

ESTIMAÇÃO DOS PARÂMETROS GENÉTICOS DA POPULAÇÃO DE ARROZ IRRIGADO CNA-IRAT 4/0/3¹

ORLANDO PEIXOTO DE MORAIS², JOSÉ CARLOS SILVA³, COSME DAMIÃO CRUZ,
ADAIR JOSÉ REGAZZI⁴ e PÉRICLES DE CARVALHO FERREIRA NEVES⁵

RESUMO - A estimação dos parâmetros genéticos de uma população permite obter informações sobre a natureza da ação dos genes envolvidos na herança dos caracteres e estabelecer a base para a escolha dos métodos de melhoramento mais convenientes. Pretendeu-se com o presente trabalho estimar, em relação à população de arroz (*Oryza sativa* L.) CNA-IRAT 4/0/3, os seguintes parâmetros: os componentes relevantes da variância genética, herdabilidade, coeficiente de variação genética, índice de variação, e correlações genéticas entre alguns caracteres de interesse. Os dados foram obtidos de 59 famílias de meios-irmãos autofecundadas e de 60 famílias $S_{0,2}$, avaliadas em Goianira, GO, em blocos ao acaso, com duas repetições. Observou-se que os componentes de variância de natureza não-aditiva não se mostram relevantes quanto a altura de planta, comprimento de panícula e peso de 100 grãos. Quanto a produção de grãos e número de panículas por planta, cujas estimativas de variância dominante se revelam significativas, os coeficientes de herdabilidade e índices de variação são de magnitudes intermediárias a baixas. Apesar disso, podem sofrer, a longo prazo, alterações substanciais em suas médias, uma vez que seus coeficientes de variação genética são de magnitudes elevadas, semelhantes aos das características mais herdáveis.

Termos para indexação: herdabilidade, coeficiente de variação genética, índice de variação, correlações genéticas, *Oryza sativa*.

ESTIMATION OF THE GENETIC PARAMETERS IN THE IRRIGATED RICE POPULATION CNA-IRAT 4/0/3

ABSTRACT - The estimation of genetic parameters of a population helps to elucidate the nature of gene action involved in the inheritance of traits and to establish the basis to choose the most appropriate breeding procedures. The present work aimed to estimate the following parameters for the population CNA-IRAT 4/0/3: components of genetic variance, heritability, coefficient of genetic variation and variation index. The degree of association among some traits was also evaluated. Data were obtained from 59 self pollinated half-sib families and from 60 $S_{0,2}$, evaluated in Goianira, GO, Brazil, in a complete randomized block design with two replications. Non-additive components of genetic variance are not relevant for plant height, panicle length and 100 seed weight. For grain production and panicle number per plant, which show significant estimates for dominante variance, the heritability coefficients and variation indexes are of intermediate to low magnitudes. In spite of these two values, they may suffer substantial modifications in their averages due to their coefficients of genetic variation being as high as those of more heritable traits.

Index terms: heritability, coefficients of genetic variation, variation index, genetic correlations, *Oryza sativa*.

INTRODUÇÃO

O termo parâmetro é utilizado para designar as constantes características de uma população, particularmente média e variância. No caso de populações utilizadas em programas de melhoramento, os parâmetros de interesse são de duas naturezas: genética e não genética. A estimação dos parâmetros genéticos é necessária para: (a) obter informações sobre a natureza da ação dos genes envolvidos na

¹ Aceito para publicação em 21 de agosto de 1996.

Extraído da Tese de Doctor Scientiae do primeiro autor, apresentada à Universidade Federal de Viçosa.

² Eng. Agr., Dr., Embrapa - Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), Caixa Postal 179, CEP 74001-970 Goiânia, GO.

³ Eng. Agr., Ph.D., Prof. Tit., Universidade Federal de Viçosa (UFV), CEP 36570-000 Viçosa, MG.

⁴ Eng. Agr., Dr., Prof. Tit., UFRV.

⁵ Eng. Agr., M.Sc., Embrapa - CNPAP.

herança dos caracteres sob investigação; e (b) estabelecer a base para a escolha dos métodos de melhoramento aplicáveis à população. Ao discutir a estimação de parâmetros genéticos, é preciso, contudo, considerar que as estimativas obtidas só são válidas para a população, da qual o material experimental constitui algum tipo de amostra, e para as condições de ambientes em que o estudo foi conduzido. Assim, quando se pretende estimar, experimentalmente, as variâncias genéticas, tanto os genótipos quanto os ambientes de experimentação devem constituir amostras apropriadas respectivamente da população e da área geográfica de interesse (Cockerham, 1956; Robinson & Cockerham, 1965). Precisa-se ainda considerar que não se consegue estimar o componente da variação genética independentemente do componente devido a interação genótipo x ambiente, quando um simples ensaio é conduzido (Gardner, 1963).

Segundo Allard (1971), deve-se ao biólogo Johannsen a demonstração de que a variação fenotípica, observável, resulta da ação conjunta do genótipo e do ambiente. Com o desenvolvimento da genética quantitativa, conseguiu-se compreender também o componente genotípico da variação fenotípica, o qual, de fato, resulta da ação e da interação entre os genes do mesmo locus ou de loci diferentes.

O primeiro tratamento detalhado de um modelo de herança poligênica foi desenvolvendo em 1904, por Pearson, matemático de formação eclética, que cedo se interessou pela teoria de evolução e, particularmente, pelo estudo dos caracteres de variação contínua (Hill, 1984). A demonstração definitiva, contudo, de que os caracteres quantitativos eram herdados de acordo com a lei mendeliana para os caracteres qualitativos foi fornecida por Nilsson-Ehle (1909) e por East (1910), citados por Cockerham (1956), Strickberger (1985) e Gardner & Snustad (1986). Com a herança poligênica do padrão mendeliano clássico, torna-se mais adequado o estudo da população por meio da estimação de médias e variâncias.

Falconer (1987) comenta que, para os caracteres métricos, as questões primárias da genética são formuladas em termos de variância e seu parcelamento em componentes atribuíveis e diferentes causas. A

primeira partição da variância genética foi feita em 1918, quando se demonstrou que ela encerra três componentes: (1) a variância aditiva, devida aos efeitos médios dos genes; (2) a variância dominante, devida as interações entre alelos do mesmo locus; e (3) a variância epistática, oriunda das interações entre alelos de loci distintos (Fisher, 1984).

Para a compreensão e determinação dos componentes da variância genética, contudo, vários outros trabalhos foram decisivos. Entre eles se destacam as contribuições de Wright (1921a, 1921b), Mather (1949), Cockerham (1954, 1956, 1971, 1983), Horner & Weber (1956), Harris (1964), Weir & Cockerham (1977), Cockerham & Weir (1984) e Wright (1987).

