

ESTIMAÇÃO DE COMPONENTES DA VARIÂNCIA NA CULTIVAR DE MILHO CENTRALMEX¹

AFONSO CELSO CANDEIRA VALOIS² e JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO³

RESUMO - Utilizando dados de produção de grãos advindos de quatro esquemas de cruzamentos na cultivar de milho (*Zea mays* L.) Centralmex, foram estimadas as variâncias genéticas aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e dominante ($\hat{\sigma}_D^2$), variância fenotípica ($\hat{\sigma}_F^2$), relação $\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2$, além da depressão causada pela endogamia. A análise global realizada conduziu a obtenção dos valores de $\hat{\sigma}_A^2 = 3,3494 \times 10^{-4}$ (kg/planta), $\hat{\sigma}_D^2 = 0,6033 \times 10^{-4}$ (kg/planta), relação $\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2 = 0,180$ e depressão causada pela endogamia de 39,5%. Podem ter ocorrido possíveis distorções das estimativas devido à seleção para prolificidade, depressão pela endogamia, restrições de frequência gênica e erro aleatório associado às estimativas dos componentes de variância. Termos para indexação: métodos de seleção, variâncias genéticas, variância fenotípica, endogamia, análise genética.

ESTIMATION OF VARIANCE COMPONENTS IN THE MAIZE CULTIVAR CENTRALMEX

ABSTRACT - Utilizing data of seed production from four mating schemes in maize (*Zea mays* L.) cv. Centralmex, the additive genetic variance ($\hat{\sigma}_A^2$), dominant genetic variance ($\hat{\sigma}_D^2$), phenotypic variance ($\hat{\sigma}_F^2$), $\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2$ relation and inbreeding depression were estimated. Estimates were $\hat{\sigma}_A^2 = 3.3494 \times 10^{-4}$ (kg/plant), $\hat{\sigma}_D^2 = 0.6033 \times 10^{-4}$ (kg/plant), $\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2 = 0.180$ and inbreeding depression of 39.5%. Possible bias of estimates, might be due to selection for prolific plants, inbreeding depression, restriction to allele frequency and error associated to variance components estimates observed in this work.

Index terms: selection methods, genetic variances, phenotypic variance, inbreeding, genetic analysis.

INTRODUÇÃO

Em programas de melhoramento genético, as estimativas dos componentes da variância genotípica são de ampla aplicabilidade, pois é da maior ou menor amplitude de variabilidade genética que dependem tanto o método a ser aplicado como a população a ser empregada. Os trabalhos de Subandí & Compton (1974) e Silva & Hallauer (1975), dentre outros, apresentam estimativas dos componentes da variância genética em milho envolvendo, de uma maneira geral, populações F_2 , variedades de polinização livre e variedades sintéticas. Para o caso específico da variedade Centralmex MI-VI, Segovia (1976) encontrou valores de 0,2042 e $3,89 \times 10^{-4}$ kg/planta para os parâmetros variância

genética ($\hat{\sigma}_G^2$) e variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), respectivamente. Esses e outros trabalhos desenvolvidos visando identificar o tipo de variância genética predominante no controle de caracteres, incluindo a produção de grãos, mostraram ser a variância genética aditiva o principal componente da variância genética total. O sucesso do melhoramento intrapopulacional depende dessa variância, pois é de sua magnitude que vai depender o êxito do processo seletivo (Miranda Filho & Vencovsky 1972). Médias das estimativas da variância aditiva e variância dominante da produção de grãos, envolvendo resultados de 99 experimentos, são fornecidas por Hallauer & Miranda Filho (1981). As estimativas médias foram, respectivamente, $4,691 \times 10^{-4}$ e $2,868 \times 10^{-4}$, referentes a unidades em kg/planta. A relação $\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2$ foi estimada como 0,9377 na média dos 99 experimentos. Tais experimentos incluem populações F_2 , sintéticos, variedades de polinização livre, cruzamentos intervarietais e compostos. Os autores fornecem, ainda, a distribuição das estimativas da variância aditiva para cada tipo de população. Os valores de algumas estimativas individuais podem ser encontrados nos

- ¹ Aceito para publicação em 29 de fevereiro de 1984. Parte de Tese de Doutorado do primeiro autor, apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", para obtenção do grau de Doutor.
- ² Eng.º Agr.º, M.Sc., Dr., EMBRAPA/Assessoria da Diretoria Executiva. Caixa Postal 04.0315, CEP 70333 Brasília, DF.
- ³ Eng.º Agr.º, M.Sc., Dr., Prof.-Adjunto da USP/ESALQ. Caixa Postal 83, CEP 13400 Piracicaba, SP.

trabalhos de Ramalho (1977) e Miranda Filho & Vencovsky (1972).

No referente aos efeitos epistáticos, os trabalhos desenvolvidos por Sprague & Thomas (1967) e Stuber & Moll (1969) mostraram resultados significativos. No entanto, outros trabalhos (Osório 1972, Silva & Hallauer 1975) evidenciaram que esses efeitos podem ser considerados desprezíveis. Em termos gerais, os efeitos epistáticos podem ser importantes em certas combinações genotípicas que, no entanto, não são freqüentes; isso conduz a que esses efeitos não sejam considerados na maioria das estimativas dos componentes de variância, os quais envolvem procedimentos estatísticos complexos nos quais estão implícitos erros de estimativa de grande magnitude. Entretanto, os autores reconhecem que cruzamentos entre linhagens-élites de milho têm mostrado evidências de efeitos epistáticos.

As estimativas dos componentes de variação genética são obtidas através de delineamentos genéticos (esquema de cruzamento) apropriados e se baseiam, fundamentalmente, no grau de parentesco entre os indivíduos que constituem as progênies geradas nos cruzamentos. Os fundamentos dos diversos esquemas são fornecidos por Comstock & Robinson (1948 e 1952) e Kempthorne (1973), dentre outros. Hallauer & Miranda Filho (1981) fornecem detalhadamente os diversos esquemas utilizados para estimação dos componentes da variância em milho. Dentre os diversos esquemas, aquele conhecido por delineamento I (Comstock & Robinson 1948) tem sido bastante utilizado.

