produção de grãos (PG) das duas populações avaliadas no ano 1 (RC_{1F_2} e $RC_{1\#F_2}$). Eixo Y: Frequências; e Eixo X: Produção de grãos, em g.m^{-2}

Os histogramas das médias para PG das progênies da população intercruzada e não intercruzada, avaliadas no Ano 2 (RC_{1F_3} e $RC_{1\#F_3}$), estão apresentados na Figura 3. Observa-se que a simetria das curvas em relação ao ponto médio e a forma campanular, próprios da distribuição normal (RAMALHO; FERREIRA; OLIVEIRA, 2005), não estão tão claros nesses gráficos como estavam na Figura 2.

Não obstante, os dois tipos de populações apresentaram médias muito próximas àquelas obtidas em RC_{1F_2} e $RC_{1\#F_2}$ e com a média da população intercruzada um pouco menor que a não intercruzada: a média para RC_{1F_3} foi de $343,0 \text{ g.m}^{-2}$ e para a população $RC_{1\#F_3}$ foi de $337,0 \text{ g.m}^{-2}$ (Figura 3) Esse comportamento corresponde ao que seria teoricamente esperado, isto é, o intercruzamento não ocasionou mudanças nas médias (HOFFBECK et al., 1995).

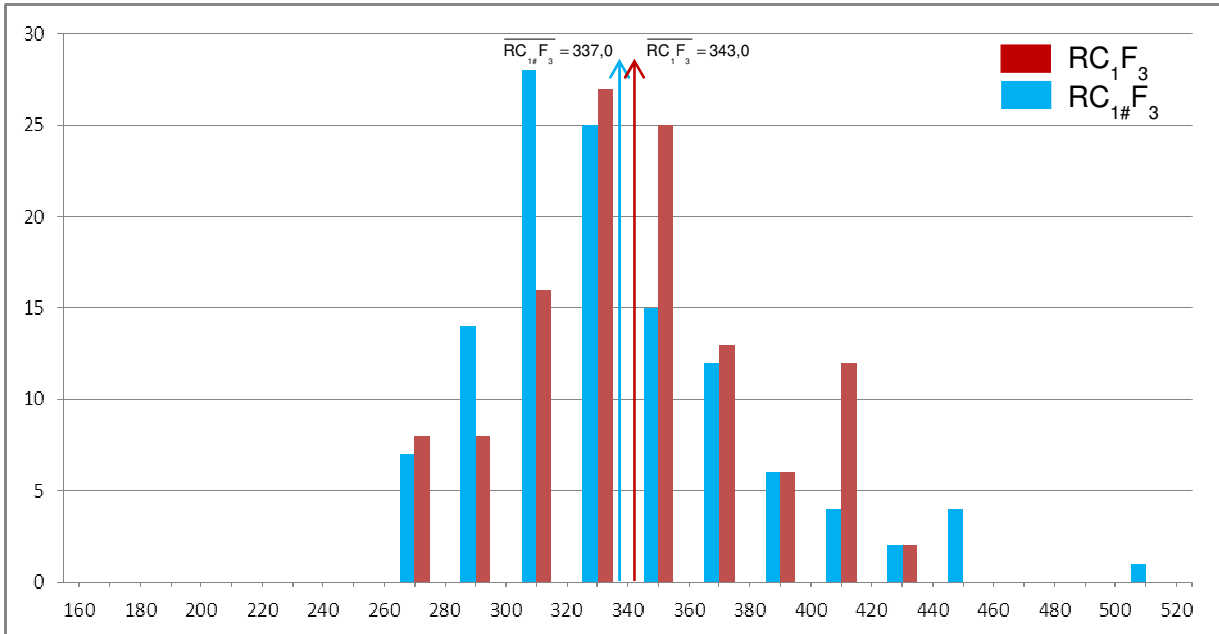


Figura 3 – Histogramas das médias de produção de grãos (PG) das duas populações avaliadas no ano 2 (RC₁F₃ e RC_{1#}F₃). Eixo Y: Frequências; e Eixo X: Produção de grãos, em g.m⁻²

A maior amplitude de variação da população intercruzada (240,6 g.m⁻²) em relação à população não intercruzada (169,6 g.m⁻²), indica o aumento da variância genética com o intercruzamento, como pode ser observado na Figura 3. Entretanto as progênies menos produtivas de ambas as populações apresentaram valores muito próximos (261,8 e 266,6 g.m⁻²), como pode ser visualizado na Figura 3. É evidente que a maior amplitude obtida com o intercruzamento foi resultante da presença de progênies com maior produção de grãos na população intercruzada, como pode ser visto pela sobreposição das colunas (azul e vermelha) do lado esquerdo do gráfico e, do lado direito, pela predominância de colunas azuis, (Figura 3).

Analisando os intervalos de variação das populações, nota-se que a progênie mais produtiva de RC_{1#}F₃ apresentou uma produção de grãos de 507,2 g.m⁻² ao passo que a RC₁F₃ mais produtiva apresentou uma produção de 431,4 g.m⁻². E ainda, que o intercruzamento gerou seis progênies mais produtivas em RC_{1#}F₃ em relação à população não intercruzada (RC₁F₃), conforme observado nas médias das progênies (Anexos B e D). Portanto, o intercruzamento da população retrocruzada produziu seis progênies com produção mais elevada.

2.3.6 Respostas à seleção

O cálculo da resposta à seleção permite ao melhorista escolher o método mais promissor para alcançar os objetivos do programa de melhoramento, por meio de critérios técnicos e objetivos (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Logo, foi estimada a resposta à seleção a partir das populações inter cruzadas e não inter cruzadas, considerando uma intensidade aproximada de 20%, isto é, as 24 progênies mais produtivas.

Nas Tabelas 23 a 26 estão apresentadas as médias das 24 progênies selecionadas para o caráter PG nas quatro populações (RC_1F_2 , RC_1F_3 , $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$), juntamente com as médias dos caracteres AM e DM.