A covariância entre parentes tem sido utilizada na maioria dos métodos de estimação da variância genética e na determinação da proporção que ela representa em relação à variância fenotípica (Cockerham, 1956). Todavia, para tornar a genética quantitativa uma disciplina básica no melhoramento de plantas e animais, foi igualmente importante o desenvolvimento dos delineamentos genéticos e da estatística experimental, pois a estimação dos componentes de variância genética envolve basicamente: (a) a utilização de algum sistema de acasalamento que controle o grau de relacionamento entre as progênies; (b) a avaliação dessas progênies em experimentos, com delineamento estatístico apropriado; (c) a expressão das esperanças dos quadrados médios, fornecidos pela análise da variância, em função dos componentes de variância apropriados; (d) a tradução dos componentes de variância em termos de covariâncias entre parentes, baseando-se no delineamento genético usado; e, finalmente, (e) a expressão das covariâncias entre parentes como funções teóricas de componentes de variância genética (Cockerham, 1963; Dudley & Moll, 1969; Silva, 1974; Hallauer & Miranda Filho, 1981).

Cockerham (1963) definiu delineamento genético como o sistema de acasalamento entre genitores não relacionados, para o desenvolvimento de progênies, e apresentou uma extensiva abordagem sobre os delineamentos até então utilizáveis na estimação de variâncias genéticas. Uma excelente revisão sobre esse assunto é apresentada por Silva (1974) e por Hallauer & Miranda Filho (1981).

Além do cálculo de variâncias genética e de médias, a obtenção de estimativas de outros parâmetros genéticos, como coeficiente de herdabilidade e de variação genética, índice de variação e correlações genéticas, é considerada necessária para se predizer ganhos, avaliar a viabilidade de determinado programa de melhoramento e orientar na adoção da estratégia mais eficiente de seleção (Vencovsky, 1969).

Entre as populações de arroz irrigado, que estão sendo submetidas a melhoramento genético no Brasil pela Embrapa-CNPAP em parceria com várias outras instituições de pesquisa, encontra-se a CNA-IRAT 4/0/3. Foi a primeira população de arroz irrigado sintetizada no País com a utilização da macho-esterilidade genética, para ser empregada como material básico em um programa de seleção recorrente, visando, principalmente, maior rendimento de grãos, além de outras características de interesse. Com o objetivo de realizar uma primeira avaliação do potencial dessa população para fins de melhoramento, foram estimados, neste trabalho, seus parâmetros genéticos em relação à produção de grãos, altura de planta, comprimento de panícula, número de panículas por planta, e peso de 100 grãos.

MATERIAL E MÉTODOS

Sessenta famílias $S_{0,2}$ e 59 famílias $MIS_{0,1}$ resultantes respectivamente da colheita "em bulk" de famílias de irmãos S_1 e de famílias de meios-irmãos, extralidas da população CNA-IRAT 4/0/3, foram avaliadas, juntamente com as variedades genitoras da população, em Goianira, GO, durante o ano agrícola de 1989/90. Os experimentos, um para cada grupo de família, foram instalados, adotando-se o delimitamento de blocos ao acaso, com duas repetições. As parcelas experimentais constituíram-se de uma fileira de 2,5 m de comprimento. Utilizou-se o plantio por muda, na densidade de uma muda por cova, com espaços de 0,10 m entre covas na fileira e 0,30 m entre fileiras.

Em doze plantas férteis e competitivas de cada parcela foram avaliados de acordo com o manual de métodos de pesquisa em arroz (Embrapa, 1977): altura das plantas, número de panículas por planta, comprimento da panícula, peso de 100 grãos e produção de grãos.

Para se estimar os componentes da variância genética, inicialmente suas frações observadas entre ($\sigma^2_{\bar{f}}$) e dentro (σ^2_{df}) de famílias foram expressas como funções de covariância entre parentes. Em seguida, os diferentes ti-

pos de covariância entre parentes foram expressos em termos dos componentes de variação genética que encerravam. Por substituição, pôde-se, finalmente, expressar os quadrados médios das fontes de variação dos experimentos como função desses componentes teóricos de variância genética, adotando-se um modelo sem epistasia (Tabela 1). Na expressão de $\sigma^2_{\bar{f}}$ e σ^2_{df} , em termos de covariância entre parentes, foram utilizados $t = 54,5$ e $t = 41,5$ como o número médio de plantas colhidas por família, durante a multiplicação das famílias de meios-irmãos e de irmãos S_1 , respectivamente.

Em termos médios, a variância entre plantas dentro de parcelas ($\sigma^2_{\bar{f}}$), componente de $\sigma^2_{\bar{f}}$, foi tomada como:

$$\sigma^2_{\bar{f}} = \frac{f \sigma^2_{Gd} + v \sigma^2_{dv}}{f + v},$$

sendo f e v os números de famílias e de variedades genitoras avaliadas por experimento, respectivamente, e σ^2_{dv} o estimador da variância ambiente dentro da parcela.

Como os quadrados médios da Tabela 1 possuem diferentes níveis de precisão (graus de liberdade diferentes) preferiu-se estimar os componentes de variação genética e de ambiente pelo método dos quadrados mínimos ponderados, utilizando o processo iterativo, descrito por Hayman (1960), Mather & Jinks (1971) e Silva (1974), sendo as estimativas finais consideradas como de máxima verossimilhança.

A avaliação da qualidade do ajustamento dos modelos foi feita pelo valor do coeficiente de determinação R^2 , que indica a proporção da variação dos quadrados médios que é explicada pela regressão (Hoffmann & Vieira, 1987), dando-se preferência aos modelos mais simples e de maior R^2 . A relevância das estimativas dos parâmetros, por sua vez, foi determinada pela magnitude de seu desvio padrão, adotando-se o critério de excluir do modelo os componentes diferentes de $\sigma^2_{\bar{f}}$ cujas estimativas não correspondiam a pelo menos duas vezes o seu desvio padrão (El-Rouby et al., 1973).

Para estimação dos componentes de covariância genética, foram, inicialmente, obtidos os produtos médios referentes a todos os pares de características avaliadas, pelo procedimento estatístico descrito por Silva (1974). E baseando-se nas informações de Mode & Robinson (1959), as esperanças de produtos médios e as expressões de covariância genética, entre e dentro de famílias, em função dos seus componentes genéticos, foram consideradas como exatamente equivalentes às desenvolvidas em relação a quadrados médios e a variâncias genéticas. Assim, tudo o que foi desenvolvido em relação a variância foi estendido para covariância, pela simples substituição da palavra variância ou σ^2 por covariância ou σ , e de quadrado médio (QM) por produto médio (PM). A única exce-

TABELA 1. Coeficientes do sistema representativo dos quadrados médios (QM) em função dos componentes^{1/} de variância genética e de ambiente, considerando os dois experimentos em conjunto.