O esquema de cruzamentos em cadeia, conforme sugerido por Lonnquist (1961), assemelha-se, de certo modo, ao delineamento I. Porém não constam na literatura os fundamentos teóricos daquele esquema de cruzamento para fins de estimação dos componentes da variância genética.

O presente trabalho apresenta os resultados de estimação dos componentes da variância genética e fenotípica na variedade de milho Centralmex, em estádio avançado de seleção, com base em esquemas de cruzamento ou geração de progênies.

MATERIAL E MÉTODOS

Como material básico para o desenvolvimento do trabalho, foi utilizada a variedade Centralmex MI-VI, que

tem como origem o cruzamento entre as variedades Piramex e América Central, que foi efetuado, no ano de 1963, no Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, em Piracicaba, SP (Paterniani et al. 1977).

A variedade Centralmex MI-VI foi formada após a execução de seis ciclos de seleção recorrente entre e dentro de famílias de meios-irmãos, tendo como base a variedade Centralmex original, e tem apresentado uma produção acima de 6.000 kg/ha (Segovia & Paterniani 1975). É provável que se trate de uma variedade possuidora de alta freqüência de genes favoráveis e ampla variabilidade genética. Possui largo emprego em plantios comerciais no Estado de São Paulo e em outros locais do território brasileiro.

O campo de milho da variedade Centralmex MI-VI foi plantado, em 1977/78, na área experimental do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, em Piracicaba, SP, onde se realizaram polinizações manuais. O campo foi dividido em quatro lotes contendo, aproximadamente, o mesmo número de plantas representativo de uma população, sendo realizados os seguintes tipos de polinizações:

- Lote 1: cruzamento recíproco com auto-fecundação da segunda espiga (método de avaliação de progênies de irmãos germanos). Esquema IGRS.
- Lote 2: cruzamento recíproco sem auto-fecundação (método de avaliação de progênies de irmãos germanos). Esquema IGR.
- Lote 3: cruzamento em cadeia - $1 \times 2, 2 \times 3, \dots (n-1) \times n, n \times 1$ (método de avaliação de progênies de irmãos germanos). Esquema IGC.
- Lote 4: auto-fecundação das primeiras espigas (método de avaliação de progênies S_1). Esquema S_1 .

Após a colheita, cada espiga foi debulhada individualmente, procedendo-se à mistura de sementes dos cruzamentos recíprocos de maneira independente para cada lote correspondente. Assim, resultaram 66 progênies do lote 1, 101 progênies do lote 2, 133 progênies do lote 3 e 132 progênies do lote 4. Nos lotes 1 e 2, nem todos os cruzamentos recíprocos produziram duas espigas; conseqüentemente, algumas progênies foram avaliadas em experimentos com maior número de repetições, de acordo com a disponibilidade de sementes.

Para fins práticos, no esquema IGC, utilizou-se uma metodologia tal que, em cada dia de polinização, completou-se uma cadeia de cruzamentos. Também, em virtude de problemas de polinização e acamamento, ocorreram diversas falhas de progênies em cada cadeia. Assim, o conjunto total de progênies obtidas foi considerado como um conjunto de progênies de irmãos germanos.

Os experimentos de avaliação foram instalados no Bairro de Água Santa, município de Piracicaba, no ano agrícola de 1978/79, com diferentes números de tratamentos distribuídos em experimentos com número diferente de repetições, de acordo com a disponibilidade de sementes. Os experimentos com as progênies oriundas de cada lote foram assim definidos:

- Experimento 1: delineamento em blocos casualizados, com 36 tratamentos e seis repetições; progênies do lote 1. Esquema IGRS.
- Experimento 2: delineamento em látice 6 x 6, com três repetições, contendo seis parcelas da variedade Centralmex MI-VI como testemunha em cada repetição; os demais tratamentos corresponderam à progênies do lote 1. Esquema IGRS.
- Experimento 3: delineamento em látice 9 x 9, com cinco repetições; progênies do lote 2. Esquema IGR.
- Experimento 4: delineamento em blocos casualizados, com 25 tratamentos e duas repetições; 20 progênies do lote 2 mais cinco tratamentos representados pela variedade Centralmex MI-VI. Esquema IGR.
- Experimento 5: delineamento em látice 10 x 10, com três repetições; progênies do lote 3. Esquema IGC.
- Experimento 6: delineamento em látice 6 x 6, com duas repetições; 33 progênies do lote 3 mais três tratamentos representados pela variedade Centralmex MI-VI. Esquema IGC.
- Experimento 7: delineamento em látice 10 x 10, com três repetições; progênies do lote 4. Esquema S₁.
- Experimento 8: delineamento em látice 6 x 6, com duas repetições; 32 progênies do lote 4 mais quatro tratamentos com a variedade Centralmex MI-VI. Esquema S₁.

Nesses experimentos foram utilizadas parcelas de 5 m, espaçadas por 1 m, com 25 plantas espaçadas de 0,20 m.

As análises da variância foram efetuadas de acordo com o delineamento experimental usado. Porém, como não foi detectada eficiência para o delineamento em látice (Tabela 4), todas as análises foram conduzidas como blocos casualizados. Em cada caso, o número de graus de liberdade de tratamentos foi decomposto para permitir uma análise da variância entre progênies, que constituem a fonte de variação de maior interesse no presente estudo. Assim, o modelo de blocos casualizados para a análise entre progênies utilizado foi o seguinte:

$$y_{ij} = m + p_i + b_j + e_{ij}, \text{ sendo:}$$

y_{ij} : produção de grãos, corrigida para 25 plantas por parcela e umidade 15,5%, da progênie i da repetição j ;

m : média geral das progênies, no experimento;

p_i : efeito aleatório de progênies; $p_i \sim N(0, \sigma_p^2)$;

b_j : efeito aleatório de repetições; $b_j \sim N(0, \sigma_b^2)$;

e_{ij} : erro experimental associado à parcela ij ; $e_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$.