As respostas à seleção foram obtidas utilizando-se as covariâncias entre a unidade de seleção e a linhagem pura derivada, calculadas por meio das equações 21, 22, 23 e 24 e por meio dos componentes de variância apresentados na Tabela 22. Os resultados da resposta à seleção para produção de grãos, em $g.m^{-2}$ e em percentagem, e a média da população melhorada, considerando graus médios de dominância (gmd) iguais a 0,0 e 1,0, estão apresentados na Tabela 27.

Conforme já explicado anteriormente, foi adotado um intervalo de variação para o grau médio de dominância (gmd de 0,0 a 1,0), a fim de possibilitar a obtenção de estimativas dos componentes de variância, pois, caso contrário, o sistema não teria solução. As respostas à seleção (R_s) foram calculadas para os dois valores de gmd (Tabela 27). Observa-se, porém, que os resultados são muito parecidos e, portanto, serão discutidos apenas os dados referentes à $gmd = 1,0$, isto é, dominância completa (CASTRO, 2008), já que trata-se do caráter produção de grãos, para o qual tem-se constatado a ocorrência da heterose (COLOMBARI FILHO; GERALDI; BARONA, 2010). A discussão será feita também com os dados das respostas à seleção em percentagem da média da população ($R_s\%$), que em termos relativos não diferem da resposta à seleção absoluta (R_s), já que as médias das quatro populações são muito semelhantes e, certamente, não diferentes entre si.

Tabela 23 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC₁F₂, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)

Progênie	PG	AM	DM
35	491,8	80,6	142,8
28	469,6	75,3	143,8
97	463,5	78,1	145,7
14	451,4	73,3	140,2
116	433,7	85,8	144,5
79	430,3	82,6	147,4
91	427,5	74,8	144,8
76	425,3	81,4	144,9
3	415,6	89,3	144,3
39	414,0	82,6	142,6
55	411,0	77,8	149,8
82	407,8	73,4	138,9
92	407,0	80,1	144,0
65	405,7	81,8	140,9
63	405,5	82,1	145,4
66	404,1	76,2	144,4
42	402,7	77,4	143,8
16	402,0	74,9	140,0
22	400,2	76,3	144,8
96	398,4	76,0	146,6
58	395,3	80,7	150,1
41	394,5	91,4	138,4
109	393,6	84,1	142,2
30	392,7	83,3	147,7
Média das selecionadas	418,5	80,0	144,1
Média total das progênies	341,7	75,7	144,3

PG: produção de grãos (g.m⁻²); AM: altura das plantas na maturação (cm); DM: número de dias para a maturação (dias).

Tabela 24 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC₁F₃, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)

Progênie	PG	AM	DM
20	431,4	60,2	142,9
91	423,5	56,0	140,7
52	419,8	54,6	139,8
50	418,7	58,5	140,5
79	418,5	57,8	140,1
30	418,3	59,4	142,0
3	417,2	67,7	140,2
55	413,2	55,4	141,3
5	409,4	54,4	140,9
86	404,7	56,3	140,2
58	404,0	57,6	140,2
82	402,9	56,6	137,5
114	401,9	64,3	140,6
116	401,7	59,9	138,2
32	399,9	75,2	141,4
23	398,1	58,1	140,0
42	397,2	58,9	141,7
100	395,3	60,8	142,1
36	394,9	59,9	139,6
63	381,4	57,0	138,8
110	379,6	54,9	139,3
68	379,4	61,6	141,9
99	377,9	56,5	140,9
115	377,3	56,1	139,9
Média das selecionadas	402,8	59,1	140,4
Média total das progênies	343,0	55,7	139,4

PG: produção de grãos (g.m⁻²); AM: altura das plantas na maturação (cm); DM: número de dias para a maturação (dias).

Tabela 25 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC₁#F₂, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)

Progênie	PG	AM	DM
80	513,4	81,6	145,0
67	484,9	85,1	146,6
35	438,7	81,2	144,1
5	438,3	85,8	144,4
16	436,9	80,1	141,7
95	435,6	70,3	143,7
6	427,8	78,5	139,1
40	423,5	75,9	141,8
17	413,1	90,8	144,3
27	413,0	85,4	144,5
48	412,7	81,9	142,8
2	410,6	81,9	144,2
52	401,2	81,9	144,2
66	399,0	91,0	144,8
34	395,7	72,9	139,5
45	392,9	82,1	144,7
22	392,0	82,2	144,5
56	390,5	74,6	145,4
59	390,2	76,6	145,5
38	388,7	71,9	142,4
42	388,7	87,5	143,5
114	387,8	68,1	144,9
23	387,4	79,0	144,7
108	385,5	82,0	141,3
Média das selecionadas	414,5	80,3	143,7
Média total das progênies	340,6	77,8	144,0

PG: produção de grãos (g.m⁻²); AM: altura das plantas na maturação (cm); DM: número de dias para a maturação (dias).

Tabela 26 – Médias das 24 progênies selecionadas para o caráter produção de grãos (PG) na população RC₁#F₃, juntamente com as médias dos caracteres altura na maturação (AM) e dias para maturação (DM)

Progênie	PG	AM	DM
67	507,2	64,5	140,9
27	452,2	62,7	139,5
36	451,6	64,4	139,3
99	451,4	69,5	138,3
56	445,8	54,2	141,6
16	433,3	58,4	137,8
26	429,0	57,9	141,0
17	419,4	61,1	140,1
2	412,0	65,2	139,1
54	405,8	59,9	140,7
109	405,7	55,1	138,5
88	397,8	59,5	139,1
21	391,5	60,3	138,9
64	384,4	61,2	141,9
8	382,3	55,5	140,1
4	382,2	56,4	139,2
95	381,0	51,6	139,2
14	378,7	58,2	139,6
59	376,4	56,0	140,2
80	375,2	58,8	139,5
48	373,0	58,3	134,6
42	372,9	54,7	139,3
74	372,3	59,6	140,2
89	370,5	60,0	139,9
Média das selecionadas	406,3	59,3	139,5
Média total das progênies	337,0	55,4	139,2

PG: produção de grãos (g.m⁻²); AM: altura das plantas na maturação (cm); DM: número de dias para a maturação (dias).

