

**VIABILIDADE DA SELEÇÃO RECORRENTE
RECÍPROCA EM POPULAÇÕES DERIVADAS
DE HÍBRIDO SIMPLES DE MILHO**

MATHEUS COSTA DOS REIS

2009

MATHEUS COSTA DOS REIS

**VIABILIDADE DA SELEÇÃO RECORRENTE RECÍPROCA EM
POPULAÇÕES DERIVADAS DE HÍBRIDO SIMPLES DE MILHO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas para a obtenção do título de “Doutor”.

Orientador

Prof. Dr. João Cândido de Souza

LAVRAS
MINAS GERAIS – BRASIL
2009

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Reis, Matheus Costa dos.

Viabilidade da seleção recorrente recíproca em populações
derivadas de híbridos simples de milho / Matheus Costa dos Reis . –
Lavras : UFLA, 2009.

81 p. : il.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2009.

Orientador: João Cândido de Souza.

Bibliografia.

1. Progresso genético. 2. Genética quantitativa. 3. Componentes de
variância. 4. Zea mays L.. 5. Variância aditiva. I. Universidade Federal
de Lavras. II. Título.

CDD – 633.153

MATHEUS COSTA DOS REIS

**VIABILIDADE DA SELEÇÃO RECORRENTE RECÍPROCA EM
POPULAÇÕES DERIVADAS DE HÍBRIDO SIMPLES DE MILHO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas para a obtenção do título de “Doutor”.

APROVADA em 15 de junho de 2009.

Prof. Dr. Magno Antônio Patto Ramalho	UFLA
Dra. Maria Elisa Ayres G. Z. Paterniani	IAC
Dr. Eduardo Sawazaki	IAC
Prof. Dr. Renzo Garcia Von Pinho	UFLA

Prof. Dr. João Cândido de Souza
UFLA
(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

A Deus,
por realizar um sonho

OFEREÇO

“O esforço dos filósofos tende a compreender
o que os contemporâneos se contentam em viver.”
(Nietzsche)

Aos meus pais José Vicente e Ana Dulce.
À minha esposa Sarah.
Ao meu filho Murilo em especial.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, José Vicente e Ana Dulce, pelo apoio durante toda a minha trajetória estudantil, pela confiança depositada e pelo amor incondicional.

À minha esposa, Sarah, pelo incentivo e apoio nos momentos difíceis, pelo amor e carinho.

Às minhas irmãs, Cláudia e Cristiana, e ao meu cunhado, Marcel, pelo incentivo e confiança.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade concedida.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro e pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor e orientador João Cândido, pela orientação, conhecimentos transmitidos, paciência e excelente convivência.

Ao professor Magno, pelo seu exemplo de profissionalismo, pela dedicada co-orientação e pelo incentivo a buscar sempre mais conhecimento.

Aos membros da banca, pela disponibilidade e sugestões apresentadas.

Aos professores das disciplinas cursadas, pela valiosa contribuição na minha formação.

Aos colegas do grupo de melhoramento de milho, pela colaboração, presença nos momentos difíceis e alegria nas árduas tarefas.

Aos colegas do GEN.

Aos funcionários do DBI, Elaine, Heloíza, Zélia, Rafaela, Irondina, Léo e Lindolfo, pela prazerosa convivência e disponibilidade.

Aos demais que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho

MUITO GRATO!

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	i
ABSTRACT	iii
CAPÍTULO 1.....	1
1 Introdução Geral	2
2 Referencial Teórico.....	5
2.2 Seleção recorrente.....	10
2.3 Componentes genéticos de variâncias e covariâncias.....	14
2.4 Progresso esperado com a seleção recorrente interpopulacional	19
3 Referências Bibliográficas	23
CAPÍTULO 2: Progresso genético em híbridos interpopulacionais de milho	29
1 Resumo	30
2 Abstract.....	31
3 Introdução	32
4 Material e Métodos	34
5 Resultados e Discussão	38
6 Conclusões.....	43
7 Referências Bibliográficas.....	44
CAPÍTULO 3: Estimativas de componentes genéticos de variância e respostas à seleção recorrente em populações derivadas de híbridos simples de milho	47
1 Resumo	48
2 Abstract.....	50
3 Introdução	52
4 Material e Métodos	54
5 Resultados e Discussão	59
6 Conclusões.....	77

7 Referências Bibliográficas	78
------------------------------------	----

RESUMO

REIS, Matheus Costa dos. **Viabilidade da seleção recorrente recíproca em populações derivadas de híbrido simples de milho.** 2009. 81 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.*

Na condução de um programa de seleção recorrente, é fundamental saber se o progresso genético foi alcançado e se há variabilidade genética para futuros ciclos. Sendo assim, o presente trabalho foi realizado com o objetivo de, em uma primeira etapa, avaliar o progresso genético entre o ciclo 0 (C0) e ciclo 2 (C2), e, na segunda etapa, estimar componentes genéticos de variância e covariâncias, respostas com a seleção e a heterose para as populações originais (C0) e do terceiro ciclo (C3) de um programa de seleção recorrente recíproca modificada. Na safra 2005/06 foram avaliados os híbridos interpopulacionais dos ciclos 0, 1 e 2, os híbridos simples parentais e o híbrido duplo de F₁, em blocos casualizados com 10 repetições. Na safra seguinte, somente os híbridos interpopulacionais dos ciclos 0 e 2 foram avaliados no mesmo delineamento, em 80 repetições. Para a execução da segunda etapa, foram obtidas progênes de meios-irmãos intrapopulacionais (P₁₁ e P₂₂) e interpopulacionais (P₁₂ e P₂₁) das populações 1 e 2 nos ciclos 0 e 3. Na safra 2007/08, cada tipo de progênie foi avaliada em látice triplo 10 x 10, em dois locais, no município de Lavras, MG. Os tipos de progênes de ambas as populações foram arranjados em faixas em um experimento para cada ciclo. Uma amostra equitativa de sementes de cada progênie foi utilizada para representar as populações *per se* e o híbrido interpopulacional dos C0 e C3, que foram avaliados nas mesmas condições, em blocos ao acaso, com dez repetições. A partir das esperanças dos quadrados médios foram estimados os componentes genéticos de variância e covariância, que permitiram estimar as respostas esperadas com três métodos de seleção recorrente: intrapopulacional (HSS), intra e interpopulacional (THS) e recíproca (RRS). O progresso genético por ciclo obtido até o C2 foi de 7,9% para peso de espigas despalhadas, 3,5% para prolificidade, -12,8% para porcentagem de espigas doentes e -3,0% para nota de doenças. As populações C0 e C3 apresentaram estimativas de variância aditiva intra e interpopulacional de grande magnitude, evidenciando que o processo seletivo não reduziu a variabilidade genética. A decomposição da variância aditiva interpopulacional na variância

* Comitê orientador: João Cândido de Souza – UFLA (Orientador) e Magno Antônio Patto Ramalho – UFLA (Coorientador).

dos desvios aditivos intra e interpopulacionais (σ_r^2) e na covariância entre esses desvios e seus efeitos aditivos intrapopulacionais (Cov_{At}) indicou que as populações 1 e 2 são divergentes e presença de dominância para peso de espigas despalhadas. Para as características altura de plantas e nota de doenças, esses componentes podem ser desconsiderados devido ao fato de o efeito aditivo intrapopulacional explicar a maior parte da variação. As estimativas da σ_r^2 elevaram-se com o processo seletivo, correspondendo ao que era esperado. Entretanto, as estimativas da Cov_{At} foram sempre negativas quando se esperava que fosse positiva para a população de maior média para o caráter e negativa para a de menor média. As respostas esperadas indicam que a THS, com a população 1 como testadora, seria mais apropriada se as populações forem utilizadas em um programa de obtenção de híbridos de linhagens. A RRS mostrou-se mais eficiente para o melhoramento do híbrido interpopulacional e HSS e THS foram igualmente eficientes e superiores que os demais para o melhoramento intrapopulacional, considerando a mesma população de referência. A resposta para peso de espigas despalhadas após três ciclos de RRS foi de 4,53% por ciclo no híbrido interpopulacional, -1,25% na população 1 e 2,55% na população 2. A heterose na média parental elevou-se de 12,3% no C0 para 24,9% no C3. Do exposto, conclui-se que a RRS é eficiente em populações derivadas de híbridos simples e que as populações envolvidas apresentam potencial para programas de seleção recorrente.

ABSTRACT

REIS, Matheus Costa dos. **Viability of reciprocal recurrent selection in populations derived from single-cross maize hybrids.** 2009. 81 p. Thesis (Doctoral in Genetics and Plant Breeding) – Federal University of Lavras, Lavras, MG. *

In a recurrent selection program it is primordial to know whether genetic progress has been reached and the existence of genetic variability for future selection cycles. Thus, this work was carried out to evaluate the genetic progress up to C2, on a first stage, and to estimate genetic variance and covariance components, responses to selection and heterosis for populations of C0 and C3 of a reciprocal recurrent selection program, on a second stage. On agricultural season 2005/06 interpopulation crosses of C0, C1 and C2, single-cross parental hybrids and double-cross F₁ were evaluated in randomized complete blocks with ten replications. On the next agricultural season only interpopulation crosses of C0 and C2 were evaluated in the same experimental design with 80 replications. For the second stage, one hundred genotypes that produced both intra- and interpopulation half-sib progenies of each population (1 and 2) of C0 and C3 were sampled. On agricultural season 2007/08, each progeny type was evaluated in a 10 x 10 triple lattice at two locations in Lavras, MG. The progenies types from each cycle were arranged in split-blocks. An equal seed sample of each progeny contributed to represent the populations *per se* and the interpopulation crosses of C0 and C3, which were evaluated in randomized complete blocks with ten replications in the same conditions. All the genetic variance and covariance genetics components were estimated from expected mean squares. These genetic components of C3 were used to estimate responses to reciprocal (RRS), intrapopulation (HSS) and test cross half-sib (THS) recurrent selection in interpopulation crosses, populations *per se* and, to determine heterosis. Realized responses to RRS and heterosis change were also obtained. The estimates of genetic progress up to C2 per cycle were 7.9% (or 0.7 t/ha) for unhusked ear yield, 3.5% for prolificacy, -12.8% for percentage of diseased ears and -3.0% for disease scores. Estimates of additive genetic variance both intra- and interpopulation were of great magnitude for populations of C0 and C3, showing that the selective procedure did not reduce genetic variability. The partitioning of interpopulation additive genetic variance in to genetic variance of deviations

* Guidance Committee: João Cândido de Souza – UFLA (Major Professor) and Magno Antônio Patto Ramalho – UFLA (Co-Adviser).

from inter- and intrapopulation additive effects (σ_r^2) and covariance between of these deviations with intrapopulation additive effects (Cov_{At}) indicated that populations 1 and 2 are divergent and presence of dominance for unhusked ear yield. For plant height and disease scores these components can be disregarded because most part of variation was explained by intrapopulation additive effect. The estimates of σ_r^2 was raised by the selective process as expected. However, the estimates of Cov_{At} were always negative when it was expected to be positive for the population with higher mean and negative for the population with lower mean. The expected responses to recurrent selection indicated that THS with population 1 as tester would be more appropriated if populations were used for a hybrid breeding programs from inbred lines. RRS showed more efficiency to breed interpopulational hybrid whereas HSS and THS were equally efficient but superior to RSS for improvement of populations *per se*. The realized response to for unhusked ear yield after three cycles of RRS was $4.5\%.\text{cycle}^{-1}$ in the interpopulation hybrid (direct response), -1.25 and $2.55\%.\text{cycle}^{-1}$ on population 1 and 2 (indirect responses), respectively. Mid parent heterosis elevated from 12.3% on C0 to 24.9% on C3. It was concluded that RRS is efficient in populations derived from single-cross hybrids and the populations used in this study present potential to recurrent selection programs.