Na correção dos dados de peso de grãos para 25 plantas por parcela e umidade constante de 15,5%, foi utilizada a fórmula que corresponde a uma extensão daquela apresentada por Zuber (1942), incluindo a correção simultânea para teor de umidade e número de plantas.

O esquema para a realização das análises da variância para peso corrigido de grãos está apresentado na Tabela 1, na qual da fonte de variação devido a tratamentos (progênies + testemunhas), somente consta a de progênies.

Em decorrência de os experimentos constarem de diferentes números de tratamentos e repetições para cada método, houve a necessidade de utilizar médias ponderadas na obtenção das estimativas. Primeiramente, foram estimadas as variâncias genéticas entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), através da utilização da esperança dos quadrados médios E (QM) indicados na Tabela 1. Na Tabela 4, estão apresentadas as características gerais de todos os experimentos de avaliação de progênies.

Nos experimentos com testemunha (Tabela 1), o quadrado médio devido a progênies (Q_2) foi calculado com médias de progênies fornecidas pelas análises preliminares.

As estimativas da variância entre progênies ($\hat{\sigma}_p^2$) e respectivo erro $[\hat{V}(\hat{\sigma}_p^2)]^{1/2}$, bem como da variância residual ($\hat{\sigma}^2$), foram obtidas como se segue:

$$\hat{\sigma}_p^2 = (Q_2 - Q_3) / r ; \hat{\sigma}^2 = Q_3 \text{ e}$$

$$\hat{V}(\hat{\sigma}_p^2)^{1/2} = \left[\frac{2}{r^2} \left(\frac{Q_2^2}{n_2 + 2} + \frac{Q_3^2}{n_3 + 2} \right) \right]^{1/2} \text{ (Vello \&}$$

Vencovsky 1974).

Nessas expressões, tem-se:

r, n_2 e n_3 : número de repetições e número de graus de liberdade de progênies e do resíduo, respectivamente;

Q_2 e Q_3 : quadrado médio de progênies e do resíduo, respectivamente (Tabela 1).

Para cada esquema de cruzamentos foi obtida a média ponderada da estimativa da variância genética de progênies, através dos coeficientes (k_1 e k_2) relativos aos dois experimentos em cada esquema. Os coeficientes k_1 e k_2 correspondem ao universo da estimativa do erro da variância de progênies, ou seja:

TABELA 1. Esquema da análise da variância de progênies no delineamento em blocos casualizados.

FV	GL	QM	E(QM)
Blocos	r-1	Q_1	-
Progênies	n-1	Q_2	$\sigma^2 + r\sigma_p^2$
Erro	(r-1)(t-1)	Q_3	σ^2

r : número de repetições;

n : número de progênies avaliadas;

t : número total de tratamentos (progênies + testemunhas).

$$k_1 = \left[\hat{V}(\hat{\sigma}_{p_1}^2) \right]^{-1/2} \text{ e } k_2 = \left[\hat{V}(\hat{\sigma}_{p_2}^2) \right]^{-1/2}$$

onde $\hat{V}(\hat{\sigma}_{p_1}^2)$ e $\hat{V}(\hat{\sigma}_{p_2}^2)$ referem-se às estimativas da variância de progênies dos dois experimentos relativos a cada esquema de cruzamento.

A média ponderada da estimativa da variância genética de progênies ($\hat{\sigma}_{p_{12}}^2$) foi obtida por:

$$\hat{\sigma}_{p_{12}}^2 = (k_1 \hat{\sigma}_{p_1}^2 + k_2 \hat{\sigma}_{p_2}^2) / (k_1 + k_2).$$

Para cada esquema de cruzamento, as estimativas das variâncias fenotípicas de cada experimento ($\hat{\sigma}_{F_1}^2$, $\hat{\sigma}_{F_2}^2$) e os respectivos coeficientes de ponderação (k_1 e k_2), foram calculados através das seguintes fórmulas, conforme Vello & Yencovsky (1974):

$$\hat{\sigma}_{F_1}^2 = \frac{Q_1}{r}; \hat{\sigma}_{F_2}^2 = \frac{Q_1'}{r}; k_1 = \left[\frac{1}{r^2} \frac{(2Q_1^2)}{n+2} \right]^{-1/2}; k_2 =$$

$$= \left[\frac{1}{r^2} \frac{(2Q_1'^2)}{n'+2} \right]^{-1/2}, \text{ onde:}$$

Q_1 e Q_1' : quadrado médio de progênies para cada experimento;

n e n' : número de graus de liberdade para os experimentos 1 e 2;

r e r' : número de repetições para cada experimento.

A estimativa da média ponderada da variância fenotípica ($\hat{\sigma}_F^2$) para cada esquema foi calculada através da seguinte fórmula:

$$\hat{\sigma}_F^2 = (k_1 \hat{\sigma}_{F_1}^2 + k_2 \hat{\sigma}_{F_2}^2) / (k_1 + k_2).$$

A estimativa da variância residual ($\hat{\sigma}^2$) foi obtida pelas estimativas de cada experimento individual, ponderada pelo respectivo número de graus de liberdade, após a aplicação do teste de Bartlett para homogeneidade de variâncias, de acordo com Steel & Torrie (1960).

Levando em consideração o caso particular do método de cruzamento em cadeia, houve ainda a necessidade de realizar uma aproximação ao delineamento I, visando estimar as variâncias genéticas e fenotípicas. Para isso, foi usado o esquema de análise da variância assinalado na Tabela 2, utilizando dados de produção de 53 pares de progênies de irmãos germanos que foram avaliados no experimento 5. Por conseguinte, foi estimada a variância genética entre genótipos ($\hat{\sigma}_G^2$), variância genética entre progênies dentro de genótipos ($\hat{\sigma}_{G(P/G)}^2$), variância fenotípica entre genótipos [$\hat{\sigma}_{F(G)}^2$] e variância fenotípica entre progênies dentro de genótipos [$\hat{\sigma}_{F(P/G)}^2$]. Vale ressaltar que a utilização de somente 53 pares de progênies visou a obtenção de

TABELA 2. Esquema da análise da variância realizada através de aproximação ao delineamento I para peso de grãos (kg/parcela) de pares de progênies de irmãos germanos, obtidas por cruzamento em cadeia (lote 3, experimento 5).