Inicialmente é importante ressaltar que as diferenças nas respostas à seleção entre diferentes gerações da mesma população, da ordem de 48%, isto é, entre RC_1F_2 e RC_1F_3 e entre $RC_{1\#}F_2$ e $RC_{1\#}F_3$ se devem principalmente ao fato de que no segundo ano de avaliação, quando foram avaliadas as duas populações na geração F_3 , a precisão experimental foi melhor (Tabelas 5 e 6) e, devido a isso, a variância fenotípica entre médias de progênies foi bem menor, o que contribuiu para o aumento da resposta à seleção.

Observa-se (Tabela 27), que tanto na geração F_2 quanto na geração F_3 o acréscimo na resposta à seleção em decorrência do inter cruzamento foi da ordem de 39% (4,35% a 6,08% na geração F_2 e de 6,46% a 9,00% na geração F_3), isto é, o inter cruzamento na população retro cruzada resultou em uma resposta à seleção maior devido, evidentemente, ao aumento da variância aditiva entre as progênies (Tabela 22). Este acréscimo, traduzido em produtividade, corresponde a 59 kg.ha^{-1} no primeiro caso e 81 kg.ha^{-1} no segundo caso, o que é um aumento não desprezível.

Tabela 27 – Resposta esperada com seleção em valor absoluto (Rs), em percentagem da média (Rs%), e média esperada da população melhorada (\hat{X}_m), para o caráter produção de grãos (PG), nas diferentes populações, considerando graus médios de dominância (gmd) iguais a 0,0 e 1,0, com intensidade de 20%

gmd	Seleção	Rs	Rs%	\hat{X}_m
0,0	RC_1F_2	16,1	4,71	357,8
	$RC_{1\#}F_2$	21,9	6,44	362,5
	RC_1F_3	23,5	6,84	366,5
	$RC_{1\#}F_3$	31,7	9,41	368,7
1,0	RC_1F_2	14,8	4,35	356,5
	$RC_{1\#}F_2$	20,7	6,08	361,3
	RC_1F_3	22,2	6,46	365,2
	$RC_{1\#}F_3$	30,3	9,00	367,3

PG: produção de grãos (g.m^{-2}).

Outra maneira de visualizar o ganho obtido com o inter cruzamento é por meio da frequência de linhagens transgressivas. Nas Tabelas 23 a 26, pode ser verificado

que em F_2 uma progênie da população inter cruzada ($RC_{1\#}F_2$) foi superior à progênie mais produtiva da população não inter cruzada (RC_1F_2). Em F_3 este fato ocorreu com seis progênies, isto é, a população $RC_{1\#}F_3$ gerou seis progênies mais produtivas que a melhor progênie da população RC_1F_3 .

Existem, porém, dois fatores importantes a serem considerados na cultura da soja, que são os caracteres altura da planta e dias para maturação (ciclo), visto que os dois são positivamente correlacionados com a produção de grãos (JOHNSON; ROBINSON; COMSTOCK, 1955; ANAND; TORRIE, 1963; KWON; TORRIE, 1964; ZIMBACK, 1992; FARIAS, 2008) e não é desejável que o aumento da produção de grãos seja acompanhado de um aumento considerável no ciclo e na altura da planta (SEDIYAMA; TEIXEIRA; REIS, 2005). A análise das Tabelas 23 a 26 revela, porém, que isso não ocorreu, pois as progênies mais produtivas são muito semelhantes às demais quanto a estes dois caracteres (AM e DM).

Enfim, com os resultados deste trabalho pode-se inferir que o uso de uma geração de inter cruzamento se traduz em aumento da variabilidade genética e, conseqüentemente, da resposta à seleção, ao contrário do que postularam e Arbelbide e Bernardo (2004), Dudley et al. (2004) e Willmot et al. (2006). Entretanto, estes autores trabalharam com milho, onde as avaliações são feitas em cruzamentos com um testador (testecrosses), que pode mascarar os aumentos de variabilidade obtidos nas linhagens.

Por outro lado, tem-se que considerar que uma geração de inter cruzamento aumenta o tempo para completar um ciclo, além dos gastos adicionais com mão de obra. Portanto, compete ao melhorista analisar a relação benefício/custo e decidir pela realização de um inter cruzamento ou não, considerando ainda que em algumas espécies isso não é muito simples, como é o caso da soja. No presente trabalho pode-se verificar que a recombinação exigiu um aumento de 25% no tempo para completar um ciclo, mas resultou em aumento de 38% na resposta à seleção (R_s), o que aparenta ser uma relação benefício/custo positiva. Além disso, esta relação pode ser melhorada, caso o programa tenha facilidades que permitam a condução de mais de uma geração por ano.

Por se tratar de progênies derivadas de PIs, pode ser que aumento da resposta à seleção com o inter cruzamento tenha sido influenciado pelo *background* genético desses materiais. Além disso, essas linhagens nunca passaram por um processo de seleção para o caráter produção de grãos, de forma que o primeiro ciclo de seleção

pode ter apresentado um ganho bem superior ao de uma linhagem derivada de material elite no mesmo esquema de cruzamento. Assim, sugere-se que o intercruzamento de populações retrocruzadas seja avaliado em progênies derivadas de genitores elite a fim de comparar os resultados obtidos no presente trabalho.

Além disso, essa metodologia também poderia ser testada no melhoramento de caracteres complexos como a produção de grãos, a partir do uso de retrocruzamentos seguidos de intercruzamento por meio da utilização de QTLs, com a modificação do método sugerido por Tanksley e Nelson (FEUILLET; LANGRIDGE; WAUGH, 2008). Essa seria uma forma de comprovar os resultados obtidos no presente trabalho com essa nova tecnologia.

REFERÊNCIAS

ABBOTT, C. Drought crop damage worsens, ethanol waiver urged. **Reuter**, Washington, 10 Aug. 2012. Disponível em: <<http://www.reuters.com/article/2012/08/10/us-drought-idUSBRE8781E320120810>> Acesso em: 07 dez. 2012.

ALLIPRANDINI, L.F.; TOLEDO, J.F.F.; FONSECA JÚNIOR, N.; KIIHL, R.A.S.; ALMEIDA, L.A. Ganho genético em soja no estado do Paraná, via melhoramento, no período de 1985/86 a 1989/90. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 28, n. 4, p.489-497, abr. 1993.

