

ALTERAÇÕES NA HETEROSE VIA SELEÇÃO INTRA E INTERPOPULACIONAL¹

CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR² e JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO³

RESUMO - Em vista de os resultados experimentais sobre a alteração na heterose via seleção intra e interpopulacional não serem consistentes, o objetivo do presente trabalho foi o de estudar, teoricamente, a alteração esperada na heterose pelos dois tipos de seleção. Para isto, foram obtidas as expressões de alteração de frequências gênicas via seleção interpopulacional e de alteração na heterose via seleção (Δh), em função de frequências gênicas e efeitos genotípicos, segundo o modelo de Falconer. Demonstrou-se que: $\Delta h \approx 2(p-r)d(\Delta p - \Delta r)$. Também para diversas combinações de frequências gênicas de duas populações (p e r) verificou-se que Δh tende a ser negativo para a seleção intrapopulacional e positivo para a seleção interpopulacional, para modelos com dominância completa e sobredominância.

Termos para indexação: frequências gênicas, efeitos genotípicos, populações, dominância, sobredominância.

CHANGES IN HETEROISIS VIA INTRA AND INTERPOPULATION SELECTION

ABSTRACT - In view of the lack of consistency of empirical results on changes in heterosis through intra and interpopulation selection, the objective of the present work was to study, theoretically, the expected changes in heterosis as a result of those two selection schemes. For that purpose, expressions were obtained in order to explain the changes in gene frequencies through interpopulation selection and changes in heterosis (Δh), as a function of gene frequencies and genotypic effect, according to Falconer's model. It was demonstrated that $\Delta h \approx 2(p-r)d(\Delta p - \Delta r)$; also for several combinations of gene frequencies (p and r) of both populations it was showed that Δh has a negative trend for intrapopulation selection and a positive trend for interpopulation selection, for models with either complete dominance or overdominance.

Index terms: gene frequencies, genotypic effects, populations, dominance, overdominance.

INTRODUÇÃO

O relato de Beal (1880) sobre a produtividade de híbridos intervarietais em milho despertou o interesse dos melhoristas para a heterose, pois os híbridos intervarietais foram de 10% a 50% mais produtivos do que as variedades parentais, indicando que o cultivo de híbridos intervarietais era um meio de aumentar a produtividade do milho. Uma série de trabalhos vieram, a seguir, relatando resultados de heterose. Hallauer & Miranda Filho (1981) efetuaram um amplo levantamento abrangendo o período de 1893 a 1978, envolvendo 611 variedades e 1.394 cruzamentos para a produção de grãos. A heterose média, em relação à média dos pais, foi de 19,5%, com amplitude de -3,6% a 72%.

Moll et al. (1962, 1965) verificaram que existe uma estreita relação entre a heterose e a divergên-

cia genética das variedades parentais, mas existe um nível ótimo de diversidade genética para a máxima expressão da heterose, pois esta diminui em cruzamentos muito divergentes. Apesar disso, Cress (1966) concluiu que, embora a heterose seja indicativa de divergência genética entre os progenitores, a inexistência de heterose não implica necessariamente ausência de divergência.

Os resultados experimentais dos efeitos da seleção na heterose não são consistentes. Assim, em trabalhos de seleção recorrente recíproca como os de Gevers (1974) e Hallauer (1977) verificou-se que a heterose diminuiu com a seleção, enquanto que, nos de Eberhart et al. (1973) e Paterniani & Vencovsky (1977), verificou-se aumento da heterose com a seleção. Com a seleção intrapopulacional, verificou-se aumento da heterose em alguns casos (Penny et al. 1962, Walejko & Russell 1977, Russell et al. 1973) e diminuição em outros casos (Penny 1959, Darrah et al. 1978, Genter 1973).

Em vista dos resultados experimentais contraditórios, o presente trabalho tem como objetivo verificar, teoricamente, a alteração esperada na heterose via seleção intra e interpopulacional.

¹ Aceito para publicação em 28 de junho de 1985.

² Eng. - Agr., Dr., Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ/USP), Caixa Postal 83, CEP 13400 Piracicaba, SP. Endereço atual: Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo (CNPMS), Caixa Postal 151, CEP 35700 Sete Lagoas, MG.

³ Eng. - Agr., Dr., ESALQ/USP.

METODOLOGIA

Utilizou-se um modelo genético simples como o de Falconer (1960), no qual as médias, a heterose e suas alterações por seleção são definidas em termos de frequências gênicas e efeitos genotípicos. Considerou-se um modelo somente com efeito aditivo e dominante, pois tem-se constatado que os efeitos epistáticos são negligenciáveis para a produção de grãos de milho (Silva & Hallauer 1975, Stuber et al. 1966).