Componentes	σ_A^2	σ_D^2	D ₁	D ₂	H	σ_{dv}^2	σ_e^2	σ_{R1}^2	σ_{R2}^2
Repetição 1 ^{2/}	0,63	0,16	1,27	0,40	0,16	1,0	12,0	840,0	0,0
Família 1	24,92	1,70	37,84	7,31	0,20	1,0	12,0	0,0	0,0
Erro 1	0,63	0,16	1,27	0,40	0,16	1,0	12,0	0,0	0,0
Planta/Família 1	0,74	0,19	1,48	0,46	0,19	1,0	0,0	0,0	0,0
Planta/Varietade 1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,0	0,0	0,0	0,0
Repetição 2 ^{2/}	1,06	0,42	1,48	0,40	0,21	1,0	12,0	0,0	828,0
Família 2	7,39	0,53	7,82	1,19	0,21	1,0	12,0	0,0	0,0
Erro 2	1,06	0,42	1,48	0,40	0,21	1,0	12,0	0,0	0,0
Planta/Família 2	1,24	0,50	1,74	0,47	0,25	1,0	0,0	0,0	0,0
Planta/Varietade 2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,0	0,0	0,0	0,0

^{1/} σ_A^2 = variância aditiva; σ_D^2 = variância dominante, associada aos efeitos de interação entre alelos de um mesmo loco; D₁ = covariância entre os efeitos médios dos alelos e os desvios de dominância dos homocigotos; D₂ = variância dos desvios de dominância dos homocigotos; H = depressão por endogamia elevada ao quadrado; σ_{dv}^2 = variância entre plantas dentro de variedades genitoras da população, tomada como estimadora de variância ambiente dentro de parcela; σ_e^2 = erro entre parcelas; σ_{R1}^2 e σ_{R2}^2 = variâncias devido aos efeitos de repetição nos experimentos 1 e 2, respectivamente.

^{2/} 1: experimento 1 (famílias IS₁₂).

^{2/} 2: experimento 2 (famílias MIS₁₂).

ção se refere à fórmula para estimação da variância de produto médio que, de acordo com Mode & Robinson (1959), é dada por:

$$V(PM) = [(QM_1)(QM_2) + (PM_{12})^2]/(GL + 2),$$

onde os subscritos 1 e 2 se referem às características 1 e 2 e GL corresponde ao número de graus de liberdade associados ao produto médio (PM) ou aos quadrados médios (QM). As variâncias dos quadrados médios foram, de acordo com os mesmos autores, estimados por:

$$V(QM) = 2(QM)^2/(GL + 2).$$

Foram também estimadas, ao nível de famílias e ao nível de plantas dentro de famílias os seguintes parâmetros: coeficiente de variação genética, índice de variação e herdabilidades, conforme Vencovsky (1987). Foram também obtidas, para todos os pares de características, os coeficientes de correlação genética, a partir das estimativas de variância e covariâncias aditivas então disponíveis.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Médias das características

As estimativas de médias das características avaliadas - altura de planta (Alt), comprimento de panícula (CPan), número de panículas por planta (NPan), peso de 100 grãos (P₁₀₀) e produção de grãos por planta (Prod) - encontram-se na Tabela 2, para os dois grupos de famílias avaliadas e para as variedades genitoras da população.

Os coeficientes de variação experimental (CV) encontrados para estas cinco características não di-

vergem dos que são comumente relatados na literatura. Para Prod e NPan já se esperavam coeficientes relativamente mais elevados, uma vez que são características mais sensíveis a variação de ambiente (Jennings et al., 1985) e, conseqüentemente, mais sujeitas a erros experimentais. O quadrado médio de plantas dentro de genitores constituem uma medida da variância devida ao ambiente entre plantas dentro da parcela. A relação entre a raiz quadrada desse quadrado médio e a média das famílias (identificada na Tabela 2 por CV/F, coeficiente de variação ambiental dentro de família e expresso em percentagem) indica que, em termos relativos, o componente ambiente é fortemente decisivo na variação entre plantas dentro de parcelas para as características Prod e NPan e bem menos relevante, quando se consideram os caracteres Alt, CPan e P₁₀₀. Esses dados sugerem que a seleção de plantas dentro de família deve contribuir pouco para a resposta à seleção para Prod e NPan, em relação à resposta oriunda da seleção entre famílias.

Observaram-se diferenças significativas (P < 0,01) entre as médias dos genitores, em relação a todas as características avaliadas, constituindo uma forte evidência de que a população resultante e objeto de estudo também deve apresentar-se variável em relação a estas mesmas características. Esta variabilidade esperada foi também constatada nos dois tipos de famílias, em que o teste F apontou para re-

TABELA 2. Estimativas de médias das variedades genitoras e das famílias, CV (coeficiente de variação experimental) e CV/F (coeficiente de variação ambiente dentro de famílias), relativos a altura (Alt), comprimento de panícula (CPan), número de panículas por planta (NPan), peso de 100 grãos (P_{100}) e produção de grãos por planta (Prod) do experimento 2 - famílias MIS_{0,1} (metade superior) e do experimento 1 - famílias S_{0,2} (metade inferior). Goianira, GO, 1989/90.

Parâmetro	Alt	CPan	NPan	P_{100}	Prod
Média - Genitores	90,88	22,61	5,66	2,60	12,76
Média - Famílias (\bar{F})	96,27	22,66	6,16	2,54	14,45
CV (%)	3,84	3,26	14,01	4,40	13,35
CV/F (%) ¹	4,64	7,14	32,35	4,31	36,63
Média - Variedades	87,16	22,78	5,85	2,54	13,29
Média - Famílias (\bar{F})	92,88	22,62	5,62	2,46	12,55
CV (%)	3,43	3,17	12,69	2,64	12,51
CV/F (%) ¹	4,17	7,57	35,25	6,04	41,39

¹ Obtidos por $[(QM_{pv})^{1/2} / \bar{F}] 100$, sendo QM_{pv} o estimador do quadrado médio entre plantas dentro das variedades genitoras.

jeição da hipótese de nulidade de variância genética entre famílias. Invariavelmente, a razão entre quadrados médios de famílias e quadrados médios de erro entre parcelas (teste F, para $H_0: \sigma^2 = 0$) foi sempre maior nos experimentos com famílias S_{0,2}, o que confirma os resultados esperados de maior proporção de variância entre famílias S_{0,2}, em relação à proporção esperada de variância entre famílias MIS_{0,1}. Também, como se esperava, os quadrados médios observados para plantas dentro de famílias MIS_{0,1} foram, quanto a todas as características, mais elevadas do que os quadrados médios correspondentes, obtidos para a família S_{0,2}. Estas observações evidenciam, antecipadamente, que as respostas à seleção de famílias IS_{0,2} devem ser maiores que as obtidas com seleção de famílias MIS_{0,1}, enquanto a seleção de plantas dentro destas deve mostrar-se mais eficiente do que a seleção dentro do primeiro tipo de família.