ALLIPRANDINI, L.F.; TOLEDO, J.F.F.; FONSECA JÚNIOR, N.; ALMEIDA, L.A. KIIHL, R.A.S. Efeitos da interação genótipo x ano sobre a produção da soja no estado do Paraná. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 9, p. 1433-1444, set. 1994.

ALTMAN, D.W.; BUSCH, R.H. Random intermating before selection in spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 24, n. 6, p. 1085-1089, Nov. 1984.

ANAND, S.C.; TORRIE, J.H. Heritability of yield and other traits and interrelationships among traits in the F₃ and F₄ generations of three soybean crosses. **Crop Science**. Madison, v. 3, n. 6, p. 508-511, Nov. 1963.

ARBELBIDE, M.; BERNARDO, R. Random mating before selfing in maize BC₁ populations. **Crop Science**, Madison, v. 44, n. 2, p. 401-404, Mar. 2004.

BACEN. Banco Central do Brasil. **Boletim do banco central do Brasil** – Relatório 2011. Disponível em <www.bcb.gov.br>. Acesso em: 31 ago. 2012.

BACKES, R.L.; REIS, M.S.; CRUZ, C.D.; SEDIYAMA, T.; SEDIYAMA, C.S. Correlation estimates and assessment of selection strategies in five soybean populations. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 3, n. 2, p. 107-116, Dec. 2003.

BAILEY, T.B. Jr.; COMSTOCK, R.E. Linkage and the synthesis of better genotypes in self-fertilizing species. **Crop Science**, Madison, v. 16, n. 3, p. 363-370, May 1976.

BAILEY, T.B. Jr. Selection limits in self-fertilizing populations following the cross of homozygous lines. In: Pollak et al.(Ed.). **Proceedings...** Ames: Iowa State University Press, 1977. p. 399-412.

BAKER, R.J. Extent of intermating in self-pollinated species necessary to counteract the effects of genetic drift. **Crop Science**, Madison, v. 8, n. 5, p. 547-550, Sept. 1968.

BARONA, M.A.A. **Epistasia e interação epistasia por locais para a produção de grãos em soja**. 2007. 81p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

BERNARDO, R. Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 5, p. 1649-1664, Sept. 2008.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury, Stema Press, 2010. 390p.

BOERMA, H.R. Comparison of past and recently developed soybean cultivars in maturity groups VI, VII and VIII. **Crop Science**, Madison, v. 19, n. 5, p. 611-613, Sept. 1979.

BONATO, A.L.V.; CALVO, E.S.; GERALDI, I.O.; ARIAS, C.A.A. Genetic similarity among soybean (*Glycine max* (L) Merrill) cultivars released in Brazil using AFLP markers. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 29, n. 4, p. 692-704, Sept. 2006.

BONATO, G. Abiove eleva previsão de exportação de soja da nova safra. **Reuters Brasil**. São Paulo, 26 nov. 2012. Disponível em: <<http://br.reuters.com/article/idBRSPE8AM03720121123>>. Acesso em: 28 nov. 2012.

BONIN, C.M. **Evaluation of soybean aphid resistance, yield QTL confirmation, and genetic gain in soybean**. 2012. 124 p. Tese (Doutorado em Crop Science) – College of the University of Illinois at Urbana – Champaign, Urbana, 2012.

BURDICK, R.K.; GRAYBILL, F.A. **Confidence intervals on variance components**. New York: Marcel Dekker, 1992, v. 127, 211 p.

CASTRO, L.P. **Herança da produção de grãos e dos componentes de produção em soja**. 2008. 44p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

CARVALHO, A.D.P. **Avaliação da eficiência do teste precoce no melhoramento genético de soja**. 2008. 102 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

CARVALHO, A.D.P.; GERALDI, I.O.; SANTOS, V.S. Avaliação de progênies F_{2:4} e F_{4:6} de soja e perspectivas do uso de teste precoce para a produção de grãos. **Bragantia**, Campinas, v. 68, n. 4, p. 857-861, out. 2009.

CEPEA. Centro de estudos avançados em economia aplicada – Esalq/USP. **Alertas de mercado – SOJA/CEPEA**. Disponível em <cepea.esalq.usp.br>. Acesso em: 03 set. 2012.

CHAVES, L.J. Interação de genótipos com anos. In: NASS, L.L.; VALOIS, A.C.C.; MELO, I.S.; VALADARES-INGLIS, M.C. **Recursos genéticos e melhoramento** – Plantas. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. cap. 22, p. 673-713.

CIA. Central Intelligence Agency. **Library – The World Factbook**. Disponível em <www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook>. Acesso em: 03 set. 2012.

CIANZIO, S.R.; VOSS, B.K. Three strategies for population development in breeding high-yielding soybean cultivars with improved iron efficiency. **Crop Science**. Madison, v. 34, n. 2, p. 355-359, Mar. 1994.

CIANZIO, S.R. Soybean breeding achievements and challenges. In: KANG, M.; PRIYADARSHAN, P.M. (Ed.). **Breeding major food staples**. Ames: Wiley-Blackwell, 2007. chap. 9, p. 245-273.

COCHRAN, W.G.; COX, G.M. **Experimental design**. 2 ed. New York: John Wiley, 1966. 611 p.

COLOMBARI FILHO, J.M.; GERALDI, I.O.; BARONA, M.A.A. Heterose e distâncias genéticas moleculares para a produção de grãos em soja. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 34, n. 4, p. 940-945, jul. 2010.

CONAB. **Acompanhamento de safra brasileira: grãos, segundo levantamento**. Brasília: Conab, 2012. 33p.

CORDEIRO, A.C.C.; SOARES, A.A.; RAMALHO, M.A.P.; RANGEL, P.H.N. Effect of the number of intercusses on grain yield in basic rice synthetic populations. **Euphytica**, Wageningen, v. 132, n. 1, p. 79-86, June 2003.

COSTA, M.M.; DI MAURO, A.O.; UNÊDA-TREVISOLI, S.H.; ARRIEL, N.H.C.; BÁRBARO, I.M.; MUNIZ, F.R.S. Ganho genético por diferentes critérios de seleção em populações segregantes de soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. Brasília, v.39, n. 11, p. 1095-1102, nov. 2004.