No modelo utilizado, tem-se que (Falconer 1960):
 p e r: são as frequências dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente;
 q e s: são as frequências dos alelos desfavoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente;
 a e d: metade da diferença entre os dois homozigotos e efeito de dominância, respectivamente;
 $\alpha_1 = a + (q - p) d$, $\alpha_2 = a + (s - r) d$: são os efeitos médios de uma substituição gênica nas populações 1 e 2, respectivamente;
 Δp e Δr : são as alterações em p e r respectivamente, via seleção;
 $h = (p - r)^2 d$: heterose em relação à média dos pais;
 z_1, z_2 : são os coeficientes de seleção associados aos homozigotos dominantes e recessivos respectivamente;
 $\Delta p = z_2 p(1 - p)^2 / 1 - z_2(1 - p)^2$; $\Delta r = z_2 r(1 - r)^2 / 1 - z_2(1 - r)^2$: são as alterações em p e r, respectivamente, via seleção intrapopulacional, com dominância completa;
 $\Delta p = pq(z_2 q - z_1 p) / 1 - z_1 p^2 - z_2 q^2$; $\Delta r = rs(z_2 s - z_1 r) / 1 - z_1 r^2 - z_2 s^2$: são as alterações em p e r, respectivamente, via seleção intrapopulacional, com sobredominância.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Alteração na média e no cruzamento de populações via seleção

Utilizando-se do modelo genético, conforme definido anteriormente, obtém-se:
 $P_{10} = u + (p - q)a + 2pqd$: média da população 1 original;
 $P_{20} = u + (r - s)a + 2rsd$: média da população 2 original;
 $P_{11} \cong P_{10} + 2\Delta p\alpha_1$: média da população 1 após um ciclo de seleção;
 $P_{21} \cong P_{20} + 2\Delta r\alpha_2$: média da população 2 após um ciclo de seleção;
 $F_{10} = 1/2 (P_{10} + P_{20}) + h_0$: média do cruzamento entre as populações 1 e 2 originais;
 $F_{11} \cong F_{10} + \Delta p\alpha_2 + \Delta r\alpha_1$: média do cruzamento entre as populações 1 e 2 após um ciclo de seleção.

Sendo:

$\alpha_1 = \alpha_2 + 2(r - p)d$ e $\alpha_2 = \alpha_1 + 2(p - r)d$, e fazendo-se as substituições, obtém-se:

$F_{11} \cong 1/2 (P_{10} + P_{20}) + \Delta p\alpha_1 + \Delta r\alpha_2 + h_0 + \Delta h$, onde:

$\Delta h \cong 2(p - r) d (\Delta p - \Delta r)$.

Assim, verifica-se que o progresso (Gs) no híbrido será:

$Gsh = F_{11} - F_{10} = \Delta p\alpha_1 + \Delta r\alpha_2 + \Delta h$, ou seja:
 $Gsh = 1/2 (Gs_1 + Gs_2) + \Delta h$, onde Gs_1 e Gs_2 referem-se aos progressos nas populações 1 e 2, respectivamente, e Δh refere-se à alteração na heterose.

Alteração em p e r via seleção interpopulacional

Considerando-se as populações 1 e 2 em equilíbrio de Hardy-Weimberg, no cruzamento entre elas tem-se:

Genótipos*	Frequências genotípicas	Valor seletivo		Contribuição gamética	
		(a)	(b)	(a)	(b)
$A_1 A_2$	pr	1	$1 - z_1$	pr	$pr(1 - z_1)$
$A_1 a_2$	ps	1	1	ps	ps
$A_2 a_1$	qr	1	1	qr	qr
$a_1 a_2$	qs	$1 - z_2$	$1 - z_2$	$qs(1 - z_2)$	$qs(1 - z_2)$

* Os subíndices 1 e 2 representam as populações parentais; (a) e (b): referem-se aos modelos com dominância completa e sobredominância, respectivamente.

Assim, obtém-se, no modelo com dominância completa:

$q' = [qs(1 - z_2) + qr] / 1 - z_2 qs$ e $s' = [qs(1 - z_2) + ps] / 1 - z_2 qs$
 como:

$p' = 1 - q'$ e $r' = 1 - s'$, obtém-se:

$\Delta p = p' - p = z_2 p(1 - p)(1 - r) / 1 - z_2(1 - p)(1 - r)$ e
 $\Delta r = r' - r = z_2 r(1 - r)(1 - p) / 1 - z_2(1 - p)(1 - r)$

No modelo com sobredominância e, fazendo-se as mesmas considerações anteriores, obtém-se:

$q' = [qs(1 - z_2) + qr] / 1 - prz_1 - qsz_2$ e $s' = [qs(1 - z_2) + ps] / 1 - prz_1 - qsz_2$

conseqüentemente:

$\Delta p = p' - p = pq(z_2 s - z_1 r) / 1 - prz_1 - qsz_2$ e
 $\Delta r = r' - r = rs(z_2 q - z_1 p) / 1 - prz_1 - qsz_2$.