Uma produção média de apenas 13,5 g de grãos por planta (média ponderada dos dois experimentos) encontra-se bastante aquém do potencial da plan-

ta do arroz, principalmente sob o sistema de plantio utilizado, em que se transplantou apenas uma muda por cova. Foram, contudo, colhidas várias plantas com produções de grãos superiores a 30 g por planta, evidenciando a possibilidade de se conseguir alterar, positivamente, a média da população, mediante a utilização de técnicas seletivas apropriadas. Ao fazer seleções para produção, precisar-se-á, todavia, empregar procedimentos que evitem resposta correlacionada positiva para altura. Porte alto, mais do que qualquer outra característica, favorece o acamamento (Jennings et al., 1979), causando sérios prejuízos à produção, principalmente em arroz irrigado. Um dos genitores da população em estudo, produtivo e de ampla adaptação (Morais et al., 1981), é a BG90-2, que apresentou porte de 88,6 cm (média dos dois experimentos). Como esta linha apresenta porte considerado adequado para as condições de lavoura irrigada, conclui-se que se deve perseguir, durante o processo de seleção, certa redução da altura de planta da população, cuja média observada foi de 94,5 cm.

Componentes de variância e de covariância genética

Inicialmente procurou-se identificar a importância relativa dos cinco componentes (σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 , D_2 e H) da variância genética (σ_G^2), próprios de um modelo de ação gênica aditivo-dominante, isto é, sem a inclusão dos componentes epistáticos. Verificou-se, contudo, que a matriz $X'D^{-1}X$, onde X é a matriz de constantes da Tabela 1 e D^{-1} , a inversa da matriz diagonal de covariância dos quadrados médios relativos à produção de grãos, apresentava-se como singular, devido a colinearidades de ordem elevada, principalmente entre as colunas (ou linhas) correspondentes aos coeficientes de σ_A^2 e D_2 . Determinando-se os auto valores e os correspondentes autovetores, a eles associados, da referida matriz (Tabela 3), constatou-se que o último autovalor é de grandeza de $5 \cdot 10^{-7}$, realmente muito pequeno, o que explica o caráter singular de $X'D^{-1}X$. Entre os elementos do autovetor associado a esse autovalor, o correspondente a D_2 é o de maior magnitude, e, conseqüentemente, o que mais contribui para valor final de $5 \cdot 10^{-7}$, do menor autovalor. Dessa forma, identificou-se o coeficiente de D_2 como o principal

TABELA 3. Autovalores da matriz $X'D^{-1}X$ e seus autovetores linhas associados, sendo X a matriz de constantes da Tabela 1, e D , a matriz diagonal de covariâncias relativas aos quadrados médios observados em relação à produção de grãos.

Autovalores	Autovetores linhas associados aos autovalores correspondentes aos coeficientes de								
	σ_A^2	σ_D^2	D_1	D_2	H	σ_{dv}^2	σ_e^2	σ_{R1}^2	σ_{R2}^2
157,35	$1,52 \cdot 10^3$	$5,78 \cdot 10^3$	$2,33 \cdot 10^3$	$5,95 \cdot 10^4$	$3,02 \cdot 10^4$	$1,34 \cdot 10^3$	$1,55 \cdot 10^2$	$-4,00 \cdot 10^4$	$1,00 \cdot 10^1$
20,69	$1,14 \cdot 10^2$	$2,05 \cdot 10^3$	$1,77 \cdot 10^2$	$4,17 \cdot 10^3$	$1,10 \cdot 10^3$	$6,02 \cdot 10^3$	$3,43 \cdot 10^2$	$1,00 \cdot 10^1$	$-5,98 \cdot 10^4$
15,53	$4,39 \cdot 10^1$	$7,62 \cdot 10^2$	$6,70 \cdot 10^1$	$1,55 \cdot 10^1$	$4,12 \cdot 10^2$	$2,01 \cdot 10^1$	$5,33 \cdot 10^1$	$-3,73 \cdot 10^2$	$-1,09 \cdot 10^2$
7,33	$-2,63 \cdot 10^1$	$-5,86 \cdot 10^2$	$-4,25 \cdot 10^2$	$-1,05 \cdot 10^1$	$-3,21 \cdot 10^2$	$-1,42 \cdot 10^1$	$8,45 \cdot 10^1$	$-1,70 \cdot 10^2$	$-1,14 \cdot 10^2$
1,06	$-2,28 \cdot 10^1$	$1,50 \cdot 10^1$	$-1,87 \cdot 10^1$	$8,06 \cdot 10^2$	$1,39 \cdot 10^1$	$9,30 \cdot 10^1$	$1,66 \cdot 10^2$	$-1,05 \cdot 10^3$	$-9,02 \cdot 10^4$
$6,65 \cdot 10^{-2}$	$6,19 \cdot 10^1$	$6,10 \cdot 10^1$	$-4,24 \cdot 10^1$	$-1,96 \cdot 10^1$	$1,58 \cdot 10^1$	$-3,88 \cdot 10^2$	$-3,55 \cdot 10^3$	$1,75 \cdot 10^4$	$-1,31 \cdot 10^4$
$3,57 \cdot 10^{-2}$	$-4,45 \cdot 10^1$	$5,80 \cdot 10^1$	$1,72 \cdot 10^1$	$4,25 \cdot 10^1$	$4,27 \cdot 10^1$	$-2,69 \cdot 10^1$	$1,21 \cdot 10^2$	$-1,67 \cdot 10^4$	$-2,66 \cdot 10^4$
$2,15 \cdot 10^{-3}$	$2,89 \cdot 10^1$	$-5,03 \cdot 10^1$	$-2,59 \cdot 10^1$	$4,31 \cdot 10^1$	$6,40 \cdot 10^1$	$-3,31 \cdot 10^2$	$-2,81 \cdot 10^3$	$1,05 \cdot 10^4$	$9,20 \cdot 10^5$
$5,00 \cdot 10^{-7}$	$-1,45 \cdot 10^1$	$-8,00 \cdot 10^2$	$2,40 \cdot 10^1$	$-7,44 \cdot 10^1$	$6,01 \cdot 10^1$	$-4,60 \cdot 10^3$	$-2,20 \cdot 10^4$	$2,80 \cdot 10^5$	$-2,90 \cdot 10^5$

responsável pela singularidade da matriz $X'D^{-1}X$. Constatado esse fato, optou-se pela exclusão de D_2 e pelo ajuste de modelos que contemplavam apenas σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 e H, como componentes genéticos.

Com a eliminação de D_2 , passou-se a contar com uma equação a mais do que o número de incógnitas relatadas na Tabela 1, e teve-se, então, a liberdade de testar modelos alternativos, considerando os erros entre parcela dos dois experimentos como distintos. Assim, em vez de estimar a variância de um erro comum, pôde-se estimar as variâncias de erros específicos para cada experimento (σ_{e1}^2 e σ_{e2}^2). Esses modelos alternativos, em geral, mostraram-se mais apropriados.