CAPÍTULO 1

1 INTRODUÇÃO GERAL

A seleção recorrente recíproca é um esquema cíclico proposto para explorar todos os tipos de ação gênica responsáveis pela heterose. Sua característica mais importante é o melhoramento simultâneo das populações *per se* e do híbrido entre estas. Desse modo, a finalidade das populações melhoradas pode ser o híbrido interpopulacional para utilização direta como cultivar e também como fontes de linhagens para o desenvolvimento de híbridos (Hallauer & Miranda Filho, 1988). Vasta é a literatura disponível a respeito dos diferentes métodos, sobre as comparações entre eles e sobre a eficiência da seleção recorrente recíproca (Hallauer, 1992; Souza Júnior, 1999). Contudo, há ainda algumas questões que merecem esforços científicos para gerar informações sobre este esquema seletivo interessante, mas pouco empregado nos programas de melhoramento de milho.

Na maioria dos casos, a seleção recorrente recíproca foi empregada com populações obtidas a partir de um grande número de genitores (sintéticos, variedades e compostos), ficando a indagação de como seria o comportamento de populações obtidas de poucos genitores. Dentre essas populações, chamam a atenção aquelas derivadas de híbridos simples comerciais, pois apresentam as vantagens de ampla adaptação e alto potencial produtivo, já que tais híbridos só são recomendados se apresentarem alto rendimento em um grande número de ambientes. Aliado a isso, esses híbridos são altamente heterozigóticos, gerando populações S_0 com grande variabilidade genética. Desse modo, associam dois importantes aspectos para a escolha de uma população, visando melhoramento genético, média alta e variabilidade genética. Nos poucos relatos a esse respeito, foram observadas respostas realizadas com a seleção satisfatórias (Coors, 1999; Raposo & Ramalho, 2004).

Outro ponto muito importante da seleção recorrente recíproca é a eficiência de seleção simultaneamente nas populações *per se* e no híbrido interpopulacional. Alguns relatos demonstraram que uma das populações envolvidas e o híbrido interpopulacional atingiam taxas adequadas de melhoramento em detrimento do fato de a outra população não alcançar os mesmos patamares com a seleção (Souza Júnior, 1999), o que pode comprometer a utilização dessas populações em programas de obtenção de híbridos de linhagens.

Para permitir a integração entre a seleção recorrente e programas de híbridos de linhagens, um método modificado intermediário entre seleção intrapopulacional e interpopulacional denominado *testcross half-sib selection* foi proposto por Souza Júnior (1993). Neste esquema, a população com menor valor médio para o caráter é utilizada como testadora de ambas as populações. Os resultados desse estudo teórico mostraram que a eficiência do método proposto, assim como as causas do insucesso dos métodos anteriores, pode estar relacionada com a magnitude relativa de novos componentes genéticos de variâncias e covariâncias sugeridos, os quais estão envolvidos nas respostas esperadas com seleção recorrente intra e interpopulacional. O mesmo autor ainda sugeriu que trabalhos práticos fossem realizados com as populações originais (C0) e de ciclos avançados (Cn), no intuito de verificar as magnitudes e as alterações de tais componentes e respostas à seleção para os diferentes métodos.

Sendo assim, o presente trabalho foi realizado com os objetivos de apresentar resultados da resposta realizada com a seleção recorrente recíproca em populações derivadas de híbridos simples no decorrer de três ciclos; estimar os componentes genéticos de variâncias e covariâncias das populações originais (C0) e do ciclo 3 (C3) e, a partir desses componentes para as populações do C3, estimar respostas esperadas nas populações *per se*, no híbrido entre estas e na

heterose para um próximo ciclo com a seleção recorrente recíproca (RRSHS), com a *testcross half-sib selection* (THS) e com a seleção recorrente intrapopulacional (HSS).

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Milho híbrido

O termo híbrido pode ser definido como a geração F_1 ou a primeira geração proveniente do cruzamento entre variedades de polinização aberta, linhagens endogâmicas ou outras populações geneticamente divergentes (Borém, 1998). Entre as contribuições da ciência para a humanidade, o milho híbrido se destaca, tendo permitido expressivos aumentos na produtividade dessa importante gramínea em todo o mundo e com repercussão em todas as espécies cultivadas (Hallauer, 1990).

A estimativa dessa contribuição tem sido foco de estudos de várias pesquisas em todo o mundo (Pixley, 2006). Para a agricultura norte-americana, vários foram os trabalhos que visavam quantificar o progresso genético, devido à introdução do milho híbrido (Russel, 1984; Duvick, 1994; Troyer, 2006). Segundo este último autor, a produtividade média passou de 1,5 t/há, nos anos de 1930, quando o milho híbrido tornou-se disponível comercialmente para 10,0 t/ha em 2005, com 22% a menos de área plantada. No decorrer desse tempo, o aumento da produtividade foi de 63,1 kg/ha/ano, no período de 1930 a 1960, associada aos híbridos duplos; de 110,4 kg/ha/ano, no período de 1960 a 1999, associada aos híbridos simples e de 207,2 kg/ha/ano, no período de 1995 a 2004, associada aos híbridos transgênicos (Figura 1).

O sucesso dos programas de melhoramento de milho no Brasil também foi expressivo, mostrando-se superior a 1% ao ano. Esse crescimento fica evidenciado nos resultados apresentados na Tabela 1, envolvendo trabalhos conduzidos utilizando algumas metodologias de estimativa de progresso genético.

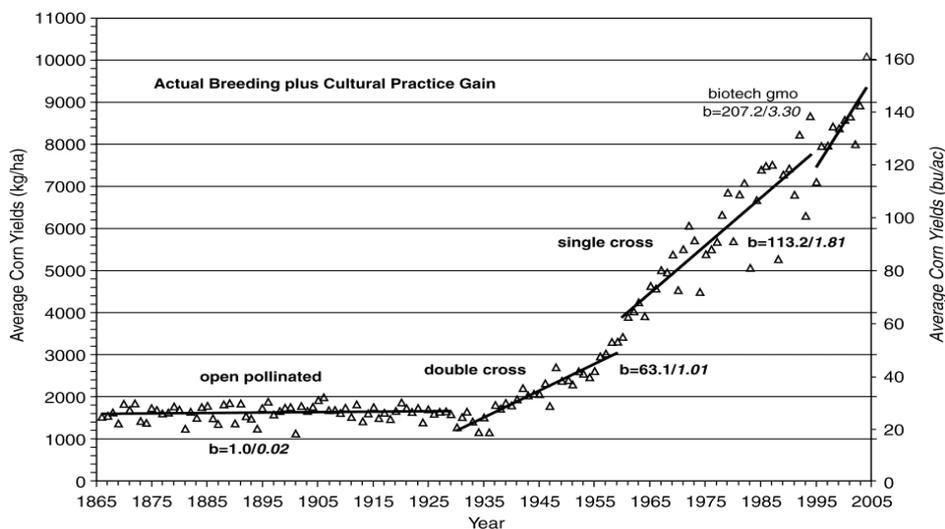


FIGURA 1 Produtividade média de milho e tipos de híbridos norte-americanos, 1865 a 2004. Fonte: Troyer, 2006.

TABELA 1 Estimativa do progresso genético com a cultura do milho no Brasil.

Anos	Aumento de produtividade (kg/ha/ano)	Autores
1964-1983	72-109 (PE) ^{1/}	Vencovsky et al., (1986)
1946-1986	60 (PG)	Paterniani (1990)
1970-1990	31-51 (PG)	Araujo (1995)
1964-1993	123 (PE)	Fernandes & Franzon (1997)
1998-2002	175 (PG)	Storck et al., 2005

^{1/} PE – peso de espigas; PG – peso de grãos.

É evidente que essas estimativas se devem também à modernização da cultura, bem como ao desenvolvimento e à adoção de novas práticas culturais. A contribuição genética para o aumento de produtividade foi objeto de alguns estudos e, de acordo com Duvick (2005), estima-se que o ganho genético seja responsável por 50% a 60%. Contudo, deve ficar claro que as práticas culturais e

o melhoramento genético interagem de tal forma que nenhum deles alcançaria tais progressos isoladamente.

Utilizando as propriedades da distribuição normal e considerando uma amostra de 400 híbridos simples, Wricke & Weber (1986) relataram que, nessa condição, o melhor híbrido simples deve ter desempenho de 2,97 desvios padrões acima da média. Também foi demonstrado que o melhor híbrido simples teria desempenho superior de 2,9%, em relação ao melhor híbrido triplo e de 6,78% acima do melhor híbrido duplo. Os mesmos autores, investigando os resultados envolvendo cinco experimentos, constataram que, em dois experimentos, os híbridos simples foram mais produtivos, superando os híbridos triplos em 5% e os híbridos duplos em 7%. Em um experimento, os híbridos simples e triplos não diferiram entre si e esses superaram em produtividade os híbridos duplos em 3,5%. Nos outros dois experimentos, os híbridos triplos foram os mais produtivos, superando os híbridos simples em 1,5% e os híbridos duplos em 1,0%. De acordo com os relatos acima, fica evidente que a diferença de produtividade entre híbridos simples, triplos e duplos não é expressiva.