FV	GL	QM	E(QM)
Blocos	r-1*	-	-
Genótipos	n-1	Q ₂	$\sigma^2 + r \sigma_{p/G}^2 + 2r \sigma_G^2$
Progênies/ genótipos	n	Q ₃	$\sigma^2 + r \sigma_{p/G}^2$
Erro	(r-1)(n-1)*	Q ₄ *	σ^2

* valores retirados da análise original em blocos casualizados do experimento 5.

n: número de combinações no cruzamento em cadeia;

Estimativas:

$$\hat{\sigma}_G^2 = \frac{Q_2 - Q_3}{2r}; \quad \hat{\sigma}_{F(G)}^2 = \frac{Q_2}{2r};$$

$$\hat{\sigma}_{p/G}^2 = \frac{Q_3 - Q_4}{r}; \quad \hat{\sigma}_{F(p/G)}^2 = \frac{Q_3}{r};$$

estimativas mais consistentes, pois, na execução dos cruzamentos em cadeia, houve várias quebras nos ciclos, e a seqüência desses cruzamentos foi a que mais se aproximou do esquema IGC, como proposto originalmente por Lonquist (1961).

A partir das estimativas das variâncias genéticas de progênies em todos os esquemas de cruzamento aqui empregados, utilizaram-se relações conhecidas para obtenção das estimativas da variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e dominante ($\hat{\sigma}_D^2$). Foram empregadas relações que, fundamentalmente, representam a tradução de covariância entre parentes em componentes da variância genética (Hallauer & Miranda Filho 1981), conforme mostra a Tabela 3.

Nesta tabela, as relações são idênticas nos lotes 1 e 2, pois ambos referem-se à avaliação de progênies de irmãos germanos, sendo que as progênies S₁ obtidas no lote 1 não foram avaliadas experimentalmente e somente foram utilizadas como unidade de recombinação. A relação referente ao lote 3 aproxima-se daquela de irmãos germanos quando se ignora a relação de parentesco entre progênies; de fato, o parentesco de meios-irmãos entre progênies é dissipado à medida que se aumenta o número de progênies avaliadas. No presente caso, em que não foi possível completar todos os pares de cruzamentos, a aproximação é ainda maior. Finalmente, a relação utilizada para progênies de auto-fecundação só é válida para a restrição de $\bar{p} = 0,5$ sendo \bar{p} a frequência gênica dos locos segregantes (Cockerham 1963); para $\bar{p} \neq 0,5$ o desvio da variância

TABELA 3. Componentes da variância entre progênies, em termos de variância aditiva (σ_A^2) e dominante (σ_D^2) para os diversos esquemas de cruzamento.

Tipo de polinização	Tipo de progênie	Componentes da variância	
		σ_A^2	σ_D^2
Lote 1: planta a planta (cruzamento)	IG	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
Lote 2: planta a planta (cruzamento)	IG	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
Lote 3: em cadeia (cruzamento)	IG	$\sim \frac{1}{2}$	$\sim \frac{1}{4}$
Lote 4: auto-fecundação	S ₁	~ 1	$\frac{1}{4}$

IG: irmãos germanos;

S₁: progênie de auto-fecundação.

aditiva, ao nível de um loco, é $\beta = 2p(1-p)(p-0,5[ad + 1,5(1-2p)d^2])$, onde *a* e *d* referem-se a efeitos genotípicos devidos a homozigotos e heterozigotos, respectivamente (Hallauer & Miranda Filho 1981). Em todos os casos, considerou-se desprezível a variância devida a efeitos epistáticos.

Com base nas relações dadas na Tabela 3, as variâncias aditiva e dominante foram estimadas utilizando-se o processo dos quadrados mínimos ponderados. Partindo do sistema $X\beta = Y$, dado a seguir, os parâmetros foram estimados pela resolução de $X'X\beta = X'Y$.

$$\begin{bmatrix} X \\ 1/2 & 1/4 \\ 1/2 & 1/4 \\ 1/2 & 1/4 \\ 1 & 1/4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta \\ \sigma_A^2 \\ \sigma_D^2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Y \\ \sigma_P^2(1) \\ \sigma_P^2(2) \\ \sigma_P^2(3) \\ \sigma_P^2(4) \end{bmatrix}$$

onde os subíndices (1), (2), (3), (4) referem-se aos diversos esquemas de cruzamento.

A resolução do sistema de equações, dada por $\beta = (X'X)^{-1} X'Y$, forneceu as estimativas de quadrados mínimos de σ_A^2 e σ_D^2 . Utilizando-se a relação σ_D^2/σ_A^2 , da análise global, foram estimadas as contribuições da

variância aditiva e dominante em cada esquema de cruzamento.

Tendo como base as médias ponderadas de produção de grãos das progênies dos lotes 1, 2 e 3 (métodos envolvendo irmãos germanos), foi efetuada a comparação com a média ponderada das progênies oriundas do lote 4 (método de avaliação de progênies S₁) e encontrada a depressão causada pela endogamia em percentagem. Assim, a depressão foi calculada por $d = m_0 - m_1$, sendo *m*₀ a média ponderada de famílias não-endógamas e *m*₁ a média ponderada de famílias endógamas (S₁).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados dos experimentos de avaliação das progênies resultantes dos quatro esquemas de cruzamento estão incluídos na Tabela 4. Como pode ser observado, de uma maneira geral, houve variação significativa a 1% e 5% entre os tratamentos, exceto em um dos experimentos de avaliação de progênies do esquema IGC. Os coeficientes de variação experimental variaram de 12,8% a 22,3%. Os esquemas que utilizaram progênies de irmãos germanos mostraram coeficientes médios (12,8% a 15,3%), enquanto o esquema S₁ apresentou coeficientes de variação experimental considerados altos (21,5% e 22,3%), para a produção de grãos. Entretanto, os maiores valores do coeficiente de variação para progênies S₁ foram relacionados com as menores médias de produção obtidas nos experimentos de avaliação, pois os efeitos residuais foram semelhantes aos dos outros esquemas (Tabela 4), o que equivale dizer que se trata de uma característica desse esquema em decorrência do efeito da endogamia.