Dessa maneira, verifica-se que a alteração, via seleção interpopulacional, em p depende da alteração em r e vice-versa. Considerando-se o modelo com dominância completa, verifica-se que, para $0 < p < 1$, tem-se $\Delta p = 0$ para $r = 1$; e para $0 < r < 1$, tem-se $\Delta r = 0$ para $p = 1$. No modelo com sobredominância, para $0 < p < 1$, tem-se $\Delta p = 0$ para

$z_2s = z_1r$ e para $0 < r < 1$, tem-se $\Delta r = 0$ para $z_2q = z_1p$.

Nas Tabelas 1, 2, 3 e 4, encontram-se os valores esperados de alteração na heterose (Δh) para diversas frequências gênicas nas populações 1 e 2.

Considerando-se a seleção intrapopulacional e um modelo com dominância completa (Tabela 1),

TABELA 1. Alteração na heterose via seleção intrapopulacional. Modelo com dominância completa.

r	p**	Δh^*				
		0,2	0,4	0,6	0,8	1,0
0,1	2,01	7,02	0,50	-18,03	-34,79	
0,2	0,00	0,67	-7,62	-27,49	-46,98	
0,3	0,65	-0,31	-7,66	-26,14	-45,63	
0,4	0,67	0,00	-4,48	-19,66	-37,24	
0,5	-1,82	-0,94	-1,30	-11,92	-26,32	
0,6	-7,62	-4,48	0,00	-5,35	-15,86	
0,7	-16,53	-10,92	-1,40	-1,28	-7,70	
0,8	-27,49	-19,66	-5,35	0,00	-2,58	
0,9	-38,58	-29,23	-10,82	-0,93	-0,36	
1,0	-46,98	-37,24	-15,87	-2,58	0,00	

* Valores devem ser multiplicados por 10^{-3} d. $z_2 = 0,20$.

** p e r = frequências gênicas dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente.

TABELA 2. Alteração na heterose via seleção intrapopulacional. Modelo com sobredominância.

r	p**	Δh^*				
		0,2	0,4	0,5	0,6	1,0
0,1	1,00	-3,91	-13,78	-27,93	-30,99	
0,2	0,00	-4,60	-13,33	-26,34	-35,52	
0,3	-0,64	-1,66	-7,60	-17,83	-26,60	
0,4	-4,60	0,00	-2,14	-8,57	-12,85	
0,5	-13,32	-2,14	0,00	-2,14	0,00	
0,6	-26,34	-8,57	-2,14	0,00	8,57	
0,7	-41,22	-17,83	-7,60	-1,66	14,40	
0,8	-53,33	-26,34	-13,30	-4,60	8,89	
0,9	-55,22	-27,93	-13,78	-3,91	3,44	
1,0	-35,55	-12,85	0,00	8,57	0,00	

* Valores devem ser multiplicados por 10^{-3} d. $z_1 = z_2 = 0,20$.

** p e r = frequências gênicas dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente.

TABELA 3. Alteração na heterose via seleção interpopulacional. Modelo com dominância completa.

r	p**	Δh^*				
		0,2	0,4	0,6	0,8	1,0
0,1	3,37	21,79	38,79	36,61	0,00	
0,2	0,00	8,50	21,88	24,22	0,00	
0,3	2,52	1,83	10,67	14,41	0,00	
0,4	8,50	0,00	4,03	7,87	0,00	
0,5	15,65	1,28	0,83	3,68	0,00	
0,6	21,88	4,03	0,00	1,30	0,00	
0,7	25,21	6,72	0,49	0,24	0,00	
0,8	23,81	7,86	1,30	0,00	0,00	
0,9	15,93	6,07	1,45	0,08	0,00	
1,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	

* Valores devem ser multiplicados por 10^{-3} d. $z_2 = 0,20$.