Outros trabalhos relatam a comparação entre os híbridos simples e duplos, com relação à produtividade de grãos (Becker & Leon, 1988; Troyer & Rocheford, 2002; Carvalho et al., 2002; Guillen-Portal et al., 2003; Machado et al., 2008). Os resultados apontam maior produtividade de grãos aos híbridos simples, que foi, em média, 5% superior aos híbridos duplos.

Considerando que, para o produtor, o custo das sementes de híbridos simples e triplos é pelo menos 90% maior que as dos híbridos duplos, é de se esperar que a adoção dos últimos seja consideravelmente maior, uma vez que não diferem tanto em produção. Contudo, a adoção de híbridos simples e triplos vem crescendo e atingiu 71,8% das cultivares disponíveis na safra 2008/09, mostrando uma tendência na agricultura brasileira e a necessidade de aprimoramento nos sistemas de produção para explorar o potencial genético

dessas sementes (Cruz & Pereira Filho, 2008). O interesse das empresas do setor em se concentrarem nestes tipos de híbridos se torna mais evidente quando se verifica o custo de produção de sementes híbridas de milho. Sabe-se que a difusão é o componente mais oneroso. Como esse custo é praticamente o mesmo para os diferentes tipos de híbridos, é mais vantajosa para as empresas a comercialização de híbridos simples e triplos.

Segundo a Associação Paulista de Produtores de Sementes - APPS (2009), a taxa de utilização de sementes certificadas na cultura do milho é de 82%, restando apenas 18% da área plantada com sementes de baixo potencial de produção, como variedades locais não melhoradas e segunda geração de híbridos comerciais. Diante da ampla adoção de sementes certificadas e tendo a maior parte das cultivares disponíveis elevado potencial genético, por que a produtividade média brasileira de milho, de 3,5 t/ha, na safra 2008/2009, (Companhia Nacional de Abastecimento - Conab, 2009) é tão baixa? A razão disso é que a maior parte da área plantada utiliza sistemas de produção com baixo nível de tecnologia, caracterizada pela agricultura familiar e, conseqüentemente, esses produtores estão impossibilitados de se beneficiarem do potencial genético das sementes que utilizam.

Isso pode gerar um ciclo vicioso em que se gasta cada vez mais com sementes mais caras, impostas pelo mercado, reduzindo o lucro líquido desses produtores. Contudo, deve ficar claro que os programas comerciais, para não dizer industriais, de melhoramento de milho devem continuar seu processo que tanto beneficiam os produtores com maior nível de tecnologia e promovem com grande eficiência o progresso genético para essa cultura.

Como a política agrícola brasileira não visa subsidiar os produtores da mesma forma como ocorre nos países desenvolvidos, a diminuição dos custos com sementes está entre as alternativas para promover o aumento da produtividade de milho no Brasil. Assim, espera-se que o capital economizado

com sementes seja transferido para investimentos em tecnologia nos sistemas de produção e também que as propriedades de agricultura familiar que ainda não se beneficiam do fenômeno da heterose tenham acesso às sementes híbridas.

Uma alternativa para reduzir o custo das sementes híbridas seria por meio do emprego de gerações derivadas de híbridos simples comerciais. Sabe-se que uma população $F_2=S_0$ de um híbrido simples está em equilíbrio de Hardy Weinberg para múltiplos locos, ou seja, a partir da geração S_0 , se ela for cruzada ao acaso, as frequências alélicas e genotípicas mantiverem-se inalteradas (Wricke & Weber, 1986). Desse modo, o híbrido obtido a partir do cruzamento de gerações S_0 s de dois híbridos simples deve ter comportamento idêntico ao oriundo do cruzamento das gerações F_1 s dos respectivos híbridos simples.

Apesar de serem poucos os trabalhos em que foram obtidos híbridos a partir de gerações S_0 s de híbridos simples, o desempenho foi similar ao obtido quando foram utilizadas as gerações F_1 s, como teoricamente era previsto (Sánchez, 1988; Souza Sobrinho et al., 2002). Os resultados obtidos por Souza Sobrinho et al. (2002) tornam-se ainda mais expressivos por terem sido obtidos de 279 observações, em que a produção média de grãos foi de 8,19 t/ha e de 8,18 t/ha para híbridos duplos resultantes do cruzamento $S_0 \times S_0$ e $F_1 \times F_1$, respectivamente.

Esta estratégia tem, entre suas vantagens, não ser necessária a multiplicação das linhagens e a obtenção dos respectivos híbridos simples anualmente, reduzindo o custo de produção de sementes. Além disso, é possível que os próprios agricultores produzam as suas sementes. No entanto, uma vez adotada, esta estratégia limita futuros aumentos de produtividade de grãos, a não ser que sejam utilizadas novas combinações de híbridos simples que originem híbridos de S_0 superiores em produtividade de grãos ou que sejam empregados métodos de seleção recorrente nas populações derivadas dos híbridos simples.

2.2 Seleção recorrente

A expressão “seleção recorrente” foi proposta por Hull (1945) para designar que o processo de seleção é cíclico. Nesse método de melhoramento, o objetivo é aumentar a frequência de alelos favoráveis, mantendo um nível satisfatório de variabilidade genética para posterior seleção. Cada ciclo envolve três fases de condução, de acordo com esta sequência, exceto para o método de seleção massal: 1) desenvolvimento de progênies (meios-irmãos, irmãos germanos, S_1 , S_2); 2) avaliação dessas progênies em experimentos com repetições, de forma que as melhores possam ser selecionadas com base nos caracteres de interesse e 3) intercruzamento das progênies selecionadas para formar a nova população para o próximo ciclo de seleção (Hallauer & Miranda Filho, 1988).

Os esquemas de seleção recorrente são classificados em duas categorias: seleção recorrente intrapopulacional (SRIntra) e seleção recorrente interpopulacional (SRInter), também denominada de seleção recorrente recíproca (RRS). Na SRIntra, uma população é melhorada de forma independente, não sendo avaliado seu comportamento em cruzamento com outras populações. Após cada ciclo de seleção, além de se obter uma população melhorada, amostras de plantas podem ser autofecundadas sucessivamente, produzindo novas linhagens que podem ser incluídas em programas paralelos para a produção de híbridos comerciais.

Já a RRS, sugerida por Comstock et al. (1949), tem como objetivo o melhoramento da geração F_1 do cruzamento de duas populações. Na implementação desse processo, os genótipos de duas populações são avaliados em cruzamentos recíprocos e a recombinação dos genótipos superiores é feita dentro de cada população, mantendo as suas identidades (Souza Júnior, 2001). Por isso, na RRS se torna necessária a obtenção de dois tipos de progênies,

interpopulacionais (avaliação) e intrapopulacionais (recombinação). Dessa forma, busca-se o melhoramento das populações *per se* e da heterose que se manifesta nos cruzamentos, utilizando a capacidade geral e específica de combinação (Keeratinijakal & Lamkey, 1993). Segundo Hallauer & Miranda Filho (1988), esses métodos de seleção que dão ênfase aos cruzamentos são de interesse, devido à importância da heterose no milho híbrido. Desse modo, a finalidade das populações melhoradas pode ser o híbrido interpopulacional para utilização direta como cultivar e também como fontes de linhagens para o desenvolvimento de híbridos (Hallauer & Miranda Filho, 1988). Especificamente neste trabalho, maior atenção será dispensada ao método interpopulacional, por ter sido ele o empregado.

Devido ao longo prazo e à quantidade de cruzamentos manuais, algumas alterações do método original proposto por Comstock et al. (1949) foram elaboradas no intuito de obter maiores ganhos esperados por tempo de duração dos ciclos ou por aumentar a intensidade de seleção. Hallauer & Eberhart (1970) propuseram o uso de progênies de irmãos completos obtidos em plantas prolíficas (RRSFS). Paterniani & Vencovsky (1977, 1978) propuseram o uso de cruzamentos testes com progênies de meios-irmãos (RRSTS) e o uso de progênies de meios-irmãos obtidos de plantas prolíficas (RRSHSPP), respectivamente.

A metodologia de Hallauer & Eberhart (1970) é baseada em pares de plantas, o que torna necessário fazer muitas anotações e a perda de uma espiga autofecundada causa a perda do par do cruzamento, reduzindo a quantidade de material avaliado. O uso de *testcross* de meios-irmãos na avaliação e de meios-irmãos para recombinação (Paterniani & Vencovsky, 1977) faz com que os ganhos com a seleção sejam muito baixos. O uso de plantas prolíficas para a obtenção de meios-irmãos (Paterniani & Vencovsky, 1978) é um processo relativamente fácil, pois as progênies podem ser obtidas de forma simples e

existe a possibilidade de completar um ciclo por ano, contudo, o ganho é baixo, já que também são utilizadas as progênies de meios-irmãos na recombinação. É oportuno comentar que esses esquemas que utilizam meios-irmãos como unidade de recombinação apresentam a vantagem de manter maior tamanho efetivo das populações, quando comparados a outros esquemas, na mesma intensidade de seleção (Hallauer & Miranda Filho, 1988).

Os esquemas em que se utilizam progênies de meios-irmãos e de irmãos germanos como unidades de seleção exploram as mesmas quantidades de variâncias aditivas, quando são utilizadas progênies S_1 na unidade de recombinação. O desvio fenotípico de médias de progênies de irmãos germanos é superior ao de meios-irmãos e a resposta à seleção com o esquema de meios-irmãos é superior à de irmãos germanos. Contudo, quando se utilizam progênies de irmãos germanos, é necessária apenas a metade da área para avaliação requerida com progênies de meios-irmãos. Portanto, no esquema com progênies de irmãos germanos, pode-se avaliar o dobro de progênies, considerando a mesma área experimental, sendo possível duplicar a intensidade de seleção. Assim, o esquema seletivo com progênies de irmãos germanos pode ser superior ao de progênies de meios-irmãos (Souza Junior, 2001).