COVARRUBIAS-PRIETO, J.; HALLAUER, A.R.; LAMKEY, K.R. Intermating F_2 populations of maize. **Genetika**, Belgrado, v. 21, n. 2, p. 111-126, May 1989.

DUDLEY, J.W.; DIJKHUIZEN, A.; PAUL, C.; COATES, S.T.; ROCHEFORD, T.R. Effects of random mating on marker-QTL associations in the cross of Illinois high protein x Illinois low protein maize strains. **Crop Science**, Madison, v. 44, n. 4, p. 1419-1428, July 2004.

EMBRAPA. **V plano-diretor da Embrapa: 2008-2011-2023**. Brasília, 2008. 44p.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4th ed. Essex: Longman, 1996. 464p.

FARIAS, G.J. **Avaliação de progênies $F_{2:4}$ de uma população de soja e perspectivas de melhoramento**. 2008. 61p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

FEDERER, W.T. **Experimental design: theory and application**. New York: The Macmillan Company, 1955. 538p.

FEUILLET, C.; LANGRIDGE, P.; WAUGH, R. Cereal breeding takes a walk on the wild side. **Trends in Genetics**, Cambridge, v. 24, n. 1, p. 24-32, Jan. 2008.

GAMUYAO, R.; CHIN, J.H.; PARIASCA-TANAKA, J.; PESARESI, P.; CATAUSAN, S.; DALID, C.; SLAMET-LOEDIN, I.; TECSON-MENDOZA, E.M.; WISSUWA, M.; HEUER, S. The protein kinase Pstoll from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. **Nature**, Washington, v. 488, n. 7412, p. 535-539, Aug. 2012.

GERALDI, I.O. Selección recurrente en el mejoramiento de plantas. In: GUIMARÃES, E.P. (Ed.). **Selección recurrente em arroz**. Cali: CIAT, 1997. cap. 1, p. 3-11.

GOMES, F. Brazil poultry producers slow output as grains crimp margins. **Reuters Brasil**. São Paulo, 20 ago. 2012. Disponível em: <<http://www.reuters.com/article/2012/08/20/brazil-grains-poultry-idUSL2E8JHNNL20120820>> Acesso em: 28 nov. 2012

GUIMARÃES, E.P.; FEHR, W.R. Alternative strategies of recurrent selection for seed yield of soybean. **Euphytica**, Wageningen, v. 40, n. 1, p. 111-120, Jan. 1989.

GUIMARÃES, C.T.; SCHUSTER, I.; MAGALHÃES, J.V.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Marcadores moleculares no melhoramento. In: BORÉM, A.; CAIXETA, E.T. (Ed.) **Marcadores moleculares**. 2.ed. Viçosa: Folha de Viçosa, 2009. cap. 4, p. 129-175.

GUMBER, R.K.; SCHILL, B.; LINK, W.; KITTLITZ, E.V.; MELCHINGER, A.E. Mean, genetic variance, and usefulness of selfing progenies from intra- and inter-pool crosses in faba beans (*Vicia faba* L.) and their prediction from parental parameters. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 98, p. 569-580, n. 4, Apr. 1999.

HALLAUER, A.R.; CARENA, M.J.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. New York, Springer, 2010. 663p.

HANSON, W.D. The breakup of initial linkage blocks under selected mating systems. **Genetics**, Pittsburgh, v. 44, n. 5, p. 857-868, Sept. 1959.

HANSON, W.D.; HAYMAN, B.I. Linkage effects on additive genetic variance among homozygous lines arising from the cross between two homozygous parents. **Genetics**, Pittsburgh, v. 48, n. 6, p. 755-766, June 1963.

HAO, D.; CHENG, H.; YIN, Z.; CUI, S.; ZHANG, D.; WANG, H.; YU, D. Identification of single nucleotide polymorphisms and haplotypes associated with yield and yield components in soybean (*Glycine max*) landraces across multiple environments. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 124, n. 3, p. 447-458, Feb. 2012.

HOFFBECK, M.D.; OPENSHAW, S.J.; GEALDELMANN, J.L.; PETERSON, R.H.; STUTHMAN, D.D. Backcrossing and intermating in an exotic x adapted cross of maize. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 5, p. 1359-1364, Sept. 1995.

HUNT, N. Soja registra recorde em Chigago com oferta apertada no Brasil. **Reuters**. Londres, 4 set. 2012. Disponível em: <<http://br.reuters.com/article/businessNews/idBRSPE88302D20120904>> Acesso em: 28 nov. 2012.

IMF. International Monetary Fund. World economic and financial surveys. **World economic outlook April 2012: growth resuming, dangers remain**. Washington, 2012. 250p.

JOHNSON, H.W.; ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E. Genotypic and phenotypic correlations in soybeans and their implications in selection. **Agronomy Journal**, Madison, v. 47, n. 10, p. 477-483, Oct. 1955.

KANG, M.D.; SUBUDHI, P.K.; BAISAKH, N.; PRIYADARSHAN, P.M. Crop breeding methodologies: classic and modern. In: KANG, M.; PRIYADARSHAN, P.M. (Ed.). **Breeding major food staples**. Ames: Wiley-Blackwell, 2007. chap. 1, p. 5-40.

KARMAKAR, P.G.; BHATNAGAR, P.S. Genetic improvement of soybean varieties released in India from 1969 to 1993. **Euphytica**, Wageningen, v. 90, n. 1, p. 95-103, Jan. 1996.

KEARSEY, M.J.; POONI, H.S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman & Hall, 1996. 381p.

KHALAF, A.G.M.; BROSSMAN, G.D.; WILCOX, J.R. Use of diverse populations in soybean breeding. **Crop Science**. Madison, v. 24, n. 2, p. 358-360, Mar. 1984.

KWON, S.J.; TORRIE, J.K. Heritability of and interrelationships among traits of two soybean populations. **Crop Science**, Madison, v. 4, n. 2, p. 196-198, Mar. 1964.

LAMKEY, K.R.; SCHNICKER, B.J.; MELCHINGER, A.E. Epistasis in an elite maize hybrid and choice of generation for inbred line development. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 5, p. 1272-1281, Sept. 1995.