Os modelos testados de regressão dos quadrados médios observados em função de componentes de variância genética e de σ_{dv}^2 , σ_{e1}^2 , σ_{e2}^2 , σ_{R1}^2 , σ_{R2}^2 , para as cinco características avaliadas, encontram-se nas Tabelas 4 a 8. Entre os componentes de variância genética, o único que admite sinal negativo é D_1 , por tratar-se de uma covariância entre os efeitos aditivos dos genes e os efeitos de dominância dos homocigotos. Para os demais componentes, estimativa negativa foi considerada uma evidência adicional de inadequação do modelo (Searle, 1971). Em todos os casos, porém, em que se obtiveram estimativas negativas de componentes de variância, não se pôde rejeitar a hipótese de nulidade do seu verdadeiro valor, pela comparação da magnitude das referidas estimativas com a magnitude de seus respectivos desvios-padrão.

O valor de 0,99, ou próximo da unidade para o R^2 do modelo que incluía σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 e H, nas

cinco Tabelas (4 a 8), já era esperado, uma vez que, nesse caso, o número de equações se iguala ao número de incógnitas, o que leva ao ajuste perfeito da equação, sem desvios entre os dados observados e os valores estimados pela regressão. Quando se usam modelos menos parametrizados, surgem, por outro lado, os desvios, mas os valores de R^2 obtidos se situaram acima de 93% sempre que se incluíam, além de σ_A^2 , pelo menos um dos demais componentes genéticos da variação. Observa-se, ainda, nas Tabelas 5, 6 e 8, que, no tocante às características Alt, CPan e P_{100} , os modelos de regressão que se mostraram mais adequados continham apenas σ_A^2 como componente genético, apresentando R^2 de 99, 97 e 99%, respectivamente.

Além dos quatro componentes σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 e H, utilizou-se em alguns modelos σ_D^2 , cujo coeficiente corresponde a soma dos coeficientes de σ_D^2 e H, e representa a variância dominante, quando as frequências gênicas são de 0,5, situação em que D_1 e D_2 se anulam (Weir & Cockerham, 1977; Souza Junior, 1989). Para Prod (Tabela 4) e NPan (Tabela 7), o modelo selecionado contém σ_A^2 e σ_D^2 como componentes genéticos de variação, o que sugere que para estas duas características é possível admitir uma frequência gênica intermediária para, pelo menos, a maior parte dos loci.

Os modelos escolhidos para decomposição da variância genética em seus componentes relevantes estão assinalados nas Tabelas 4 a 8. Nestas tabelas, os valores de R^2 apresentados referem-se aos modelos de regressão que incluem também σ_{dv}^2 , σ_{e1}^2 , σ_{e2}^2 , σ_{R1}^2 e σ_{R2}^2 , além dos componentes genéticos. Na

TABELA 4. Estimativas de componentes de variância genética (σ_G^2), com os respectivos desvios-padrão, referentes à produção de grãos, considerando os seis modelos testados.

Modelo	σ_A^2	σ_D^2	D_1	H	$\sigma_{D^*}^2$ ^v	R ²	Iteração
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1, H)$	8,08 ± 6,46	7,52 ± 12,84	-3,82 ± 4,04	-0,17 ± 22,46	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1)$	8,12 ± 4,72	7,43 ± 5,58	-3,84 ± 3,07	-	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2)$	2,62 ± 0,39	3,61 ± 1,72	-	-	-	0,99	5 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, H)$	3,05 ± 0,73	-	-	10,66 ± 9,74	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_{D^*}^2)$	2,92 ± 0,39	-	-	-	2,24 ± 0,94	0,99	5 ^{av}
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2)$	4,02 ± 0,24	-	-	-	-	0,98	4 ^a

^v $\sigma_{D^*}^2 = \sigma_D^2 + H$ (para p = q = 0,5).

^{av} Modelo selecionado.

TABELA 5. Estimativas de componentes de variância genética (σ_G^2), com os respectivos desvios-padrão, em relação à altura das plantas, considerando os seis modelos testados.

Modelo	σ_A^2	σ_D^2	D_1	H	$\sigma_{D^*}^2$ ^v	R ²	Iteração
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1, H)$	180,22 ± 76,59	-170,30 ± 128,74	-58,66 ± 50,42	279,07 ± 232,95	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1)$	95,88 ± 29,96	-23,39 ± 39,20	-0,16 ± 12,54	-	-	0,98	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2)$	95,42 ± 10,71	-23,08 ± 31,50	-	-	-	0,98	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, H)$	86,79 ± 12,21	-	-	5,53 ± 56,22	-	0,98	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_{D^*}^2)$	95,12 ± 13,73	-	-	-	-13,73 ± 25,00	0,98	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2)$	88,30 ± 1,89	-	-	-	-	0,99	2 ^{av}

^v $\sigma_{D^*}^2 = \sigma_D^2 + H$ (para p = q = 0,5).

^{av} Modelo selecionado.

maioria das vezes não se necessitou realizar mais de uma iteração para se estabilizar o R², mas, em alguns casos, a sua estabilização só foi conseguida após a quarta ou a quinta iteração (Tabela 4). Resultados semelhantes foram encontrados por Silva (1974), em experimentos com milho, que utilizou a estatística χ^2 , como sugere Hayman (1960), em vez de R², para

avaliar o grau de concordância entre os valores observados e estimados.

Na Tabela 9 são apresentadas as estimativas dos parâmetros genéticos obtidas com os modelos selecionados de regressão dos produtos médios em função dos componentes da covariância genética e de covariância devidos a efeitos de ambiente

TABELA 6. Estimativas de componentes de variância genética (σ^2), com os respectivos desvios-padrão, no tocante a comprimento das panículas, considerando os seis modelos testados.

Modelo	σ_A^2	σ_D^2	D_1	H	$\sigma_{D^*}^2$	R ²	Iteração
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1, H)$	3,75 ± 1,81	-7,61 ± 3,16	-1,25 ± 1,16	13,51 ± 5,45	-	0,99	1*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1)$	-0,15 ± 0,89	-0,17 ± 0,99	1,31 ± 0,52	-	-	0,93	1*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2)$	1,96 ± 0,30	-1,03 ± 0,93	-	-	-	0,96	5*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, H)$	1,39 ± 0,27	-	-	2,29 ± 1,63	-	0,97	1*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_{D^*}^2)$	1,74 ± 0,30	-	-	-	-0,13 ± 0,63	0,97	1*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2)$	1,69 ± 0,17	-	-	-	-	0,97	1**

$\sigma_{D^*}^2 = \sigma_D^2 + H$ (para $p = q = 0,5$).