Souza Júnior (1987) propôs um método de seleção recorrente recíproca baseado em progênies de meios-irmãos obtidas alternadamente de plantas S_0 e S_1 (RRSHSSoS₁), em que as fase de recombinação e obtenção das progênies para o próximo ciclo são realizadas ao mesmo tempo. Esse método permite a conclusão de um ciclo por ano, se houver a possibilidade de realização da recombinação no período de inverno. As comparações teóricas feita pelo autor mostraram maior eficiência do método proposto em relação aos métodos RRSFS e RRSHSPP.

Dessa forma, a utilização das modificações nos métodos de RRS permite superar as barreiras técnicas que existiam ao uso da RRS em programas comerciais de melhoramento de milho. A integração entre os programas de

seleção recorrente recíproca e de obtenção de híbridos de linhagens ganha mais força com estudos mostrando claramente que os ganhos em produtividade com a utilização do milho híbrido nos campos comerciais norte-americanos têm sido atribuídos ao aumento na média dos pais, pois a heterose tem se mantido relativamente constante (Troyer, 1999, 2006).

Contudo, em diversas situações, esses métodos de seleção interpopulacional têm elevado significativamente a resposta no híbrido interpopulacional e em uma das populações, com resposta não satisfatória ou mesmo negativa na outra população (Souza Júnior, 1999). Nesta revisão, ficou claro que havia mais dificuldades para a aplicação da RRS em programas comerciais do que simples questões práticas. Isso seria um empecilho genético, pois o desempenho das linhagens depende diretamente do desempenho das populações das quais foram extraídas (Bison, 2001).

Observações a respeito desse problema já tinham sido relatadas anteriormente (Martin & Hallauer, 1980; Moll & Hanson, 1984). Com isso, uma nova proposta de modificação ao método original foi sugerida (Souza Júnior, 1993), denominada *testcross half-sib selection* (THS). Esse método consiste em utilizar a população com menor média com testadora de ambas as populações. Assim, são avaliadas progênies interpopulacionais (*testcross*) e progênies de meios-irmãos intrapopulacionais (*half-sib*). Comparações teóricas demonstraram que este método foi mais eficiente que a RRS e a HSS em melhorar híbrido interpopulacional; tão eficiente quanto a HSS e mais eficiente que a RRS em melhorar a população com menor frequências de alelos favoráveis; menos eficiente que HSS e tão eficiente quanto RRS em melhorar a população com maior frequência desses alelos e mais eficiente que a HSS e menos eficiente que a RRS em elevar a heterose.

Essas comparações só foram possíveis com a decomposição da variância genética aditiva interpopulacional na variância dos desvios aditivos intra por

interpopulacionais (σ_{τ}^2) e na covariância entre esses desvios e os efeitos aditivos intrapopulacionais (Cov_{At}) (Souza Júnior, 1993). Neste relato, o autor sugeriu que dados práticos fossem utilizados para a obtenção dessas estimativas, com populações originais e de ciclos avançados para verificar a magnitude e as alterações nas estimativas desses componentes e também nas respostas esperadas com a seleção para os diferentes métodos. Infelizmente, os relatos que utilizaram esta metodologia para estimar os componentes genéticos utilizaram apenas as populações originais (Arias & Souza Júnior, 1998; Raposo & Ramalho, 2004; Silva, 2006). Apenas um dos relatos apresentou as respostas esperadas para os diferentes métodos e os resultados divergiram do estudo teórico, revelando que a THS seria tão eficiente quanto a RRS e não mais eficiente, e mesmo assim foi utilizada a população com maior média para o caráter peso de espigas (Arias & Souza Júnior, 1998).

2.3 Componentes genéticos de variâncias e covariâncias

As estimativas de componentes genéticos de variâncias são de grande utilidade para fins de melhoramento, pois permitem a obtenção de estimativa da herdabilidade e ganhos genéticos esperados com a seleção. O esclarecimento desses componentes permitiu que se tomassem decisões com bases científicas sobre como melhorar a eficiência dos processos seletivos existentes, contribuindo decisivamente para o sucesso alcançado pelos melhoristas.

As alternativas para a obtenção das estimativas desses componentes de variância são detalhadas em algumas publicações (Hallauer & Miranda Filho, 1988; Wricke & Weber, 1986; Kearsey & Pooni, 1998). Hallauer & Miranda Filho (1988) realizaram um levantamento dos principais trabalhos que utilizaram essas metodologias envolvendo várias populações de milho em equilíbrio ou com frequência alélica 0,5. Esses autores constaram que, para a produtividade de grãos, a estimativa variância genética aditiva média $\hat{\sigma}_A^2 = 469,1 \pm 174,3$

(g/planta²) foi superior à estimativa média da variância de dominância $\hat{\sigma}_D^2 = 286,6 \pm 210$ (g/planta²). Também relataram que, desconsiderando a ligação e a epistasia, a variância genética aditiva foi responsável por 61,2% da variação genética presente nas populações de milho e que, embora fosse detectada dominância em várias oportunidades, o grau médio de dominância foi de 0,6, indicando a presença de dominância parcial no controle desse caráter.

O que foi mencionado anteriormente tem significado para o melhoramento intrapopulacional. Entretanto, o melhoramento interpopulacional vem recebendo atenção até mesmo superior ao intrapopulacional. Por essa razão, alguns trabalhos foram realizados visando o conhecimento dos componentes da variância genética interpopulacional (Vencovsky et al., 1988). Em um desses trabalhos, Souza Júnior (1989) demonstra que a variância genética que se expressa quando do cruzamento de duas populações 1 e 2 (σ_{G12}^2) é fornecida pela expressão:

$$\sigma_{G12}^2 = 1/2(\sigma_{A12}^2 + \sigma_{A21}^2) + \sigma_{D12}^2$$

em que

σ_{A12}^2 e σ_{A21}^2 são as variâncias genéticas aditivas interpopulacionais, tendo as populações 1 e 2 como parentais femininos, respectivamente;

σ_{D12}^2 é a variância genética dominante interpopulacional.

Os componentes interpopulacionais também podem ser expressos em função da magnitude das frequências alélicas das duas populações envolvidas e do tipo de interação alélica.

Considerando apenas um loco com dois alelos, tem-se:

$$\sigma_{A12}^2 = 2p(1-p) [a + (1-2r)d]^2; \sigma_{A21}^2 = 2r(1-r) [a + (1-2p)d]^2 \text{ e } \sigma_{D12}^2 = 4pqrsd^2.$$

Nessas expressões, p e r referem-se às frequências dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente; q e s às frequências dos alelos

desfavoráveis nas mesmas condições; a é a contribuição dos locos em homozigose e d é o valor genotípico dos heterozigotos.

Algumas estimativas das variâncias aditivas ao nível interpopulacional obtidas com populações de milho brasileiras estão apresentadas na Tabela 2. Verifica-se a existência de variabilidade genética aditiva em âmbito interpopulacional equivalente à existente em nível intrapopulacional, conforme os resultados apresentados anteriormente por Hallauer & Miranda Filho (1988).

TABELA 2 Estimativas das variâncias genéticas aditivas interpopulacionais, para a produtividade de grãos e de espigas despalhadas (g/planta)² em populações de milho.

Populações	$\hat{\sigma}_{A12}^2$	$\hat{\sigma}_{A21}^2$	$\hat{\sigma}_{A(12)}^2$	¹ Referências
Esalq-VF1 x Esalq-VD2	258,5	205,1	231,3	Paterniani & Vencovsky, 1978
Piramex x Cateto	236,1	79,9	158,0	Miranda Fº & Paterniani, 1983
Piranão VD2 x Piranão VF1	358,4	126,1	242,2	Martins, 1986
BR-106 x BR-105	281,4	522,4	401,8	Arias, 1995; Takeda, 1997
S ₀ AG9012 x S ₀ C333	517,4	111,2	314,3	Raposo & Ramalho, 2004

$$^1 \hat{\sigma}_{A(12)}^2 = \frac{1}{2} (\hat{\sigma}_{A12}^2 + \hat{\sigma}_{A21}^2).$$

As variâncias genéticas aditivas interpopulacionais foram posteriormente decompostas por Souza Júnior (1993), em:

$$\sigma_{A12}^2 = \sigma_{A11}^2 + \sigma_{A22}^2 + 4\text{Cov}_{(A1\tau12)}$$

$$\sigma_{A21}^2 = \sigma_{A22}^2 + \sigma_{A11}^2 + 4\text{Cov}_{(A2\tau21)}$$

em que

σ_{A11}^2 e σ_{A22}^2 são as variâncias genéticas aditivas intrapopulacionais das populações 1 e 2, respectivamente;

$\sigma_{\tau_{12}}^2$ e $\sigma_{\tau_{21}}^2$ são as variâncias dos desvios dos efeitos aditivos inter e intrapopulacionais utilizando as populações 1 e 2 como parentais femininos, respectivamente;

$Cov_{(A_1\tau_{12})}$ e $Cov_{(A_2\tau_{21})}$ são as covariâncias genéticas dos efeitos aditivos intrapopulacionais com os desvios dos efeitos aditivos inter e intrapopulacionais, tendo as populações 1 e 2 como parentais femininos, respectivamente.

Esses componentes também podem ser expressos em função das frequências e interações dos alelos das duas populações envolvidas, ou seja:

$$\begin{aligned}\sigma_{A_{11}}^2 &= 2pq[a + (1-2p)d]^2; & \sigma_{A_{22}}^2 &= 2rs[a + (1-2r)d]^2 \\ \sigma_{\tau_{12}}^2 &= 8pq(p-r)^2 d^2; & \sigma_{\tau_{21}}^2 &= 8rs(p-r)^2 d^2\end{aligned}$$

$$Cov_{(A_1\tau_{12})} = 2pq(p-r)[a + (1-2p)d]d; \quad Cov_{(A_2\tau_{21})} = 2rs(r-p)[a + (1-2r)d]d.$$

Observa-se que os componentes $\sigma_{\tau_{12}}^2$, $\sigma_{\tau_{21}}^2$, $Cov_{(A_1\tau_{12})}$ e $Cov_{(A_2\tau_{21})}$ dependem da diversidade genética, ou seja, diferença nas frequências alélicas (p-r) das populações utilizadas e do nível de dominância (d) dos caracteres e, portanto, estão relacionados com a heterose (Falconer & Mackay, 1996). Dessa forma, para p>r, tem-se $Cov_{(A_1\tau_{12})}>0$ e $Cov_{(A_2\tau_{21})}<0$ e vice-versa para p<r. Portanto, essas covariâncias serão positivas para a população com maior frequência média de alelos favoráveis e negativas para a de menor frequência. Se, eventualmente, as duas populações não foram divergentes p=r, as covariâncias e as variâncias genéticas dos desvios dos efeitos aditivos serão iguais a zero.