Na Tabela 5, estão condensados os resultados da análise da variância considerando o delineamento em blocos casualizados. Os valores da variância residual apresentaram-se homogêneos, conforme o teste de Bartlett ($\chi^2 = 5,114$ n.s.). Na Tabela 5, também são apresentadas as estimativas da variância genética entre progênies e as respectivas médias ponderadas para cada esquema de cruzamento. A maior variância foi apresentada pelo esquema IGRS, no experimento com três repetições ($\sigma_P^2 = 0,325918$), enquanto que a menor estimativa se verificou no experimento com três repetições ($\sigma_P^2 = 0,050125$), relativo ao esquema IGC. O erro das estimativas da variância genética entre

TABELA 4. Caracterização dos experimentos de avaliação de progênieis com relação aos parâmetros: média geral (t/ha), coeficientes de variação (CV) dos delineamentos em blocos casualizados e em látice, quadros médios do resíduo (blocos casualizados) e erro intra-bloco (látice), erro padrão da média, eficiência do látice, número de tratamentos e de repetição e teste F, Piracicaba, 1978/79.

Parâmetros	Exp. 1	Exp. 2	Exp. 3	Exp. 4	Exp. 5	Exp. 6	Exp. 7	Exp. 8
Média geral	7,704	7,028	7,644	7,520	7,776	7,624	4,568	4,882
CV - blocos (%)	15,1	15,3	14,8	12,8	14,1	14,3	22,3	21,5
CV - látice (%)	-	14,9	14,5	-	14,0	14,1	22,1	21,5
Resíduo	0,3389	0,2886	0,3186	0,2273	0,3023	0,2964	0,2584	0,2761
Erro intrabloco	-	0,3128	0,2939	-	0,3594	0,2695	0,2477	0,2682
Erro padrão (m)	0,2377	0,3102	0,2524	0,3372	0,3175	0,3850	0,2934	0,1381
Efic. do látice (%)	-	105,0	103,2	-	101,8	102,4	100,1	100,3
Número de tratamentos	36	36	81	25	100	36	100	36
Número de repetições	6	3	5	2	3	2	3	2
Teste F	2,70**	4,21**	2,52**	2,39**	1,17n.s.	2,08*	3,29**	4,29**

* significativo ao nível de 5% de probabilidade.

** significativo ao nível de 1% de probabilidade.

n.s. = não-significativo

TABELA 5. Resultados da análise da variância para peso de grãos e estimativas da variância genética entre progênieis ($\hat{\sigma}_p^2$) e do erro experimental ($\hat{\sigma}_e^2$) dos experimentos de avaliação das progênieis oriundas dos quatro métodos. Análises como blocos casualizados.

Popul.	Nº rep.	Progênieis			Resíduo			$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_e^2$ ponderada
		GL	SQ	QM	GL	SQ	QM		
Lote 1	6	35	32,0859	0,916740	175	59,3201	0,338972	$0,096295 \pm 3,6028 \times 10^{-2}$	0,153568
Lote 1	3	29	36,7256	1,266400	70	20,2053	0,288647	$0,325918 \pm 1,08416 \times 10^{-1}$	
Lote 2	5	80	63,3628	0,792035	320	101,9451	0,318578	$0,094691 \pm 2,5239 \times 10^{-2}$	0,112273
Lote 2	2	19	11,1170	0,585107	24	5,4558	0,227325	$0,178891 \pm 9,5629 \times 10^{-2}$	
Lote 3	3	99	44,8173	0,452700	198	59,8601	0,302324	$0,050125 \pm 2,3495 \times 10^{-2}$	0,075828
Lote 3	2	32	20,2184	0,631825	35	10,3724	0,296354	$0,167736 \pm 8,4012 \times 10^{-2}$	
Lote 4	3	99	82,6850	0,835202	198	51,1617	0,258392	$0,192270 \pm 4,0112 \times 10^{-2}$	0,218561
Lote 4	2	31	26,5964	0,857948	35	9,6647	0,276134	$0,290907 \pm 1,10377 \times 10^{-1}$	
					1055	317,9852	0,301408*		

Teste de Bartlett (homogeneidade da variância): $X^2 = 5,114$ (n.s.)

* Estimativa média do erro experimental.

progênies apresentou valores mais consistentes para o caso do esquema IGC. A média ponderada dessa variância genética para cada esquema variou de $\hat{\sigma}_p^2 = 0,075828$ para IGC a $\hat{\sigma}_p^2 = 0,218561$ encontrado para o caso do esquema S_1 . Esse maior valor apresentado para as progênies S_1 confirma a maior capacidade dessas famílias na liberação da variância genética, conforme os comentários de Paterniani & Miranda Filho (1978).

Visando estimar os componentes da variância genética para o esquema IGC, a Tabela 6 mostra os resultados da análise da variância e estimativas da variância genética entre genótipos ($\hat{\sigma}_G^2$) e da variância genética entre progênies dentro de genótipos [$\hat{\sigma}_{G(p/G)}^2$]. Como já foi visto, esses valores foram estimados com o auxílio de uma aproximação ao delineamento I (Comstock & Robinson 1948), com a utilização da média de produção de grãos de 53 pares de progênies de irmãos germanos obtidas do experimento 5. Como pode ser observado, a variância genética de progênies dentro de genótipos apresentou-se superior àquela entre genótipos.