LANGE, C.E.; FEDERIZZI, L.C. Estimation of soybean genetic progress in the south of Brazil using multi-environmental yield trials. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 3, p. 309-316, June 2009.

LEWERS, K.S.; PALMER, R.G. Recurrent selection in soybean. **Plant Breeding Reviews**, Ames, v. 15, n. 8, p. 275-313, June 1997.

LIMA NETO, F.P.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Number of recombinations and genetic properties of a maize population undergoing recurrent selection. **Scientia Agricola**. Piracicaba, v. 66, n. 1, p. 52-58, Jan. 2009.

LIU, G.; YANG, C.; XU, K.; ZHANG, Z.; LI, D.; WU, Z.; CHEN, Z. Development of yield and some photosynthetic characteristics during 82 years of genetic improvement of soybean genotypes in northeast China. **Australian Journal of Crop Science**, Lismore, v. 6, n.10, p. 1416-1422, Oct. 2012.

LONNQUIST, J.H. Consideration and experiences with recombinations of exotic and corn belt maize germplasms. In: ANNUAL CORN AND SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 30, 1975. Chicago. **Proceedings...** Chicago: American Seed Trade Association, 1975. p. 102-117.

MATHER, K.; JINKS, J.L. **Biometrical genetics**. 3rd.ed. London: Chapman and Hall, 1982. 396p.

MELCHINGER, A.E.; SCHMIDT, W.; GEIGER, H.H. Comparison of testcrosses produced from F₂ and first backcross populations in maize. **Crop Science**, Madison, v. 28, n. 5, p. 743-749, Sept. 1988.

MILLER, P.A.; RAWLINGS, J.O. Breakup of initial linkage blocks through intermating in a cotton breeding population. **Crop Science**, Madison, v. 7, n. 3, p. 199-204, May 1967.

MORRIS, M.; DREHER, K.; RIBAUT, J.M.; KHAIRALLAH, M. Money matters (II): costs of maize inbred line conversion schemes at CIMMYT using conventional and marker-assisted selection. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 11, n. 3, p. 235-247, Apr. 2003.

NAOE, L.K.; SEDIYAMA, C.S.; MIRANDA, G.V.; CRUZ, C.D.; MOREIRA, M.A. Divergência entre progenitores e variabilidade das populações segregantes de soja. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 48, n. 276, p. 223-237, mar. 2001.

NASS, L.L.; MIRANDA FILHO, J.B.; SANTOS, M.X. Uso de germoplasma exótico no melhoramento. In: NASS, L.L.; VALOIS, A.C.C.; MELO, I.S.; VALADARES-INGLIS, M.C. **Recursos genéticos e melhoramento** – Plantas. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. cap. 5, p. 101-122.

NELSON, H.G. The use of exotic germplasm in practical corn breeding programs. In: ANNUAL CORN AND SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 28, 1973, Chicago. **Proceedings...** Chicago: American Seed Trade Association, 1973. p. 115-118.

ORF, J.H.; DIERS, B.W.; BOERMA, H.R. Genetic improvement: conventional and molecular-based strategies. In: BOERMA, H.R.; SPECHT, J.E. (Ed.). **Soybeans: improvement, production and uses**. Madison: American Society of Agronomy, 2004, chap.9, p. 417-443.

PEDERSON, D.G. Arguments against intermating before selection in a self-fertilising species. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 45, n. 4, p. 157-162, Jan. 1974.

PIPER, T.E.; FEHR, W.R. Yield improvement in a soybean population by utilizing alternative strategies of recurrent selection. **Crop Science**, Madison, v. 27, n. 2, p. 172-178, Mar. 1987.

RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B.; SANTOS, J.B.; NUNES, J.A.R. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: UFLA, 2012. 522p.

RAMALHO, M.A.P.; FERREIRA, D.F.; OLIVEIRA, A.C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 2. ed. Lavras: Editora UFLA, 2005. 322p.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; ZIMMERMANN, M.J.O. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia: Editora UFG, 1993. 271p.

RAMTEKE, R.; GUPTA, G.K.; MURLIDHARAN, P.; SHARMA, S.K. Genetic progress of soybean varieties released during 1969 to 2008 in India. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 71, n. 4, p.333-340, Nov. 2011.

RUBIN, S.A.L.; SANTOS, O.S. Progresso do melhoramento genético da soja no estado do Rio Grande do Sul: I rendimento de grãos. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, Porto Alegre, v.2, n. 2, p. 139-147. Ago. 1996.

SANCHEZ, A.C.; BRAR, D.S.; HUANG, N.; LI, Z.; KHUSH, G.S. Sequence tagged site marker-assisted selection for three bacterial blight resistance genes in rice. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 3, p. 792-797, May 2000.

SANTOS, D.J.; FERRARI, B.; FRESOLI, D.; BERET, P.; BENAVIDEZ, R.; VICENTINI, R.; DELLA MAGDALENA, M.; MONDINO, M.; SALAS, G.; LUSTIG, S.; ANTONGIOVANI, M.; DEVANI, M.; LEDESMA, F.; LIZONDO, M.; ERAZZU, L.; SALINES, L.; BAIGORRI, H.; NARI, C.; ROSSI, R.; NAVARRO, L.S.; DOLINKUE, J.; WRIGHT, R.; CURTI, L.; SANMARTIN, O.; DE LA VEJA, A.J. Ganancia genética en soja em Argentina entre 1980 y 2000. In: MERCOSOJA, 3., 2006, Rosário. **Contenido:** trabajos científicos... Rosário: ACSOJA, 2006. Disponível em: <http://www.acsoja.org.ar/mercosoja2006/con_trabajos_new.asp>. Acesso em: 24 ago. 2012.

SANTOS, M.A. **Mapeamento de QTLs para caracteres relacionados com a fixação biológica de nitrogênio (FBN) em soja.** 2009. 100p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

SATTERTHWAITE, R.E. Na approximate distribution of estimates of variance components. **Biometrics**, Arlington, v. 2, n. 6, p. 110-114, 1946.

SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R.C.; REIS, M.S. Melhoramento da soja. In: BORÉM, A. (Ed.) **Melhoramento de espécies cultivadas.** 2.ed. Viçosa: UFV, 2005. p. 553-603.

SNELLER, C.H. Impact of transgenic genotypes and subdivision on diversity within elite North American soybean germplasm. **Crop Science**, Madison, v. 43, n. 1, p. 409-414. Jan. 2003.

SOYBASE 2012. Soybase and the soybean breeder’s toolbox. Knowledge and tools for soybean breeders and researchers. USDA-Iowa State University, IA, USA. Disponível em: <<http://www.soybase.org/>>. Acesso em: 17 dez. 2012.

STAUFFER, C. Análise – Potência no etanol, Brasil avança no biodiesel. **Reuters Brasil.** São Paulo, 7 nov. 2012. Disponível em: <<http://br.reuters.com/article/domesticNews/idBRSPE8A609P20121107?pageNumber=3&virtualBrandChannel=0>> Acesso em: 7 dez. 2012.

TEFERA, H.; KAMARA, A.Y.; ASAFO-ADJEI, B.; DASHIELL, K.E. Breeding progress for grain yield and associated traits in medium and late maturing promiscuous soybeans in Nigeria. **Euphytica**, Wageningen, v. 175, n. 2, p. 251-260. Sept. 2010.

TESTER, M.; LANGRIDGE, P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. **Science**, Washington, v. 327, n. 5967, p. 818-822, Feb. 2010.

TOLEDO, J.F.F.; ALMEIDA, L.A.; KIIHL, R.A.S.; MENOSSO, O.G. Ganho genético em soja no estado do Paraná via melhoramento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 25, n. 1, p. 89-94. jan. 1990.

USDA. United States Department of Agriculture. **USDA agricultural projections to 2020**: interagency agricultural projections committee. Washington, 2011. 106 p.

USTUN, A.; ALLEN, F.L.; ENGLISH, B.C. Genetic progress in soybean of the U.S. midsouth. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 4, p. 993-998. July 2001.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 486 p.

VOLDENG, H.D.; COBER, E.R.; HUME, D.J.; GILLARD, C.; MORRISON, M.J. Fifty-eight years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 2, p. 428-431, Mar. 1997.

WANG, D.; GRAEF, G.L.; PROCOPIUK, A.M.; DIERS, B.W. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 108, n. 3, p.458-467, Aug. 2004.

WILLMOT, D.B.; DUDLEY, J.W.; ROCHEFORD, T.R.; A. BARI. Effect of random mating on marker-QTL associations for grain quality traits in the cross of Illinois high oil x Illinois low oil. **Maydica**, Bergamo, v. 51, n. 2, p. 187-199, Apr. 2006.

WILCOX, J.R. Increasing seed protein in soybean with eight cycles of recurrent selection. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 6, p. 1536-1540, Nov. 1998.

WILCOX, J.R. Sixty years of improvement in publicly developed elite soybean lines. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 6, p. 1711-1716, Nov. 2001.

YAMANAKA, N.; SATO, H.; YANG, Z.; XU, D.H.; CATELLI, L.L.; BINNECK, E; ARIAS, C.A.A.; ABDELNOOR, R.V.; NEPOMUCENO, A.L. Genetic relationships between Chinese, Japanese, and Brazilian soybean gene pools revealed by simple sequence repeat (SSR) markers. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 30, n. 1, p. 85-88, Jan. 2007.

YORINORI, J.T.; KIIHL, R.A.S. Melhoramento de plantas visando resistência a doenças. In: NASS, L.L.; VALOIS, A.C.C.; MELO, I.S.; VALADARES-INGLIS, M.C. **Recursos genéticos e melhoramento** – Plantas. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. cap. 23, p. 715-735.

ZIMBACK, L. **Cruzamentos em cadeia entre genótipos adaptados e exóticos de soja com ênfase na produção de óleo.** 1992, 178 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1992.

ZIVANOVIC, T.; DORDEVIC, R.; DRAZIC, S.; SECANSKI, M.; KOSTIC, M. Effects of recombinations on variability and heritability of traits in maize populations with exotic germplasm. **Biotechnology and Biotechnology Equipament**, Sofia, v. 21, n. 2, p. 229-234, May 2007.

ANEXOS

Anexo A – Médias ajustadas de produção de grãos (PG) das 117 progênie RC₁F₂, ordenadas de maneira decrescente

Progênie	Média	Progênie	Média	Progênie	Média
35	491,8	20	370,5	4	312,9
28	469,6	108	369,1	36	308,6
97	463,5	105	364,1	101	308,1
14	451,4	15	362,2	75	306,7
116	433,7	51	361,4	57	306,5
79	430,3	72	361,4	18	305,0
91	427,5	10	361,3	6	304,8
76	425,3	37	360,0	27	303,1
3	415,6	90	358,3	34	301,0
39	414,0	9	357,5	38	299,1
55	411,0	106	354,7	99	297,2
82	407,8	64	353,1	44	296,8
92	407,0	111	353,1	86	289,2
65	405,7	78	351,9	2	288,7
63	405,5	60	350,2	56	287,9
66	404,1	31	349,9	7	284,8
42	402,7	80	349,3	1	280,7
16	402,0	107	349,3	61	280,2
22	400,2	52	349,0	67	278,3
96	398,4	50	347,0	81	278,2
58	395,3	74	345,7	54	277,6
41	394,5	45	344,9	32	277,0
109	393,6	19	343,1	29	273,6
30	392,7	53	339,4	13	271,6
47	392,3	43	339,3	77	271,2
5	391,8	114	338,4	21	271,1
117	390,9	112	336,3	8	270,7
100	389,6	94	335,0	59	269,6
12	389,0	70	329,7	84	266,7
73	383,7	88	328,7	103	255,6
68	382,1	85	326,4	95	253,9
71	381,8	26	324,5	23	253,8
25	379,5	102	323,4	11	253,7
40	375,4	48	323,0	62	253,0
104	375,2	115	322,1	69	250,3
24	374,8	98	321,1	110	246,5
17	372,5	87	317,8	49	237,5
83	371,2	89	316,6	93	226,6
113	370,6	46	314,1	33	215,6