Estimativas dessas variâncias e covariâncias podem ser obtidas com o uso de progênies de meios-irmãos intra e interpopulacionais originadas do mesmo genótipo (planta ou linhagem) tomado aleatoriamente nas duas populações. Análises de variância das progênies intra e interpopulacionais e análises de covariância entre elas são necessárias para estimar as variâncias genéticas intrapopulacionais ($\hat{\sigma}_{P_{11}}^2$ e $\hat{\sigma}_{P_{22}}^2$) e interpopulacionais ($\hat{\sigma}_{P_{12}}^2$ e $\hat{\sigma}_{P_{21}}^2$),

e as covariâncias genéticas entre as progênes intra e interpopulacionais ($C\hat{O}V_{(P1P12)}$ e $C\hat{O}V_{(P2P21)}$). Assim, com essas estimativas, é possível estimar todas as variâncias e covariâncias de acordo com as seguintes expressões:

$$\begin{aligned}\sigma_{A11}^2 &= [4/(1+F)] \hat{\sigma}_{P11}^2; & \sigma_{A22}^2 &= [4/(1+F)] \hat{\sigma}_{P22}^2, \\ \sigma_{A12}^2 &= [4/(1+F)] \hat{\sigma}_{P12}^2; & \sigma_{A21}^2 &= [4/(1+F)] \hat{\sigma}_{P21}^2, \\ \sigma_{\tau12}^2 &= [4/(1+F)] [\hat{\sigma}_{P12}^2 - 2C\hat{O}V_{(P1P12)} + \hat{\sigma}_{P11}^2]; & \sigma_{\tau21}^2 &= [4/(1+F)] [\hat{\sigma}_{P21}^2 - 2C\hat{O}V_{(P2P21)} \\ & & & + \hat{\sigma}_{P22}^2],\end{aligned}$$

$Cov_{(A1\tau12)} = [2/(1+F)] [C\hat{O}V_{(P1P12)} - \hat{\sigma}_{P11}^2]$; $Cov_{(A2\tau21)} = [2/(1+F)] [C\hat{O}V_{(P2P21)} - \hat{\sigma}_{P22}^2]$. Nestas expressões, F é o coeficiente de endogamia dos genótipos que originaram as progênes avaliadas.

Foram encontrados apenas três relatos dessas estimativas de covariâncias e variâncias genéticas dos desvios dos efeitos aditivos. Arias (1995), obteve as seguintes estimativas $\hat{\sigma}_{\tau12}^2 = 69,93$, $\hat{\sigma}_{\tau21}^2 = 433,67$, $C\hat{O}V_{(A1\tau12)} = -41,08$ e $C\hat{O}V_{(A2\tau21)} = -88,41$. Raposo & Ramalho (2004), trabalhando com populações derivadas de híbridos simples (AG9012 e C333), relataram $\hat{\sigma}_{\tau12}^2 = -121,85$, $\hat{\sigma}_{\tau21}^2 = 148,08$, $C\hat{O}V_{A1\tau12} = -208,08$ e $C\hat{O}V_{A2\tau21} = -7,27$. Essas estimativas foram para o caráter peso de espigas. Silva (2006) também observou estimativas dessas covariâncias sempre negativas em ambas as populações, avaliando caracteres associados à qualidade de sementes. Considerando a teoria, os resultados observados divergiram do que era esperado e evidenciam, de modo preliminar, que estes componentes podem afetar, de forma negativa, as respostas diretas e indiretas à seleção recorrente recíproca.

Sendo assim, são necessárias mais estimativas dos componentes genéticos de variâncias e covariâncias, principalmente em populações de ciclos avançados para que se possam fazer inferências precisas a respeito dessa metodologia.

2.4 Progresso esperado com a seleção recorrente interpopulacional

Com o avanço dos conhecimentos na área da genética quantitativa, as comparações da eficiência dos vários métodos de melhoramento se tornaram possíveis e viáveis, teoricamente. Entretanto, principalmente para a seleção recorrente recíproca, os resultados obtidos têm apresentado discrepâncias acentuadas entre a reposta esperada e a observada.

Entre os esquemas de seleção recorrente recíproca, os mais utilizados são aqueles envolvendo progênies de meios-irmãos ou irmãos germanos interpopulacionais, como unidades de seleção e progênies S_1 , como unidades de recombinação. A expressão do ganho esperado por ciclo seletivo, no híbrido interpopulacional, utilizando este esquema é (Vencovsky & Barriga, 1992):

$$GS_{(\text{híbrido})} = i_1 \frac{\sigma_{A12}^2}{4\sigma_{F12}} + i_2 \frac{\sigma_{A21}^2}{4\sigma_{F21}}$$

em que

i_1 e i_2 são os diferenciais de seleção estandardizados (intensidade de seleção) aplicados nas populações 1 e 2;

σ_{F12} e σ_{F21} são os desvios padrões fenotípicos das unidades de seleção referentes às populações 1 e 2, respectivamente.

Diversos são os trabalhos, na literatura, mostrando a eficiência dos programas de melhoramento que utilizam a seleção recorrente recíproca. Hallauer (1999) apresenta resultados obtidos, ao longo das últimas décadas, nos EUA (Tabela 3). O reflexo da eficiência dos programas fica mais evidente ainda ao observar que a heterose do cruzamento interpopulacional, em relação à média dos genitores, aumentou no decorrer dos ciclos seletivos.

Em outro levantamento, realizado por Coors (1999), utilizando dados de quatorze programas de seleção recorrente recíproca com mais de quatro ciclos concluídos, o ganho médio em produtividade foi superior a 116 kg/ha/ano, tendo

quatro desses programas apresentado respostas anuais acima de 140 kg/ha. A resposta média obtida no híbrido interpopulacional foi de 4,6% por ciclo.

TABELA 3 Respostas de seleção recorrente recíproca, conduzida em populações de milho, com ênfase no aumento da produção de grãos (Hallauer, 1999).

Populações	Ref*	Tipos de progênies	Nº ciclos	Ganho/ciclo (%)		Heterose (%)	
				Direto	indireto	C ₀ x C ₀	C _n x C _n
BSSS e BSCB1	1	MI	11	6,9	0,0	25,4	76,0
Jarvis e Indian Chief	2	MI	10	2,7	3,1	6,6	28,9
BS21 e BS22	3	MI	6	4,5	-1,0	1,0	25,4
BS10 e BS11	4	IG	8	6,5	3,0	2,5	39,6
Média			8,8	5,2	1,2	8,9	42,5

* Referências: 1- Keeratinijakal & Lamkey (1993); 2 - Moll & Hanson (1984); 3 - Menz (1997); 4 - Eyherabide & Hallauer (1991).

Em programas de RRS conduzidos no Brasil, o número de ciclos é inferior aos já comentados. Souza Júnior & Pinto (2000) observaram que a resposta direta, ou seja, no cruzamento entre as populações EPB4 e EPB5, foi de 7,2%, em média, após três ciclos. As respostas nas populações *per se* (indiretas) foi de 3,7% e 2,5%, respectivamente. Raposo et al. (2004) relataram resposta direta de 5,7% e indiretas de 0,0% e -2,5%, após um ciclo de seleção nas populações derivadas dos híbridos simples AG9012 e C333. As populações IG-1 e IG-2 apresentaram 4,1% para resposta direta a RRS na média de três ciclos e, infelizmente, não foram obtidas respostas indiretas (Santos et al., 2005).

Embora tenha sido grande a eficiência nos programas de melhoramento que utilizaram seleção recorrente recíproca em melhorar o híbrido interpopulacional, em alguns casos ficou demonstrado que não foram obtidos

ganhos em uma das populações. Souza Júnior (1999) apresenta mais resultados que corroboram esta afirmativa.

Utilizando-se os componentes de variância e covariância comentados no tópico anterior, é possível estimar as respostas esperadas em diferentes métodos de seleção recorrente e, com isso, verificar quais desses componentes são responsáveis por não permitir o progresso nas populações (Tabela 3). No único relato em que foram obtidas estimativas de respostas à seleção dessa maneira, apenas as populações originais (C0) estiveram envolvidas (Arias & Souza Júnior, 1998). Portanto, não foi possível fazer inferência do efeito do esquema seletivo a respeito da magnitude e das alterações desses componentes e, conseqüentemente, das respostas diretas e indiretas com seleção. Sendo assim, espera-se que, com o presente trabalho, se possam obter mais informações úteis ao entendimento dos efeitos da seleção recorrente recíproca nas populações *per se*, no híbrido interpopulacional e na heterose entre esses.

TABELA 4 Progresso genético esperado por ciclo, em diferentes métodos de seleção recorrente, utilizando progênies de meios-irmãos e S₁s como unidade de seleção e recombinação, respectivamente (Arias, 1995).

Resposta sobre	Esquema de seleção
	Seleção recorrente recíproca (RRS)
Híbrido interpopulacional	$\frac{i_1}{4\sigma_{\bar{F}_{12}}} [\sigma_{A11}^2 + \sigma_{\tau_{12}}^2 + 4\text{Cov}_{(A1\tau_{12})}] +$ $\frac{i_2}{4\sigma_{\bar{F}_{21}}} [\sigma_{A22}^2 + \sigma_{\tau_{21}}^2 + 4(\text{Cov}_{(A2\tau_{21})})]$
População 1	$\frac{i_1}{2\sigma_{\bar{F}_{12}}} [\sigma_{A11}^2 + \text{Cov}_{(A1\tau_{12})}]$
População 2	$\frac{i_2}{2\sigma_{\bar{F}_{21}}} [\sigma_{A22}^2 + \text{Cov}_{(A2\tau_{21})}]$

continua...

TABELA 4, Cont.