Na Tabela 7, estão ordenados os resultados das estimativas da variância genética ($\hat{\sigma}_p^2$), variância residual ($\hat{\sigma}^2$) e variância fenotípica ($\hat{\sigma}_F^2$) entre médias de progênies, bem como os valores esperados da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e dominante ($\hat{\sigma}_D^2$) que se

TABELA 6. Análise da variância entre progênies de irmãos germanos decomposta em genótipos (pares de progênies) e progênies dentro de genótipos, segundo o esquema de cruzamento em cadeia.

FV	GL	QM	E(QM)*
Genótipos Prog./	52	0,483379	$\sigma^2 + 3 \sigma_{p/G}^2 + 6 \sigma_G^2$
genótipos	53	0,389336	$\sigma^2 + 3 \sigma_{p/G}^2$
Resíduo**	198	0,302324	σ^2

* Aproximação ao delineamento I (Comstock & Robinson 1948)

** Extraído do experimento 5 (Tabela 4)

$$\hat{\sigma}_G^2 = 0,015674;$$

$$\hat{\sigma}_{p/G}^2 = 0,029004.$$

expressam em cada caso. Para o caso da $\hat{\sigma}_F^2$, o maior valor voltou a ser apresentado pelas progênies S_1 ($\hat{\sigma}_F^2 = 0,319146$), ao passo que o menor valor foi mostrado pelo esquema IGC no referente às progênies dentro de genótipos ($\hat{\sigma}_F^2 = 0,080563$). Na comparação específica entre os esquemas IGRS e IGR, o primeiro apresentou maiores valores, não só para a variância fenotípica como para o caso da própria variância genética entre progênies. É provável que tal resultado seja consequência de erros associados à amostragem, o que pode ser comprovado pelos erros das estimativas (Tabela 5). O esquema IGC mostrou valor (0,186711) inferior aos demais esquemas de cruzamento.

No referente à variância genética aditiva e dominante, a análise global conduziu à estimativa de $\hat{\sigma}_A^2 = 0,209339$ (kg/5 m²), ou $3,3494 \times 10^{-4}$ (kg/planta), e $\hat{\sigma}_D^2 = 0,037707$ (kg/5 m²), ou $0,6033 \times 10^{-4}$ (kg/planta) (Tabela 7). Esse valor de $\hat{\sigma}_A^2$ foi semelhante ao apresentado por Segovia (1976) para a mesma variedade Centralmex MI-VI, ou seja, $3,89 \times 10^{-4}$ (kg/planta) e inferior à média dos 99 experimentos, cujo valor ($4,691 \times 10^{-4}$) foi mostrado por Hallauer & Miranda Filho (1981).

Quanto à relação de dominância ($d = \hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2$), trata-se de um fator de muita importância, pois reflete o tipo de ação gênica predominante no controle de um determinado caráter. No presente caso, essa relação mostrou valor de $\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2 = 0,180$, na faixa da dominância parcial, cujo valor teórico encontrado por Ramalho (1977) foi $d = 0,103$, considerando uma frequência alélica (p) de 0,5 e grau médio de dominância $\delta/\alpha = 0,5$ (δ e α representam a contribuição dos heterozigotos e homozigotos, respectivamente, na manifestação do caráter). O valor médio encontrado neste trabalho também se aproxima daquele de Goodman (1965), Moll & Robinson (1966) e Gardner (1977), que mostraram valores de 0,12; 0,22; e 0,22, respectivamente. No entanto, foi bem inferior à média dos 99 experimentos (0,9377), conforme Hallauer & Miranda Filho (1981).

De posse dessa relação de dominância e dos coeficientes para cada componente da variância genética, foi possível encontrar os valores esperados da variância genética aditiva e dominante, que seriam obtidos em cada esquema. Para a variância

TABELA 7. Estimativas da variância genética ($\hat{\sigma}_P^2$), variância residual ($\hat{\sigma}^2$), variância fenotípica ($\hat{\sigma}_F^2$), variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e variância genética dominante ($\hat{\sigma}_D^2$) para peso de grãos para os quatro esquemas de cruzamento.

Esquema de cruzamento	$\hat{\sigma}_P^2$	$\hat{\sigma}^2$	$\hat{\sigma}_F^2$	$\hat{\sigma}_A^2$ (kg/5 m ²)	$\hat{\sigma}_D^2$ (kg/5 m ²)
Lote 1 - Esquema IGRS	0,153568	0,301408	0,219820	0,281760	0,050752
Lote 2 - Esquema IGR	0,112273	0,301408	0,187259	0,205994	0,037104
Lote 3 - Esquema IGC	0,075828	0,301408	0,186711	0,139126	0,025060
Genótipos	0,015674	-	0,080563	-	-
Prog./genótipos	0,029004	-	0,129779	-	-
Lote 4 - Esquema S ₁	0,218561	0,301408	0,319146	0,209143	0,037672

Análise global:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 0,209339 \text{ (kg/5 m}^2\text{)} \text{ ou seja } 3,3494 \times 10^{-4} \text{ (kg/planta)}$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = 0,037707 \text{ (kg/5 m}^2\text{)} \text{ ou seja } 0,6033 \times 10^{-4} \text{ (kg/planta)}$$

$$\text{Relação } \hat{\sigma}_D^2 / \hat{\sigma}_A^2 = 0,180124$$

aditiva, o esquema IGRS mostrou o maior valor ($\hat{\sigma}_A^2 = 0,281760$), enquanto que o esquema IGC apresentou o menor ($\hat{\sigma}_A^2 = 0,139126$). Para o caso da comparação dos dois esquemas IGRS e IGR, são válidos os comentários efetuados para $\hat{\sigma}_P^2$ e $\hat{\sigma}_F^2$.