PG: produção de grãos (g.m⁻²)

Anexo B – Médias ajustadas de produção de grãos (PG) das 117 progênies RC₁F₃, ordenadas de maneira decrescente

Progênie	Média	Progênie	Média	Progênie	Média
20	431,4	65	355,3	13	322,3
91	423,5	94	354,7	31	322,3
52	419,8	81	354,1	60	322,2
50	418,7	96	353,9	103	321,7
79	418,5	15	353,0	27	321,2
30	418,3	45	352,3	53	320,7
3	417,2	21	351,3	70	320,5
55	413,2	11	351,2	105	319,7
5	409,4	49	350,0	108	318,4
86	404,7	87	349,8	48	317,4
58	404,0	28	349,3	6	317,3
82	402,9	107	348,4	74	314,5
114	401,9	97	346,9	17	314,3
116	401,7	80	346,3	4	314,2
32	399,9	56	344,9	2	312,0
23	398,1	69	344,7	18	309,0
42	397,2	90	342,9	40	306,3
100	395,3	29	342,6	75	305,7
36	394,9	25	341,4	111	305,6
63	381,4	19	339,8	73	304,9
110	379,6	78	338,8	54	303,1
68	379,4	7	337,0	76	302,9
99	377,9	37	336,2	95	300,6
115	377,3	35	336,0	1	299,3
98	374,8	46	335,9	67	296,7
85	372,4	71	334,6	61	293,5
102	372,2	26	334,1	104	290,7
66	371,9	112	332,4	9	290,1
57	369,4	113	332,3	8	289,7
44	368,7	92	330,8	83	286,7
84	367,3	106	330,8	33	281,0
14	366,6	43	330,4	89	278,8
22	361,9	10	329,8	59	277,0
41	359,9	101	328,9	51	275,7
12	359,3	34	328,6	72	272,1
47	357,9	109	327,5	88	272,0
64	357,1	24	327,0	93	271,2
16	356,0	62	324,9	38	270,5
117	355,9	39	323,2	77	261,8

PG: produção de grãos (g.m⁻²)

Anexo C – Médias ajustadas de produção de grãos (PG) das 118 progênie RC₁#F₂, ordenadas de maneira decrescente

Progênie	Média	Progênie	Média	Progênie	Média
80	513,4	112	366,7	81	313,3
67	484,9	10	365,6	26	310,9
35	438,7	39	360,9	90	310,7
5	438,3	88	360,9	33	308,2
16	436,9	97	360,7	44	307,6
95	435,6	14	360,3	74	305,9
6	427,8	77	359,1	31	305,0
40	423,5	53	358,3	93	304,9
17	413,1	36	356,3	19	303,4
27	413,0	30	356,0	13	302,3
48	412,7	46	354,6	9	300,4
2	410,6	55	353,3	4	300,0
52	401,2	111	349,8	47	298,9
66	399,0	25	348,9	104	295,4
34	395,7	86	348,2	110	294,9
45	392,9	84	347,7	24	293,7
22	392,0	50	347,4	29	293,3
56	390,5	85	344,1	12	293,1
59	390,2	79	343,8	65	292,3
38	388,7	99	341,6	113	292,3
42	388,7	100	339,3	106	288,7
114	387,8	60	339,0	103	286,3
23	387,4	32	338,0	118	282,0
108	385,5	43	337,3	62	280,8
64	384,2	54	335,6	115	276,1
68	384,2	61	335,5	1	274,4
71	383,8	18	334,0	51	268,4
82	381,0	107	329,7	102	266,1
72	379,5	37	329,6	8	265,1
91	379,3	15	329,4	7	257,2
75	378,6	70	329,1	92	256,2
73	378,5	49	327,2	78	249,2
89	378,5	98	327,2	105	248,9
11	376,9	63	322,8	69	241,9
109	376,0	58	321,7	41	241,2
57	375,3	96	321,7	101	235,8
3	375,2	21	317,2	83	228,1
20	371,6	28	316,8	117	217,7
76	371,0	116	316,8	87	172,2
94	369,9	-	-	-	-

PG: produção de grãos (g.m⁻²)

Anexo D – Médias ajustadas de produção de grãos (PG) das 118 progênies RC_{1#}F₃, ordenadas de maneira decrescente

Progênie	Média	Progênie	Média	Progênie	Média
67	507,2	77	345,6	65	311,7
27	452,2	115	344,7	71	311,6
36	451,6	18	344,1	10	311,0
99	451,4	72	340,1	31	310,4
56	445,8	43	338,7	55	310,0
16	433,3	57	338,7	7	309,9
26	429,0	60	338,4	101	307,9
17	419,4	68	338,4	103	307,3
2	412,0	29	337,6	38	307,1
54	405,8	94	337,4	32	306,4
109	405,7	104	337,2	39	306,4
88	397,8	23	336,2	46	306,4
21	391,5	70	336,0	45	305,8
64	384,4	6	335,7	102	305,6
8	382,3	28	334,8	53	304,0
4	382,2	62	333,7	52	303,1
95	381,0	110	331,7	90	302,4
14	378,7	19	330,8	24	300,6
59	376,4	76	330,5	82	299,9
80	375,2	44	329,6	22	298,8
48	373,0	112	328,5	9	298,5
42	372,9	85	326,0	47	297,4
74	372,3	69	324,3	106	296,7
89	370,5	97	324,2	92	294,4
100	370,5	111	324,0	81	293,7
33	367,1	117	322,6	40	292,2
30	362,8	34	322,3	49	291,5
66	362,3	113	321,3	79	288,6
25	360,8	105	320,8	41	285,0
63	358,0	96	320,0	51	284,8
93	355,9	12	319,8	87	282,9
58	353,5	83	319,1	118	281,1
73	353,4	5	317,4	108	278,7
61	349,0	86	316,8	50	274,6
35	348,8	98	316,5	91	273,7
75	347,6	37	314,9	1	272,9
11	347,1	114	313,0	13	270,3
3	346,6	78	312,7	84	268,6
15	346,3	20	312,1	107	266,6
116	346,3	-	-	-	-

PG: produção de grãos (g.m⁻²)