Heterose	$\frac{i_1}{4\sigma_{\bar{F}_{12}}} [\sigma_{\tau_{12}}^2 + 2\text{Cov}_{(A1\tau_{12})}] + \frac{i_2}{4\sigma_{\bar{F}_{21}}} [\sigma_{\tau_{21}}^2 + 2(\text{Cov}_{(A2\tau_{21})})]$
Seleção recorrente intrapopulacional (HSS)	
Híbrido interpopulacional	$\frac{i_1}{4\sigma_{\bar{F}_{12}}} [\sigma_{A11}^2 + 2\text{Cov}_{(A1\tau_{12})}] + \frac{i_2}{4\sigma_{\bar{F}_{21}}} [\sigma_{A22}^2 + 2(\text{Cov}_{(A2\tau_{21})})]$
População 1	$\frac{i_1}{2\sigma_{\bar{F}_1}} (\sigma_{A11}^2)$
População 2	$\frac{i_2}{2\sigma_{\bar{F}_2}} (\sigma_{A22}^2)$
Heterose	$\frac{i_1}{2\sigma_{\bar{F}_1}} [\text{Cov}_{(A1\tau_{12})}] + \frac{i_2}{2\sigma_{\bar{F}_2}} [\text{Cov}_{(A2\tau_{21})}]$
Seleção recorrente intra-interpopulacional (THS 1)	
Híbrido interpopulacional	$\frac{i_1}{4\sigma_{\bar{F}_1}} [\sigma_{A11}^2 + 2\text{Cov}_{(A1\tau_{12})}] +$ $\frac{i_2}{4\sigma_{\bar{F}_{21}}} [\sigma_{A22}^2 + \sigma_{\tau_{21}}^2 + (\text{Cov}_{(A2\tau_{21})})]$
População 1	$\frac{i_1}{2\sigma_{\bar{F}_1}} (\sigma_{A11}^2)$
População 2	$\frac{i_2}{2\sigma_{\bar{F}_{21}}} [\sigma_{A22}^2 + \text{Cov}_{(A2\tau_{21})}]$
Heterose	$\frac{i_1}{2\sigma_{\bar{F}_1}} [\text{Cov}_{(A1\tau_{12})}] + \frac{i_2}{4\sigma_{\bar{F}_{21}}} [\sigma_{\tau_{21}}^2 + 2(\text{Cov}_{(A2\tau_{21})})]$

i e $\sigma_{\bar{F}}$ referem-se ao diferencial de seleção estandardizado e ao desvio padrão fenotípico, nas médias de subparcelas, respectivamente (os índices precedidos por 1 e 2 referem-se às populações 1 e 2 como parentais femininos).

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAÚJO, J. S. de. **Ganhos genéticos obtidos em híbridos e variedades de milho representativos de três décadas de melhoramento no Brasil**. 1995. 64 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

ARIAS, C. A. A. **Componentes de variância e covariância genética relacionados à seleção recorrente intra e interpopulacional no milho (*Zea mays* L.)**. 1995. 193 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

ARIAS, C. A. A.; SOUZA JÚNIOR, C. L. Genetic variance and covariance components related to intra- and interpopulation recurrent selection in maize (*Zea mays* L.). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 21, n. 4, 537-544, out./dez. 1998.

ASSOCIAÇÃO PAULISTA DE PRODUTORES DE SEMENTES. **Evolução da oferta e demanda de sementes de milho no Brasil**. São Paulo: [s.n.], 2009. Disponível em: <http://www.apps.agr.br/upload/de_0207200963987700_evolucao-oferta-demanda-milho-brasil.pdf>. Acesso em: 30 abr. 2009.

BECKER, H. C.; LÉON, J. Stability analysis in plant breeding. **Plant Breeding**, Berlin, v. 101, n. 1, p. 1-23, Jan./Feb. 1988.

BISON, O. **Potencial de híbridos simples de milho para extração de linhagens**. 2001. 62 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

BORÉM, A. **Melhoramento de Plantas**. 2. ed. Viçosa, MG: UFV, 1998. 547 p.

CARVALHO, H. W. L.; LEAL, M. L. S.; CARDOSO, M. J.; SANTOS, M. X.; TABOSA, J. N.; SANTOS, D. M.; LIRA, M. A. Adaptabilidade e estabilidade de híbridos de milho em diferentes condições ambientais do nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 2, p. 58-92, maio/ago. 2002.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira: grãos, safra 2008/2009.** Brasília: CONAB, 2009. 39 p.
Disponível em: <http://www.conab.gov.br/conabweb/download/safra/9_levantamento_jun2009.pdf>. Acesso em: 20 jun. 2009.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F.; HARVEY, P. H. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 41, n. 8, p. 360-367, Aug. 1949.

COORS, J. G. Selection methodologies and heterosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. (Ed.). **Genetics and exploitation of heterosis in crops.** Madison: American Society of Agronomy, 1999. 524 p.

CRUZ, J. C.; PEREIRA FILHO, I. A. **Mais de 300 cultivares de milho são disponibilizadas no mercado de sementes do Brasil para a safra 2008/2009.** Sete Lagoas: EMBRAPA, 2009. Disponível em: <<http://www.cnpms.embrapa.br/milho/cultivares/index.php>>. Acesso em: 23 abr. 2009.

DUVICK, D. N. Maize breeding: past, present and future. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 20., 1994, Goiânia. **Anais...** Goiânia: EMBRAPA, 1994. p. 1-19.

DUVICK, D. N. The Contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 86, n. 1, p. 84-138, Jan./Dec. 2005.

EYHERABIDE, G. H.; HALLAUER, A. R. Reciprocal full-sib selection in maize: I direct and indirect responses. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 4, p. 952-959, July/Aug. 1991.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to qualitative genetics.** Malaysia: Longman, 1996. 463 p.

FERNANDES, J. S. C.; FRAZON, J. F. Third years of genetic progress in maize (*Zea mays* L.) in a tropical environment. **Maydica**, Bergamo, v. 42, n. 1, p. 21-27, Jan./Feb. 1997.

GUILLEN-PORTAL, F. R.; RUSSEL, W. K.; BALTENSPERGER, D. D.; ESKRIDGE, K. M.; D'KROZ-MASON, N. E.; NELSON, L. A. Best types of maize hybrids for western High Plains of the USA. **Crop Science**, Madison, v. 43, n. 6, p. 2065-2070, Nov./Dec. 2003.

- HALLAUER, A. R. Methods used in development of inbreed lines. **Maydica**, Bergamo, v. 35, n. 1, p. 1-16, Jan./Feb. 1990.
- HALLAUER, A. R. Recurrent selection in maize. In: JANICK, J. (Ed.). **Plant breeding reviews**. New York: Wiley, 1992. v. 9, p. 115-179.
- HALLAUER, A. R. Temperate maize and heterosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. (Ed.). **Genetics and exploitation of heterosis in crops**. Madison: ASA, 1999. 524 p.
- HALLAUER, A. R.; EBERHART, S. A. Reciprocal full-sib selection. **Crop Science**, Madison, v. 10, n. 3, p. 315-316, May/June 1970.
- HALLAUER, A. R.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2. ed. Ames: Iowa State University, 1988. 468 p.
- HULL, F. H. Recurrent selection and specific combining ability in corn. **Journal of the American Society of Agronomy**, Washington, v. 37, n. 2, p. 134-145, Feb. 1945.
- KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetical analysis of quantitative traits**. Birmingham: University of Birmingham, 1998. 381 p.
- KEERATINIJAKAL, V.; LAMKEY, K. R. Responses to reciprocal recurrent selection in BSS and BCSB1 maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 1, p. 73-73, Jan./Feb. 1993.
- MACHADO, J. C.; SOUZA, J. C.; RAMALHO, M. A. P.; LIMA, J. L. Estabilidade de produção de híbridos simples e duplos de milho oriundos de um mesmo conjunto gênico. **Bragantia**, Campinas, v. 67, n. 3, p. 627-631, jul./dez. 2008.
- MARTIN, J. M.; HALLAUER, A. R. Seven cycles of reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 20, n. 5, p. 599-603, Sept./Oct. 1980.
- MARTINS, C. S. **Potencial genético de linhagens e híbridos de duas populações de milho (*Zea mays* L.) braquitico**. 1986. 143 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

MENZ, M. A.; HALAUER, W. A. R. **Comparative response to selection of two reciprocal recurrent selection procedures BS21 and BS22 maize populations.** Ames: Iowa State University, 1997. 354 p.

MIRANDA FILHO, J. B.; PATERNIANI, E. Intra e interpopulation genetic parameter estimates and implications in selections. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 6, n. 1, p. 15-27, jan./abr. 1983.

MOLL, R. H.; HANSON, W. D. Comparisons of effects of intrapopulation vs. interpopulation selection in maize. **Crop Science**, Madison, v. 24, n. 6, p. 1047-1052, Nov./Dec. 1984.

PANDEY, S. (Ed.). **The Genetics and exploitation of heterosis in crops.** Madison: ASA, 1999. p. 247-256.

PATERNIANI, E. Maize breeding in the tropics. **Critical Reviews in Plant Science**, Boca Raton, v. 9, n. 2, p. 125-154, Mar./Apr. 1990.

PATERNIANI, E.; VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection based on half sib progenies and prolific plants in maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 23, n. 4, p. 209-219, Oct./Dec. 1978.

PATERNIANI, E.; VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on testcross of half-sib families. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 2, p. 141-152, Apr./June 1977.

PIXLEY, K. V. Hybrid and open-pollinated cultivars in modern agriculture. In: LAMKEY, K.; LEE, M. (Ed.). **Proceedings of the Arnel R. Hallauer international symposium on plant breeding.** Ames: Blackwell Professional, 2006. p. 234-250.

RAPOSO, F. V.; RAMALHO, M. A. P. Componentes de variância genética de populações derivadas de híbridos simples de milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 3, n. 3, p. 402-413, set./dez. 2004.

RAPOSO, F. V.; RAMALHO, M. A. P.; RIBEIRO, P. H. E. Alterations in heterosis of maize populations derived from single-cross hybrids after a reciprocal recurrent selection. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Londrina, v. 4, n. 1, p. 74-80, jan./mar. 2004.

RUSSEL, W. A. Agronomic performance of maize cultivars representing different ears of maize breeding. **Maydica**, Bergamo, v. 29, n. 3, p. 375-390, July/Sept. 1984.

SÁNCHEZ, S. F. **Genotecnia vegetal**: métodos-teoria-resultados. México: AGT, 1988. 479 p.

SANTOS, M. F.; MORO, G. V.; AGUIAR, A. M.; SOUZA JÚNIOR, C. L. Responses to reciprocal recurrent selection and changes in genetic variability in IG-1 and IG-2 maize populations. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 28, n. 4, p. 781-788, out./nov. 2005.