O esquema S₁ mostrou um valor de $\hat{\sigma}_A^2 = 0,209143$, intermediário entre os extremos. No relativo à variância genética dominante, o esquema IGRS mostrou o maior valor ($\hat{\sigma}_D^2 = 0,050752$) ao passo que o menor foi $\hat{\sigma}_D^2 = 0,025060$ apresentado pelo esquema IGC. Os outros dois esquemas situaram-se em magnitudes semelhantes. No entanto, os diferentes resultados obtidos para $\hat{\sigma}_A^2$ e $\hat{\sigma}_D^2$ para os diferentes esquemas de seleção foram devidos a erros aleatórios pois, tendo-se partido de uma mesma população (Centralmex MI-VI) era de se esperar, teoricamente, igualdade entre esses valores.

As estimativas da variância genética, calculadas com dados de um local e um ano, apresentam-se superestimadas em relação a vários ambientes, se for expressiva a interação genótipo x ambiente.

No presente trabalho, foram utilizados dados de apenas uma geração em uma população já em estágio avançado de seleção (seis ciclos de seleção recorrente entre e dentro de famílias de meios-irmãos). Mesmo assim, concluiu-se que a variedade Centralmex ainda é portadora de larga variabilidade genética. Isso foi atestado neste trabalho, através do efeito depressivo da endogamia (39,5%)

nas progênies oriundas do método de auto-fecundação da primeira espiga (esquema S₁), conforme a Tabela 8. Isso mostra que grande parte dos locos controladores do caráter de produção de grãos ainda está em heterozigose e com elevado grau de dominância. Portanto, o grau de depressão por endogamia revela níveis de heterozigose e dominância genética em maior grau do que se pode supor pelas magnitudes relativas da variância genética aditiva e dominante. Deve-se considerar também que as comparações de médias de populações são menos sujeitas a erros aleatórios do que os componentes da variância (Vencovsky 1970). Por seu turno, Mota (1974) relatou um menor valor de depressão pela endogamia (34,3%) em trabalhos com a mesma variedade Centralmex, porém, advinda de quatro ciclos de seleção recorrente entre e dentro de famílias de meios-irmãos. O valor de 39,5% foi ainda superior aos encontrados por West et al. (1980), que mostraram a depressão em progênies S₁ com magnitude de 37% e 29%. Também, aquele valor situou-se em plano mais elevado em relação ao encontrado por Genter (1971), cuja depressão foi de 33%. Pelos resultados obtidos de depressão causada pela endogamia era de se esperar uma amplitude mais pronunciada de $\hat{\sigma}_D^2$, o que iria contribuir para um maior valor da relação $\hat{\sigma}_D^2 / \hat{\sigma}_A^2$ da análise global aqui realizada. Essas possíveis distorções das estimativas podem ter sido influenciadas por fatores, como: a) seleção para prolificidade no es-

TABELA 8. Peso médio de grãos 'em kg/ha' de progênies nos quatro esquemas de seleção e depressão por endogamia de progênies S_1 em relação às demais.

Esquema de cruzamento	Produção kg/ha	Depressão %
Lote 1 - Esquema IGRS	7466	38,87
Lote 2 - Esquema IGR	7596	39,92
Lote 3 - Esquema IGC	7582	39,81
Lote 4 - Esquema S_1	4565	.
Média	7548*	39,53

* Valor médio referente aos lotes 1, 2 e 3.

quema IGRS; b) efeito da endogamia no comportamento de progênies S_1 ; c) erro aleatório associado às estimativas dos componentes da variância; d) restrição de frequência gênica ($\bar{p} = 0,5$) para progênies S_1 .

Por outro lado, a metodologia utilizada de estimativa das variâncias genéticas com o emprego de médias ponderadas para cada grupo de dois experimentos por esquema de seleção, em princípio, chama atenção, em virtude de ter sido detectada homogeneidade das variâncias. Este aspecto justificaria levar em consideração a estimativa média dos efeitos residuais dos oito experimentos de avaliação das progênies. No entanto, o teste de homogeneidade não leva em consideração as variâncias associadas a cada esquema em decorrência da diferente variação dentro de progênies, o que justifica o processo aqui empregado. Entretanto, como alternativa metodológica, em casos semelhantes, pode ser utilizado o método dos quadrados mínimos englobando as variâncias genéticas e quadrados médios residuais, ou mesmo, o método dos quadrados mínimos ponderados em situações semelhantes às do presente trabalho, isto é, diferentes números de tratamentos e de repetições nos experimentos de avaliação de progênies.

CONCLUSÕES

1. Em termos de magnitude da variância genética e variância fenotípica, o método que apresentou

liberação em maior amplitude foi o de avaliação de progênies S_1 . No referente à variância genética aditiva e variância genética dominante, os maiores valores esperados corresponderam ao método de avaliação de progênies de irmãos germanos com auto-fecundação. As diferenças com os demais esquemas foram interpretadas como devidas a erros aleatórios.

2. Foi identificada a aplicabilidade da metodologia utilizada no presente trabalho que se referiu à estimativa das variâncias pelo emprego de médias ponderadas para cada grupo de dois experimentos por esquema de cruzamento. No entanto, o método dos quadrados mínimos envolvendo as variâncias genéticas e residuais de cada experimento individual pode se apresentar como alternativa para resolução.

3. A estimativa da relação $\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2$ mostrou que a maior proporção da variância genética total foi atribuída a efeitos aditivos. No entanto, foram identificadas possíveis causas de distorções dessa e de outras estimativas, que podem ser explicadas através da seleção para prolificidade no esquema de avaliação de progênies de irmãos germanos com auto-fecundação, depressão pela endogamia no comportamento de progênies S_1 , restrição da frequência gênica ($\bar{p} = 0,5$) para progênies S_1 e erro aleatório associado às estimativas dos componentes da variância.

4. A variedade Centralmex ainda é possuidora de variabilidade genética aditiva suficiente para permitir progressos substanciais por seleção recorrente. A estimativa da variância aditiva não diferiu em magnitude daquelas estimadas em ciclos anteriores de seleção por outros autores, na mesma população.