** p e r = frequências gênicas dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente.

TABELA 4. Alteração na heterose via seleção interpopulacional. Modelo com sobredominância.

r	p**	Δh^*				
		0,2	0,4	0,5	0,8	1,0
0,1	3,47	23,62	35,55	53,7	33,07	
0,2	0,00	10,09	19,99	49,22	53,33	
0,3	2,83	2,52	8,89	42,04	62,55	
0,4	10,08	0,00	2,22	30,88	62,60	
0,5	19,98	2,22	0,00	19,99	55,56	
0,6	30,88	8,49	2,22	15,85	43,64	
0,7	41,22	19,77	8,87	6,08	29,30	
0,8	49,22	30,88	19,99	0,00	15,24	
0,9	53,75	45,85	35,55	8,56	4,39	
1,0	53,28	58,54	55,56	15,24	0,00	

* Valores devem ser multiplicados por 10^{-3} d. $z_1 = z_2 = 0,20$.

** p e r = frequências gênicas dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente.

verifica-se que há tendência de diminuição da heterose. Os valores negativos de Δh ocorrem para os casos onde $p > r$ e tem-se $\Delta p < \Delta r$ e vice-versa, pois acréscimos mais rápidos nas frequências gênicas ocorrem quando estas são relativamente baixas. Os valores positivos ocorrem em uma faixa estreita, e se dá quando $p > r$ e $\Delta p > \Delta r$; isto ocorre

quando r é muito baixo implicando alteração baixa, da mesma maneira que ocorre quando a frequência do gene é muito alta. Tem-se, também, que para $\Delta p = \Delta r$, $\Delta h = 0$.

Para os locos sobredominantes, a seleção intrapopulacional irá favorecer os heterozigotos e a frequência gênica tende para um equilíbrio com valor intermediário, permanecendo os dois alelos na população, com frequência ao redor de 0,5 quando $z_1 = z_2$. Se isto ocorrer para as duas populações, tem-se $p = r$ e $\Delta p = \Delta r$ e, conseqüentemente, $\Delta h = 0$. Para $p = 1$ ou $r = 1$, ocorrem alguns valores positivos de Δh , porque se o alelo está fixado em uma das populações e está com frequência acima de 0,5 na outra, a sua frequência tenderá a diminuir com a seleção. De qualquer maneira, verifica-se que Δh é negativo para a maioria dos casos supostos.

Nas Tabelas 3 e 4, estão as alterações esperadas na heterose, via seleção interpopulacional. Verifica-se que para os dois modelos Δh é positivo para todas as situações consideradas, exceto para igualdade das frequências gênicas nas duas populações.

Mool et al. (1978), utilizando um modelo mais complexo e considerando apenas dominância completa, apresentam resultados semelhantes.

Conforme salientado por Vencovsky (1978), a seleção recorrente recíproca explora a capacidade geral de combinação nos locos sem dominância e nos locos em que as frequências gênicas são iguais nas duas populações. Nos locos com algum grau de dominância e com frequências alélicas contrastantes, a seleção recíproca também explora a capacidade específica de combinação, através dos efeitos gênicos não-aditivos. As relações da seleção recíproca com a variância aditiva e dominante podem ser demonstradas segundo o modelo utilizado no presente trabalho. Assim, o progresso esperado por seleção recorrente recíproca é função linear das variâncias interpopulacionais $\sigma_{A_{12}}^2$ e $\sigma_{A_{21}}^2$, que são homólogas da variância aditiva intrapopulacional. Ao nível de um loco, demonstra-se que:

$$\sigma_{A_{12}}^2 = \sigma_{A_{11}}^2 + 4 \sigma_{D_{11}} [h + (p - r)\alpha_1]; e$$

$$\sigma_{A_{21}}^2 = \sigma_{A_{22}}^2 + 4 \sigma_{D_{22}} [h + (r - p)\alpha_2]$$

onde:

$\sigma_{A_{11}}^2$ e $\sigma_{A_{22}}^2$ são as variâncias genéticas aditivas;

$\sigma_{D_{11}}^2$ e $\sigma_{D_{22}}^2$ são as variâncias genéticas dominantes, nas populações 1 e 2, respectivamente;

h é a heterose em relação à média dos pais.

Miranda Filho (1982) demonstrou, de maneira análoga, que, ao nível de um loco, as diferenças entre as variâncias genéticas aditivas interpopulacionais e as covariâncias genéticas aditivas entre as populações e seus respectivos híbridos são funções das variâncias dominantes intrapopulacionais e da heterose do cruzamento.

Dessa maneira, verifica-se que, realmente, a seleção recorrente recíproca explora a capacidade geral de combinação, através das variâncias genéticas aditivas intrapopulacionais ($\sigma_{A_{11}}^2$ e $\sigma_{A_{22}}^2$), e a capacidade específica de combinação, através dos desvios associados a dominância ($\sigma_{D_{11}}^2$ e $\sigma_{D_{22}}^2$), e capitaliza a heterose (h).