* Modelo selecionado.

TABELA 7. Estimativas de componentes de variância genética (σ^2), com os respectivos desvios-padrão, referentes ao número de panículas por planta, considerando os seis modelos testados.

Modelo	σ_A^2	σ_D^2	D_1	H	$\sigma_{D^*}^2$	R ²	Iteração
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1, H)$	2,34 ± 1,35	-0,28 ± 2,45	-1,33 ± 0,83	3,55 ± 4,06	-	0,99	1*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1)$	1,40 ± 0,81	1,72 ± 0,89	-0,76 ± 0,52	-	-	0,98	1*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2)$	0,30 ± 0,14	1,85 ± 0,86	-	-	-	0,93	2*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, H)$	0,47 ± 0,12	-	-	2,27 ± 1,09	-	0,93	2*
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_{D^*}^2)$	0,35 ± 0,13	-	-	-	1,10 ± 0,42	0,93	2**
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2)$	0,67 ± 0,09	-	-	-	-	0,88	2*

$\sigma_{D^*}^2 = \sigma_D^2 + H$ (para $p = q = 0,5$).

* Modelo selecionado.

($\sigma_{dv}^2, \sigma_{e1}^2, \sigma_{e2}^2, \sigma_{R1}^2, \sigma_{R2}^2$), entre os dez pares possíveis das cinco características avaliadas. Os valores de R² obtidos para os referidos modelos são superiores a 98% e se estabilizaram com uma ou no máximo três iterações.

As estimativas (de máxima verossimilhança, segundo Hayman, 1960) das variâncias e covariâncias aditivas, para as características e pares de características avaliadas, podem ser observadas, em conjunto, na Tabela 10. Todas as estimativas de

variância e as de covariâncias relativas a Prod x NPan, Alt x CPan, Alt x NPan, Alt x P₁₀₀ e CPan x P₁₀₀ superaram os seus respectivos desvios-padrão em mais de duas vezes. São, por conseguinte, as estimativas mais precisas (El-Rouby et al., 1973).

As análises de variância das regressões de quadrados médios e produtos médios apresentam dois graus de liberdade para o resíduo, quando dois componentes genéticos foram incluídos, ou três graus, nos casos em que apenas o componente aditivo es-

TABELA 8. Estimativas de componentes de variância genética (σ_G^2), com os respectivos desvios-padrão, referentes ao número de panículas por planta, considerando os seis modelos testados.

Modelo	σ_A^2	σ_D^2	D_1	H	$\sigma_{D^*}^2$ ^v	R ²	Iteração
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1, H)$	0,073 ± 0,046	-0,046 ± 0,077	-0,012 ± 0,030	0,033 ± 0,141	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2, D_1)$	0,063 ± 0,018	-0,029 ± 0,024	-0,005 ± 0,007	-	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_D^2)$	0,051 ± 0,006	-0,018 ± 0,018	-	-	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, H)$	0,050 ± 0,007	-	-	-0,025 0,034	-	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2, \sigma_{D^*}^2)$	0,055 ± 0,008	-	-	-	-0,018 ± 0,015	0,99	1 ^a
$\sigma_G^2 = f(\sigma_A^2)$	0,045 ± 0,002	-	-	-	-	0,99	1 ^{av}

^v $\sigma_{D^*}^2 = \sigma_D^2 + H$ (para $p = q = 0,5$).

^v Modelo selecionado.

TABELA 9. Estimativas de parâmetros genéticos, com os respectivos desvios-padrão, integrantes dos modelos de regressão, melhor ajustados, de produtos médios, em relação a componentes de covariância genética e de efeitos ambientes.

Características	σ_A	σ_{D^*} ^v	R ²	Iteração
Prod x Alt	3,141 ± 1,927	11,741 ± 4,183	0,99	2 ^a
Prod x Cpan	0,414 ± 0,245	1,555 ± 0,615	0,99	3 ^a
Prod x Npan	0,448 ± 0,175	-	0,99	2 ^a
Prod x P100	0,088 ± 0,049	0,225 ± 0,103	0,99	2 ^a
Alt x Cpan	5,853 ± 0,329	-	0,98	2 ^a
Alt x Npan	-2,357 ± 1,113	6,426 ± 2,270	0,99	1 ^a
Alt x P100	0,211 ± 0,057	-	0,99	1 ^a
CPan x Npan	-0,158 ± 0,103	0,710 ± 0,247	0,98	3 ^a
CPan x P100	0,036 ± 0,008	-	0,98	2 ^a
NPan x P100	-0,036 ± 0,020	0,101 ± 0,042	0,99	2 ^a

^v $\sigma_{D^*} = \sigma_D + H$ (para $p = q = 0,5$).

teve presente. Utilizando-se o teste t com esses graus de liberdade, pode-se rejeitar, ao nível de 5% de probabilidade, as hipóteses de nulidade das variâncias aditivas, referentes a todas as cinco características, exceto NPan, e das covariâncias entre Alt e CPan, Alt e P₁₀₀ e entre CPan e P₁₀₀.

Correlações genéticas, coeficiente de variação genética, índice de variação e coeficientes de herdabilidade

Os coeficientes de correlação genética (Tabela 11) de maiores magnitudes foram observados entre Prod e NPan, Alt e CPan, bem como entre Alt e NPan, sendo as duas primeiras correlações positivas, e a última, negativa. Segundo Jennings et al. (1979, 1985), alguns investigadores argumentam que em alguns cereais o potencial máximo de rendimento seria conseguido com plantas de perfilho único, mas, principalmente em arroz irrigado, a maior capacidade de perfilhamento constitui uma característica desejada em todo programa de melhoramento, visando maior produtividade. Com as densidades elevadas de semeadura normalmente utilizadas, mesmo as variedades altamente perfilhadoras produzem, em média, poucos perfilhos, e, conseqüentemente, poucas panículas por planta, mas geralmente produzem mais grãos por unidade de área do que as variedades pouco perfilhadoras. Isto ocorre porque as variedades perfilhadoras apresentam maior plasticidade em relação às de perfilhamento limitado, no que tange à capacidade de compensar falhas que surgem no estande por razões diversas. Assim,

TABELA 10. Matriz de estimativas de máxima verossimilhança com os respectivos desvios-padrão de variâncias aditivas das características produção de grãos (Prod), altura das plantas (Alt), comprimento das panículas (CPan), número das panículas por planta (NPan) e de peso de 100 grãos (P_{100}) da população de arroz CNA-IRAT 4/0/3.