SILVA, N. O. S. **Controle genético de características associadas à qualidade de sementes de milho**. 2006. 92 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

SOUZA JÚNIOR, C. L. Reciprocal recurrent selection with half-sib progenies obtained alternately from non-inbred (S_0) and inbred (S_1) plants in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 1, p. 19-31, Jan./Mar. 1987.

SOUZA JÚNIOR, C. L. **Componentes de variância genética e suas implicações no melhoramento vegetal**. Piracicaba: FEALQ, 1989. 134 p.

SOUZA JÚNIOR, C. L. de. Comparisons of intra-interpopulation and modified recurrent selection methods. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 16, n. 1, p. 91-105, jan./abr. 1993.

SOUZA JÚNIOR, C. L. Recurrent selection and heterosis. In: COORS, J. C.; PANDEY, S. (Eds.). **The Genetics and exploitation of heterosis in crops**. . Madison: American Society of Agronomy, 1999. p. 247-256.

SOUZA JÚNIOR, C. L. de. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S. de; VALADARES-INGLIS, M. C. **Recursos genéticos e melhoramento**: plantas. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 159-199.

SOUZA JÚNIOR, C. L.; SANTOS, M. X.; MAGNAVACA, R.; GAMA, E. E. G. Estimativas de parâmetros genéticos na interpopulação de milho BR-105 x BR-106 e suas implicações no melhoramento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 28, n. 4, p. 473-479, abr. 1993.

SOUZA JÚNIOR, C. L.; PINTO, R. M. C. Responses to a short-term reciprocal recurrent selection procedure in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 45, n. 1, p. 21-28, Jan./Mar. 2000.

SOUZA SOBRINHO, F. de; RAMALHO, M. A. P.; SOUZA, J. C. de. Alternatives for obtaining double cross maize hybrids. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 1, p. 70-76, jan./abr. 2002.

STORCK, L.; BISOGNIN, D. A.; CARGNELUTTI FILHO, A. Ganho genético decorrente da substituição anual de cultivares de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 9, p. 881-886, set. 2005.

TROYER, A. F. Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids. **Crop Science**, v. 46, n. 2, p. 528-543, Mar./Apr. 2006.

TROYER, A. F. Background of U.S. hybrid corn. **Crop Science**, Madison, v. 44, n. 1, p. 55-68, Jan./Dec. 1999.

TROYER, A. F.; ROCHEFORD, T. R. Germoplasm ownership: related corn inbreds. **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 1, p. 3-9, Jan./Feb. 2002.

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

VENCOVSKY, R.; MIRANDA FILHO, J. B.; SOUZA JÚNIOR, C. L. Quantitative genetics and corn breeding in Brazil. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON QUANTITATIVE GENETICS, 2., 1987, Raleigh. **Proceedings ...** Sunderland: Sinauer Associates, 1988. p. 465-477.

VENCOVSKY, R.; MORIS, A. R.; GARCIA, J. C.; TEIXEIRA, N. M. Avaliação do progresso genético devido o melhoramento de milho no Brasil. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 16., 1986, Belo Horizonte. **Anais...** Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS, 1986. p. 300-307.

WRICKE, G.; WEBER, W. E. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. New York: Walter de Gruyter, 1986. 406 p.

CAPÍTULO 2

PROGRESSO GENÉTICO EM HÍBRIDOS INTERPOPULACIONAIS DE MILHO

1 RESUMO

Uma alternativa para os agricultores familiares que ainda não se beneficiam do fenômeno da heterose é a utilização de híbridos interpopulacionais. As populações derivadas de híbridos simples de milho (*Zea mays* L.) apresentam grande potencial para esse fim e podem ser melhoradas por meio da seleção recorrente recíproca. O objetivo deste estudo foi verificar o progresso genético no híbrido entre populações derivadas de híbridos simples com a seleção recorrente recíproca. Foram avaliados os híbridos interpopulacionais dos ciclos 0, 1 e 2, os híbridos simples parentais e o híbrido duplo de F_1 . Foi observada produtividade de espigas despalhadas similar entre híbridos obtidos das gerações F_1 e F_2 dos híbridos simples parentais. Em poucos ciclos seletivos o híbrido interpopulacional alcançou o desempenho produtivo do melhor híbrido simples parental. As estimativas do progresso genético por ciclo foram de 7,9% (ou 0,7 t/ha) para produtividade de espigas despalhadas, 3,5% para prolificidade, - 12,8% para porcentagem de espigas doentes e - 3,0% para nota de doenças. Diante desses resultados é possível inferir que a seleção recorrente recíproca é eficiente em elevar a produção e reduzir a incidência de doenças em híbridos interpopulacionais obtidos a partir de populações F_2 de híbridos simples de milho.

2 ABSTRACT

An alternative for small farmers which do not benefit from the heterosis phenomena is the use of interpopulational hybrids. Populations derived from single-cross maize (*Zea mays* L.) hybrids presents great potential to this purpose and can be improved by reciprocal recurrent selection. The objective of this work was to verify genetic progress in interpopulation crosses between two populations derived from single-cross maize hybrids with reciprocal recurrent selection. Interpopulation crosses from cycles 0, 1 and 2, single-cross parental hybrids and double-cross of F_1 were evaluated. Similar unhusked ear yield was observed to hybrids obtained from F_1 and F_2 generations of single-cross parental hybrids. In few cycles of selection the interpopulational crosses reached yield performance of the best parental single-cross. The estimates of genetic progress per cycle were 7.9% (or 0.7 t/ha) for unhusked ear yield, 3.5% for prolificacy, -12.8% for percentage of diseased ears and -3.0% for diseases scores. Facing these results it is possible to infer the effectiveness of reciprocal recurrent selection to improve yield performance and to reduce incidence of diseases in interpopulational crosses obtained from F_2 generations of single-cross maize hybrids.

3 INTRODUÇÃO

Os agricultores brasileiros que utilizam sementes colhidas da própria safra (sementes de paiol), somados àqueles que utilizam sementes comerciais de menor custo, variedades ou híbridos duplos (HD), são responsáveis por mais de 50% da área plantada com a cultura do milho. Este fato e o baixo nível de tecnologia nestes sistemas de produção são os principais motivos da baixa produtividade de milho no Brasil (3,5 t/ha na safra 2008/2009, de acordo com Conab, 2009).

Uma alternativa ao emprego de cultivares com maior potencial genético e com custos inferiores ao mercado de sementes seria a utilização de híbridos interpopulacionais obtidos a partir da geração F_2 de dois híbridos simples (HS) (Souza Sobrinho et al., 2002). Essa estratégia é suportada, teoricamente, pelo fato de as frequências dos gametas da geração F_2 do HS serem as mesmas da F_1 , desconsiderando genes ligados (Wricke & Weber, 1986). Ou seja, a população F_2 de um HS está em equilíbrio de Hardy-Weinberg.

Desse modo, é esperado que, na prática, o cruzamento da geração F_2 dos HS (híbrido interpopulacional) tenha o mesmo resultado do cruzamento da F_1 (HD) (Souza Sobrinho et al., 2002). Assim procedendo, o híbrido interpopulacional pode ser produzido anualmente, sem a necessidade de manter as quatro linhagens parentais, desde que as populações em equilíbrio dos HS sejam mantidas isoladas. Essa estratégia tem ainda a vantagem de permitir o melhoramento do híbrido interpopulacional por meio da seleção recorrente recíproca (RRS), uma vez que a RRS visa melhorar a heterose entre duas populações (Bernardo, 2002).

Devido ao longo prazo e à quantidade de cruzamentos manuais do método original proposto por Comstock et al. (1949), algumas alterações foram elaboradas no intuito de obter maiores ganhos esperados por tempo de duração

dos ciclos ou por aumentar a intensidade de seleção. Hallauer & Eberhart (1970) propuseram a utilização de progênies de irmãos completos obtidos em plantas prolíficas (RRSFS). Paterniani & Vencovsky (1977, 1978) propuseram o uso de cruzamentos testes com progênies de meios-irmãos (RRSTS) e de progênies de meios-irmãos obtidos de plantas prolíficas (RRSHSPP), respectivamente. Souza Júnior (1987) sugeriu uma modificação que conciliou a redução de cada ciclo seletivo e maiores ganhos esperados, avaliando progênies de meios-irmãos obtidas alternadamente de plantas S_0 e S_1 (RRSHSS $_0$ S_1).

Esse procedimento, como já mencionado, permite, em curto prazo, a obtenção de combinações híbridas com desempenho superior ao pré-existente (Souza Júnior & Pinto, 2000; Santos et al., 2007). A viabilidade de condução de programas de RRS utilizando populações derivadas de HS já foi avaliada por Raposo et al. (2004) e Coors (1999). Este trabalho foi realizado com o objetivo de verificar o progresso genético promovido pela RRS no híbrido entre populações derivadas de híbridos simples, com variações no tipo de progênie avaliada e recombinada.

4 MATERIAL E MÉTODOS

O programa de seleção recorrente recíproca foi conduzido na área experimental da Universidade Federal de Lavras, a 918 m de altitude, nas coordenadas 21°14'S e 40°17'W. As duas populações envolvidas neste estudo, denominadas 1 e 2, são derivadas de dois híbridos simples (HS) comerciais. Elas foram obtidas pelo intercruzamento ao acaso de 3.000 plantas F_1 de cada HS em dois campos isolados, gerando duas populações F_2 em equilíbrio de Hardy-Weinberg, desconsiderando os genes ligados (Wricke & Weber, 1986). Em seguida, foi iniciado o programa de seleção recorrente recíproca, semelhante ao proposto por Souza Júnior (1987).

Para a realização do primeiro ciclo seletivo (ciclo 0, C_0) foram semeadas, em março de 2003, duas mil sementes de cada população, conduzidas em dois blocos contínuos. As plantas prolíficas de ambas as populações tiveram suas espigas inferiores autofecundadas e as superiores foram cruzadas aos pares com plantas da população recíproca, gerando uma progênie S_1 e uma progênie de irmãos germanos interpopulacionais em cada genótipo (planta). As sementes das progênies S_1 foram guardadas para compor a unidade de recombinação e as progênies de irmãos germanos tiveram parte de suas sementes utilizada para avaliação e parte foi estocada para compor o híbrido interpopulacional do C_0 ($C_{01} \times C_{02}$).