Os resultados experimentais não consistentes com o esperado teoricamente, como os de Gevers (1974) e Hallauer (1977), por seleção recorrente recíproca, e os de Russell et al. (1973) e Penny et al. (1962) com seleção intrapopulacional, podem ser devidos a interações de genótipos por ambientes ou a problemas experimentais na avaliação dos ciclos da seleção.

CONCLUSÕES

1. A expressão da alteração na heterose via seleção recorrente em termos de frequências gênicas e efeitos genotípicos é: $\Delta h \approx 2(p - r)d(\Delta p - \Delta r)$.
2. Verificou-se que Δh tende a ser negativo para a seleção intrapopulacional e positivo para a seleção interpopulacional para modelos com dominância completa e sobredominância, com exceção das situações em que $p = r$ ou $\Delta p = \Delta r$ implicando $\Delta h = 0$.

REFERÊNCIAS

- BEAL, W.J. Indian corn report. s.l., s.ed., 1880. p.287-8. (Mich. Board Agric., 19).
- CRESS, C.E. Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. *Genetics*, 53: 269-74, 1966.
- DARRAH, L.L.; EBERHART, S.A. & PENNY, L.H.

- Six years of maize selection in Kitale II, Ecuador 573 and Kitale Composite A by use of the comprehensive breeding system. *Euphytica*, 27:191-204, 1978.
- EBERHART, S.A.; DEBELA, S. & HALLAUER, A.R. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB₁ maize varieties and half-sib selection in BSSS. *Crop. Sci.*, 13:451-6, 1973.
- FALCONER, D.S. *Introduction to quantitative genetics*. New York, Ronald Press, 1960. 365p.
- GENTER, C.F. Comparison of S₁ and testcross after two cycles of recurrent selection in maize. *Crop Sci.*, 13: 527-7, 1973.
- GEVERS, H.O. Reciprocal recurrent selection in maize under two systems of parent selection. In: GENETIC CONGRESS, 5., South Africa. *Proceedings*... s.l., s.ed., 1974.
- HALLAUER, A.R. Four cycles of reciprocal full-sib selection. Ames, Iowa State Univ., 1977. p.11-3. (Report Mimeographic Library. NCR, 2).
- HALLAUER, A.R. & MIRANDA FILHO, J.B. Quantitative genetics in maize breeding. s.l., Iowa State Univ. Press, 1981. 468p.
- MIRANDA FILHO, J.B. Mating schemes to predict gain on heterosis in reciprocal recurrent selection. *R. bras. Genét.*, 5:745-60, 1982.
- MOOL, R.H.; COCKERHAM, C.C.; STUBER, C.W. & WILLIAMS, W.P. Selection responses, genetic-environmental interactions, and heterosis with recurrent selection for yield in maize. *Crop Sci.*, 18: 641-5, 1978.
- MOLL, R.H.; LONNQUIST, J.H.; FORTUNA, J.V. & JOHNSON, E.C. The relation of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, 52:139-44, 1965.
- MOLL, R.H.; SALHUANA, W.S. & ROBINSON, H.F. Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.*, 2:197-8, 1962.
- PATERNIANI, E. & VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on test crosses of half-sib families. *Maydica*, 22:141-52, 1977.
- PENNY, L.H. Improving combining ability by recurrent selection. In: ANNUAL HYBRID CORN INDUSTRY RESEARCH CONFERENCE, 14. *Proceedings*... s.l., s.ed., 1959. p.7-11.
- PENNY, L.H.; RUSSEL, W.A. & SPRAGUE, G.F. Types of gene action in yield heterosis in maize. *Crop Sci.*, 2:341-4, 1962.
- RUSSELL, W.A.; EBERHART, S.A. & VEGA, U.A. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. *Crop Sci.*, 13: 257-61, 1973.
- SILVA, J.C. & HALLAUER, A.R. Estimation of epistatic variance in Iowa Stiff Stalk Synthetic maize. *J. Hered.*, 66:290-6, 1975.
- STUBER, C.W.; MOLL, R.H. & HANSON, W.D. Genetic variances and interrelationships of six traits in a hybrid population of *Zea mays* L. *Crop Sci.*, 6:541-4, 1966.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: MELHORAMENTO e produção de milho no Brasil. s.l., E. Paterniani, 1978. p.122-201.
- WALEJKO, R.N. & RUSSELL, W.A. Evaluation of recurrent selection for specific combining ability in two open pollinated maize cultivars. *Crop Sci.*, 17:647-51, 1977.