Características	Prod	Alt	CPan	NPan	P_{100}
Prod	2,924 ± 0,389	3,141 ± 1,927	0,414 ± 0,245	0,448 ± 0,175	0,088 ± 0,049
Alt	3,141 ± 1,927	88,303 ± 1,887	5,853 ± 0,329	-2,357 ± 1,113	0,211 ± 0,057
CPan	0,414 ± 0,245	5,853 ± 0,329	1,690 ± 0,168	-0,158 ± 0,103	0,036 ± 0,008
Pan	0,448 ± 0,175	-2,357 ± 1,113	-0,158 ± 0,103	0,351 ± 0,133	-0,036 ± 0,020
P_{100}	0,088 ± 0,049	0,211 ± 0,057	0,036 ± 0,008	-0,036 ± 0,002	0,045 ± 0,002

TABELA 11. Estimativas de correlação aditiva entre as características produção de grãos (Prod), altura das plantas (Alt) comprimento das panículas (CPan), número de panículas por planta (NPan) e peso de 100 grãos (P_{100}) da população de arroz CNA-IRAT4/0/3.

Características	Alt	CPan	NPan	P_{100}
Prod	0,20	0,19	0,44	0,24
Alt		0,48	-0,42	0,11
CPan			-0,20	0,13
NPan				-0,28

a correlação positiva observada entre produção de grãos e número de panículas por planta favorece a seleção para maior produtividade.

A correlação positiva entre Alt e CPan, por outro lado, prejudicará o melhoramento no sentido de menor porte e panículas maiores. Porte baixo (80 a 90 cm) reduz a susceptibilidade ao acamamento e permite a utilização de técnicas culturais capazes de garantir altas produções, como maior densidade de semeadura e aplicação de maiores doses de fertilizantes, principalmente nitrogenados. Já panículas longas constituem uma característica desejável, embora seja possível obter variedades produtivas, mas que não tenham panículas longas. Neste caso, outras características, como maior densidade de grãos na panícula, grãos mais pesados e maior número de panículas por planta, devem compensar o menor comprimento de panícula. Essa associação compensatória entre os componentes do rendimento é comum em todas as culturas. A correlação entre

altura e produção de grãos é positiva, mas no caso da população em estudo ela se mostrou de baixa magnitude, o que não impedirá a obtenção de respostas divergentes no tocante às duas características. Não há ainda necessidade de grande redução de altura, já que uma resposta à seleção, no sentido do menor porte, de apenas cerca de 6%, em relação à média atual, seria suficiente para se atingir a altura média apresentada pela BG90-2 nos experimentos, a qual pode ser considerada de porte adequado para as condições de lavoura irrigada.

As estimativas referentes aos três parâmetros, coeficiente de variação genética (CVg), índice de variação (q) e coeficiente de herdabilidade (h^2), apresentadas na Tabela 12, evidenciam que, fixando-se as intensidades de seleção, maiores respostas à seleção de famílias devem ser obtidas com famílias $IS_{0,2}$, enquanto a seleção dentro de famílias deverá ser mais efetiva no caso de famílias $MIS_{0,1}$.

Sendo o coeficiente de variação genética definido pela razão, expressa em percentagem, do desvio-padrão genético (aditivo) pela média da população, constitui um indicador valioso da grandeza relativa das mudanças que podem ser conseguidas em cada característica, por meio da seleção. Assim, embora altura seja a característica de maior variância aditiva (Tabela 10), não é nela que necessariamente deverão ser obtidas as maiores respostas à seleção, quando expressas em percentual da média, durante um processo seletivo a longo prazo. Em apenas um ciclo ou nos primeiros ciclos de seleção, a resposta em percentual deverá favorecer a característica altura, pela sua maior herdabilidade, mas, a longo prazo, é possível obter ganhos tão ou mais expressivos

TABELA 12. Médias, coeficientes de variação genética (CV_p), índice de variação (q) e coeficientes de herdabilidade (h^2) em relação às cinco características avaliadas nas famílias MIS_{2,1} (metade superior) e S_{2,2} (metade inferior).

Características	Média			CVg(%)		q		h ² (%)	
	Entre	Dentro		Entre	Dentro	Entre	Dentro	Entre	Dentro
Prod (g)	14,45	6,07	13,16	0,62	0,36	27,85	11,16		
Alt (cm)	96,27	5,01	10,85	1,53	2,25	70,28	83,52		
CPan (cm)	22,66	2,94	6,38	1,24	0,83	60,95	40,96		
NPan (n°)	6,16	4,94	10,69	0,46	0,34	17,25	8,55		
P ₁₀₀ (g)	2,54	4,29	9,29	1,35	1,98	64,53	79,64		
Prod (g)	12,55	13,70	11,70	1,57	0,28	68,73	7,17		
Alt (cm)	92,88	10,18	8,69	4,40	1,74	95,10	75,16		
CPan (cm)	22,62	5,78	4,94	2,61	0,64	87,18	29,28		
NPan (n°)	5,62	10,60	9,06	1,05	0,26	47,30	5,77		
P ₁₀₀ (g)	2,46	8,68	7,42	4,62	1,53	95,52	70,13		

em características como Prod e NPan, cujos coeficientes de variação genética são semelhantes ou superiores aos de altura. Naturalmente, para que isto se verifique, devem-se adotar medidas que previnam a perda de genes favoráveis, que são a fonte primária de variabilidade útil.

A herdabilidade tem, segundo Falconer (1987), duas funções importantes no estudo de um caráter métrico. Em primeiro lugar, sobressai o seu papel preditivo, expressando a confiança do valor fenotípico como estimador do valor genético. Quanto maior a herdabilidade, mais próximo estará a resposta esperada do diferencial de seleção empregado na população avaliada. Assim, no que tange à altura e ao peso de 100 grãos, que apresentaram as maiores estimativas de herdabilidade, a média da população selecionada prediz, com menos erros, a média da população melhorada. Uma segunda função da herdabilidade refere-se à expressão da proporção da variância total atribuível aos efeitos médios dos genes. Neste particular, uma segunda estatística, o índice de variação (q), pode ser utilizado para fornecer informações análogas, quando a variância aditiva é o principal componente de variância genética. Na Tabela 12, observa-se que as características de maior herdabilidade apresentam, também, invariavelmente, maior índice de variação. A correlação entre as estimativas de índice de variação e de herdabilidade foi 0,86 (com 18 graus de liberdade),

o que evidencia a redundância desses dois parâmetros, que pode se tornar ainda maior se se considerar a herdabilidade no sentido amplo. Esta alta correlação entre q e h^2 justifica a observação de Vencovsky (1987) de que, em experimentação com progênies de milho, um valor de q igual ou superior à unidade indica uma situação muito favorável à seleção.