5. Apesar de a variedade Centralmex utilizada ter sido submetida a seis ciclos de seleção recorrente entre e dentro de famílias de meios-irmãos, ainda é possuidora de grande parte dos seus locos em heterozigose e com pronunciado grau de dominância para o caráter produção de grãos. Isso foi detectado em decorrência da forte depressão causada pela endogamia no método que envolveu a avaliação de progênies originadas da auto-fecundação das primeiras espigas (progênies S_1).

REFERÊNCIAS

- COCKERHAM, C.C. Estimation of genetic variance. In: HANSON, W.D. & ROBINSON, H.F., ed. Statistical genetics and plant breeding. Washington, National Academy of Sciences, 1963. p.53-94. (National Research Council, 82).
- COMSTOCK, R.E. & ROBINSON, H.F. Estimation of average dominance of genes. In: GOWEN, J.W., ed. Heterosis. Ames, Iowa State College Press, 1952. p.494-516.
- COMSTOCK, R.E. & ROBINSON, H.F. The components of genetic variances in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics*, Raleigh, 4:254-66, 1948.
- GARDNER, C.O. Quantitative genetic studies and population improvement in maize and sorghum. *Nebraska Agric. Expt. Sta. Bull.*, (5262):1-15, 1977.
- GENTER, C.F. Yields of S_1 lines from original and advanced synthetic varieties of maize. *Crop Sci.*, Madison, 11:821-4, 1971.
- GOODMAN, M.M. Estimates of genetic variance in adapted and exotic populations of maize. *Crop Sci.*, Madison, 5:87-90, 1965.
- HALLAUER, A.R. & MIRANDA FILHO, J.B. Quantitative genetics in maize breeding. Ames, Iowa State University Press, 1981. 468p.
- KEMPTHORNE, O. An introduction to genetic statistics. 2.ed. Ames, Iowa State University Press, 1973. 545p.
- LONNQUIST, J.H. Progress from recurrent selection procedures for the improvement of corn populations. *Nebraska. Agric. Expt. Sta. Res. Bull.*, (197):1-33, 1961.
- MIRANDA FILHO, J.B. & VENCOVSKY, R. Estimativas da variância genética aditiva de diversas populações locais de milho. *Relat. Ci. Inst. Genét. Esc. Sup. Agric. Luiz de Queiroz, Piracicaba*, (6):61-6, 1972.
- MOLL, R.H. & ROBINSON, H.F. Observed and expected response in four selection experiments in maize. *Crop Sci.*, Madison, 6:319-24, 1966.
- MOTA, M.G.C. Comportamento de progênies de meios irmãos e S_1 na variedade de milho (*Zea mays* L.) Centralmex. Piracicaba, ESALQ/USP, 1974. 73p. Tese Mestrado.
- OSÓRIO, E.A. Heterose e influência da ação gênica epistática em cruzamentos intraraciais de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, ESALQ/USP, 1972. 40p. Tese Mestrado.
- PATERNIANI, E. & MIRANDA FILHO, J.B. Melhoria de populações. In: PATERNIANI, E., Coord. Melhoramento e produção do milho no Brasil. Piracicaba, Fundação Cargill, 1978. p.202-56.
- PATERNIANI, E.; ZINSLY, J.R. & MIRANDA FILHO, J.B. Populações melhoradas de milho obtidas pelo Instituto de Genética. *Relat. Ci. Inst. Genét. Esc. Sup. Agric. Luiz de Queiroz, Piracicaba*, (11):108-14, 1977.
- RAMALHO, M.A.P. Eficiência relativa de alguns progressos de seleção intrapopulacional no milho baseados em famílias não endógamas. Piracicaba, ESALQ/USP, 1977. 122p. Tese Doutorado.
- SEGOVIA, R.T. Seis ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos no milho (*Zea mays* L.) Centralmex. Piracicaba, ESALQ/USP, 1976. 98p. Tese Doutorado.
- SEGOVIA, R.T. & PATERNIANI, E. Seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos no milho Centralmex. *Relat. Ci. Inst. Genét. Esc. Sup. Agric. Luiz de Queiroz, Piracicaba*, (9):166-9, 1975.
- SILVA, J.C. & HALLAUER, A.R. Estimation of epistatic variance in Iowa Stiff Stalk Synthetic maize. *J. Hered.*, Washington, 66:290-6, 1975.
- SPRAGUE, G.F. & THOMAS, W.I. Further evidence of epistasis in single and three-way cross yields of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, Madison, 7:355-6, 1967.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. Principles and procedures of statistics with special reference to the biological science. New York, Mc Graw Hill, 1960. 481p.
- STUBER, C.W. & MOLL, R.H. Epistasis in maize (*Zea mays* L.). I - F_1 hybrids and their S_1 progeny. *Crop Sci.*, Madison, 9:124-7, 1969.
- SUBANDI & COMPTON, W.A. Genetic studies in an exotic population of corn (*Zea mays* L.) grown under two plant densities. I. Estimates of genetic parameters. *Theor. Appl. Genet.*, Berlin, 44:153-9, 1974.
- VELLO, N.A. & VENCOVSKY, R. Variâncias associadas às estimativas de variância genética e coeficientes de herdabilidade. *Relat. Ci. Inst. Genét. Esc. Sup. Agric. Luiz de Queiroz, Piracicaba*, (8):238-48, 1974.
- VENCOVSKY, R. Alguns aspectos teóricos e aplicados relativos a cruzamentos dialélicos de variedades. Piracicaba, ESALQ/USP, 1970. 59p. Tese Livre-Docência.
- WEST, D.R.; COMPTON, W.A. & THOMAS, M.A. A comparison of replicated S_1 per se vs reciprocal full-sib index selection in corn. I - Indirect response to population densities. *Crop Sci.*, Madison, 20:35-42, 1980.
- ZUBER, M.S. Relative efficiency of incomplete block designs using corn uniformity trial data. *J. Am. Soc. Agron.*, Madison, 34:30-47, 1942.