CONCLUSÕES

1. Os componentes de variância de natureza não-aditiva não são relevantes para altura de planta, comprimento de panícula e peso de 100 grãos.
2. Quanto a produção de grãos e número de panículas por planta, a variância dominante mostra-se, juntamente com a variância aditiva, importante como componente da variância genética.
3. Os maiores coeficientes (positivos) de correlação genética são observados entre produção de grãos e número de panículas e entre altura de planta e comprimento de panícula, enquanto a correlação negativa de maior magnitude é constatada entre altura de planta e número de panículas por planta.
4. As características altura de planta e peso de 100 grãos apresentam altos coeficientes de herdabilidade, tanto ao nível de média de família como ao nível de plantas dentro de famílias.
5. Produção de grãos e número de panículas são altamente sujeitas à variação ambiental.
6. A população CNA-IRAT 4/0/3 apresenta alto potencial para fins de melhoramento genético em relação a todas características avaliadas.

REFERÊNCIAS

- ALLARD, R.W. *Princípios do melhoramento genético das plantas*. São Paulo: Edgard Blucher, 1971. 381p.
- COCKERHAM, C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics*, Bethesda, v.39, p.859-882, 1954.
- COCKERHAM, C.C. Covariances of relatives from self-fertilization. *Crop Science*, Madison, v.23, p.1177-1180, 1983.
- COCKERHAM, C.C. Effects of linkage on the covariances between relatives. *Genetics*, Bethesda, v.41, p.138-141, 1956.

- COCKERHAM, C.C. Estimation of genetic variances. In: HANSON, W.D.; ROBINSON, H.F. (Eds). **Statistical genetics and plant breeding**. Washington: National Academy of Science, 1963. p.53-93.
- COCKERHAM, C.C. Higher order probability functions of identity of alleles by descent. **Genetics**, Bethesda, v.69, p.235-246, 1971.
- COCKERHAM, C.C.; WEIR, B.S. Covariances of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. **Biometrics**, Alexandria, v.40, p.157-164, 1984.
- DUDLEY, J.W.; MOLL, R.H. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. **Crop Science**, Madison, v.9, p.257-262, 1969.
- EL-ROUBY, M.M.; MORAYEM, Y.S.; NAWAR, A.A. Estimation of genetic variance and its components in maize under stress and non-stress environments. I. Planting date. **Egyptian Journal of Genetics and Cytology**, Giza, v.2, p.10-19, 1973.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (Goiânia, GO). **Manual de métodos de pesquisa em arroz**. Goiânia, 1977. 106p.
- FALCONER, D.S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa: UFV, 1987. 219p.
- FISHER, R.A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. In: Hill, W. G. (Ed.). **Quantitative genetics**. Part I. Explanation and analysis of continuous variation. New York: Van Nostrand Reinhold, 1984. p.58-92 (Benchmark Papers in Genetics, 15).
- GARDNER, O.G. Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: HANSON, W.D.; ROBINSON, H.F. (Eds). **Statistical genetics and plant breeding**. Washington: National Academy of Science, 1963. p.225-252.
- GARDNER, E.J.; SNUSTAD, D.P. **Genética**. Rio de Janeiro: Guanabara, 1986. 497p.
- HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. Ames: Iowa State University Press, 1981. 468p.
- HARRIS, D.L. Genotypic covariances between inbred relatives. **Genetics**, Bethesda, v.50, p.1319-1348, 1964.
- HAYMAN, B.I. Maximum likelihood estimation of genetic components of variation. **Biometrics**, Alexandria, v.16, p.369-381, 1960.
- HILL, W.G. (Ed.). **Quantitative genetics**. Part I. Explanation and analysis of continuous variation. New York: Van Nostrand Reinhold, 1984. 347p. (Benchmark Papers in Genetics, 15). Apresentação do editor. p.9-10.
- HOFFMANN, R.; VIEIRA, S. **Análise de regressão: uma introdução a econometria**. São Paulo: Hucitec, 1987. 1v.
- HORNER, T.; WEBER, C.R. Theoretical and experimental study of self fertilized populations. **Biometrics**, Alexandria, v.12, p.404-414, 1956.
- JENNINGS, P.R.; COFFMAN, W.R.; KAUFFMAN, H.E. El mejoramiento del arroz. In: TASCÓN, E.J.; GARCIA, E.D. (Eds.). **Arroz: investigación e producción**. Cali: CIAT, 1985. p.205-232.
- JENNINGS, P.R.; COFFMAN, W.R.; KAUFFMAN, H.E. **Rice improvement**. Los Baños: IRRI, 1979. 186p.
- MATHER, K. **Biometrical genetics**. London: Methuen, 1949. 1v.
- MATHER, K.; JINKS, J.L. **Biometrical genetics**. 2.ed. New York: Cornell University Press, 1971. 382p.
- MODE, C.J.; ROBINSON, H.F. Pleiotropism and the genetic variance and covariance. **Biometrics**, Alexandria, v.15, p.518-537, 1959.
- MORAIS, O.P.; SILVA, J.C.; VIEIRA, C.; SOARES, P.C.; GALVÃO, J.D. Adaptabilidade e estabilidade de comportamento de variedades e linhagens de arroz (*Oryza sativa* L.) irrigado em Minas Gerais. **Revista Ceres**, Viçosa, v.28, p.150-158, 1981.
- ROBINSON, H.F.; COCKERHAM, C.C. Estimación y significado de los parámetros genéticos. **Fitotecnía Latinoamericana**, San José, v.2, p.23-38, 1965.
- SEARLE, S.R. **Linear models**. New York: J. Wiley, 1971. 532p.
- SILVA, J.C. **Genetic and environmental variances and covariances estimated in the maize (*Zea mays* L.) variety, Iowa stiff stalk synthetic**. Ames: Iowa State University, 1974. 155p. Tese de Doutorado.
- SOUZA JUNIOR, C.L. de. **Componentes da variância genética e suas implicações no melhoramento vegetal**. Piracicaba: FEALQ, 1989. 134p.

- STRICKBERGER, M.W. *Genetics*. New York: Macmillan, 1985. 842p.
- VENCOVSKY, R. *Genética quantitativa*. In: KERR, W.E. (Org.). *Melhoramento e genética*. São Paulo: Melhoramento, 1969. p.17-38.
- VENCOVSKY, R. *Herança quantitativa*. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (Eds). *Melhoramento e produção de milho*. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.1, p.135-214.
- WEIR, B.S.; COCKERHAM, C.C. Two-locus theory in quantitative genetics. In: POLLAK, E.; KEMPTHORNE, O.; BAILEY JUNIOR, T.B. (Eds). *Proceedings of the international conference on quantitative genetics*. Ames: The Iowa State University Press, 1977. p.247-268.
- WRIGHT, A.J. Covariance of inbred relatives with special reference to selfing. *Genetics*, Bethesda, v.11, p.545-552, 1987.
- WRIGHT, S. Systems of mating. I. The biometric relations between parent and offspring. *Genetics*, Bethesda, v.6, p.111-123, 1921a.
- WRIGHT, S. Systems of mating. II. The effects of inbreeding on the genetic composition of a population. *Genetics*, Bethesda, v.6, p.124-143, 1921b.