Na safra 2003/04, 121 progênies de irmãos germanos interpopulacionais foram avaliadas em látice simples 11x11. As parcelas eram constituídas de uma linha de 3 m, espaçada entre si em 0,8 m, com densidade de semeadura de cinco plantas por metro após o desbaste. Selecionou-se 10% das progênies, considerando, principalmente, produtividade média (peso de espigas despalhadas). Para proceder a recombinação, foi necessário semear, em março de 2004, uma amostra de cem sementes de todas as progênies S_1 de ambas as

populações, em razão de as baixas temperaturas na época do inverno na região não permitirem o desenvolvimento adequado das plantas. Em maio de 2004, já com os dados da avaliação, somente as progênies S_1 relacionadas com as progênies interpopulacionais selecionadas de cada população foram utilizadas para a recombinação e a obtenção das progênies do segundo ciclo (ciclo 1 – C1) e as demais foram eliminadas antes do florescimento. Com esse procedimento foi possível concluir um ciclo seletivo em um ano.

Diferindo do ciclo anterior, no C1 foram geradas, em plantas prolíficas, progênies de meios-irmãos intrapopulacionais na espiga inferior e de meios-irmãos interpopulacionais na espiga superior, utilizando uma mistura de pólen da própria população e da população recíproca, respectivamente. No intuito de garantir a aleatorização dos gametas selecionados, a cada coleta de pólen foi amostrado um mesmo número de pendões por progênie. Para isso, as sementes das progênies S_1 das populações 1 e 2 foram semeadas em linha, em dois blocos contínuos. Cem plantas de cada população, que se apresentaram eretas e com bom enchimento de grãos nas duas espigas, foram amostradas para a obtenção das progênies intra e interpopulacionais. A amostra equitativa de sementes de todas as progênies de meios-irmãos intrapopulacionais em cada população representa, respectivamente, as populações $C1_1$ e $C1_2$. De modo análogo, parte das sementes das progênies de meios-irmãos interpopulacionais foi misturada para a obtenção do híbrido interpopulacional do C1 ($C1_1 \times C1_2$). Com a outra parte das sementes de 100 progênies de meios-irmãos interpopulacionais, procedeu-se a avaliação do C1 na safra 2004/05, seguindo-se os mesmos procedimentos realizados na safra anterior. Considerando, principalmente, a produtividade de espigas despalhadas, foram selecionadas 15% das melhores progênies.

Utilizando-se as sementes das progênies de meios-irmãos intrapopulacionais relacionadas com as progênies interpopulacionais

selecionadas em cada população, iniciou-se o terceiro ciclo seletivo (Ciclo 2, C2). O procedimento foi o mesmo realizado para a obtenção do C0, gerando novamente progênies S₁ e progênies de irmãos completos interpopulacionais, conduzido na localidade de Ituiutaba, MG, onde as condições climáticas no período inverno não interferem no desenvolvimento normal das plantas. Parte das sementes das progênies interpopulacionais foi utilizada para a avaliação na safra 2005/06 do C2 e parte guardada para compor o híbrido interpopulacional do C2 (C2₁ x C2₂).

Para avaliar o progresso genético realizado, foi retirada uma amostra equitativa de sementes de cada progênie interpopulacional avaliada por ciclo, representando os híbridos interpopulacionais dos C0, C1 e C2 (C0₁ x C0₂, C1₁ x C1₂ e C2₁ x C2₂). Adicionalmente, como testemunhas, foram utilizados os HS parentais e o HD oriundo do cruzamento destes. Os seis tratamentos foram avaliados no delineamento em blocos ao acaso com cinco repetições, em parcelas constituídas de duas linhas de 3 m espaçadas de 0,8 m e instalados nos campos experimentais do Departamento de Biologia (DBI) e Fazenda Experimental Vitorinha, da Universidade Federal de Lavras (UFLA), no município de Lavras, MG. A semeadura foi realizada na primeira quinzena do mês de novembro de 2005, no sistema de plantio direto, utilizando 350 kg.ha⁻¹ de fertilizantes na formulação 8-28-16 (N-P₂O₅-K₂O). Aos 21 dias após o plantio (DAP), foi realizado o desbaste das plantas, a fim de se obter um estande com 55.000 plantas.ha⁻¹, seguido da adubação de cobertura com 60 kg de N.ha⁻¹. Os demais tratamentos culturais foram os recomendados para a cultura na região. As características avaliadas foram: (i) produtividade de espigas despalhadas corrigida para 13% de umidade e para o estande ideal (PE – t.ha⁻¹); (ii) notas de doenças (ND), avaliando o aspecto fitossanitário geral, tomadas em escala variando de 1 (0% de área foliar atacada) a 5 (100% de área foliar atacada); (iii)

prolificidade (PLF) obtida pela razão entre o estande final e o número de espigas por parcelas e (iv) porcentagem de espigas doentes (ED).

O progresso genético foi avaliado em mais uma oportunidade, na safra de 2006/07. Neste caso, apenas os híbridos interpopulacionais C0₁ x C0₂ e C2₁ x C2₂ foram avaliados no delineamento de bloco ao acaso, com 40 repetições e em parcelas de duas linhas de 4 m espaçadas a 0,6 m. O plantio foi realizado na primeira quinzena do mês de novembro de 2006, no sistema de plantio direto e os tratos culturais, as características avaliadas, bem como os locais de avaliação foram os mesmos utilizados nas avaliações da safra 2005/2006.

Os dados foram submetidos à análise de variância com o auxílio do aplicativo computacional SAS v8.1(2001), considerando os efeitos de tratamentos e locais como fixos no modelo para as análises individuais de safras. Em virtude de a soma de quadrados para a interação tratamentos x locais praticamente não contribuir com a soma de quadrados totais, o efeito de locais foi desconsiderado. Nas análises conjuntas de safras, foram utilizados somente os dados dos tratamentos C0₁ x C0₂ e C2₁ x C2₂.

O progresso genético por ciclo de seleção foi estimado de dois modos: i) foram realizadas análises de regressão linear para cada característica, utilizando-se os dados da safra 2005/06, em que o desempenho do híbrido interpopulacional foi tomado com variável dependente (y) e os ciclos de seleção como variável independente (x). Assim, o coeficiente de regressão linear (b₁) corresponde ao progresso genético por ciclo na unidade da variável dependente. Dividindo-se o b₁ pelo intercepto (b₀), foi obtido o progresso genético em porcentagem; ii) a diferença entre as médias dos híbridos interpopulacionais C2 e C0 dividida por dois (número de ciclos seletivos completados) permitiu estimar o progresso genético, considerando os dados de todas as avaliações. Para obter o progresso genético em porcentagem, este foi dividido pela média do híbrido C0.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise de variância, considerando os dados da safra 2005/06 (dados não apresentados), não detectou diferenças entre os tratamentos para as características PE, PLF e ED, enquanto diferenças significativas foram observadas para ND ($P < 0,01$). Já a análise conjunta de safras (dados não apresentados), em que somente os tratamentos $C0_1 \times C0_2$ e $C2_1 \times C2_2$ foram incluídos, mostrou diferenças significativas, a $P < 0,01$ para PE e $P < 0,05$ para ED, PLF e ND. A interação tratamentos x safras não apresentou diferenças, indicando que o comportamento dos híbridos interpopulacionais $C0_1 \times C0_2$ e $C2_1 \times C2_2$ foi coincidente nas duas safras. O coeficiente de variação experimental para PE foi de 23,37% na safra 2005/06 e de 16,06% na conjunta das safras (Tabela 1).

TABELA 1 Médias e progresso genético (GS - %/ciclo) para produtividade de espigas despalhadas (PE - t/ha), prolificidade (PLF), porcentagem de espigas doentes (ED - %) e nota de doenças (ND) de híbridos interpopulacionais, híbridos simples parentais (HS) e híbrido duplo entre esses (HD) utilizados na avaliação da seleção recíproca em milho.

Tratamentos	Safra 2005/06			
	PE	PLF	ED	ND
$C0_1 \times C0_2$	8,91	0,961	16,88	3,7
$C1_1 \times C1_2$	9,31	0,966	16,47	4,1
$C2_1 \times C2_2$	9,84	0,975	12,91	3,5
HD F_1	9,05	0,906	8,73	3,9
HS 1	10,13	0,983	10,83	3,0
HS 2	9,58	0,892	12,15	4,3
CV% ⁽¹⁾	23,37	10,24	60,54	9,74
Tratamentos	Safras 2005/06 e 2006/07			
$C0_1 \times C0_2$	8,64 (100) ⁽²⁾	0,99 (100)	10,04 (100)	3,45 (100)
$C2_1 \times C2_2$	10,00 (116)	1,06 (107)	7,47 (74)	3,24 (94)
CV%	16,06	14,34	119,40	11,58
GS	7,9	3,5	- 12,8	- 3,0

¹ coeficiente de variação experimental; ² Valores em porcentagem do $C0$.

A PE média foi de 9,54 t/ha para os híbridos interpopulacionais, considerando os dados das duas safras, 9,85 t/ha para os HS e 9,05 t/ha para o HD (Tabela 1). O contraste entre as médias dos híbridos derivados das gerações F_1 (HD) e F_2 ($C0_1 \times C0_2$) dos HS foi não significativo, assim como o contraste entre os híbridos simples. O progresso genético, mensurado por meio da regressão linear com dados da safra 2005/06, apresentou estimativa de 0,46 t/ha (5,2 %) por ciclo seletivo (Tabela 2). Utilizando-se os dados da análise conjunta, a estimativa do progresso genético foi de 0,68 t/ha (7,9%) por ciclo.

Os resultados apresentados para produtividade de espigas despalhadas permitem inferir que, com poucos ciclos de RRS, é possível obter híbridos interpopulacionais tão produtivos quanto ao melhor HS utilizado na obtenção das populações base. Mais uma vez, fica evidenciado que os desempenhos dos híbridos entre o cruzamento dois HS obtidos a partir das gerações F_1 ou F_2 são similares, corroborando os relatos de Souza Sobrinho et al. (2002). O melhoramento dos híbridos interpopulacionais mostra que a frequência dos locos complementares nas populações recíprocas tem aumentado com os ciclos de seleção. Considerando a média das estimativas do progresso genético por ciclo (6,5%) obtidas neste estudo, observa-se coerência com os relatos de RRS presentes na literatura. Trabalhos com populações derivadas de HS mostraram respostas à seleção de 5,7% (Raposo et al., 2004), 4,5% e 6,2% (Coors, 1999). Em programas de RRS utilizando populações temperadas, Eyherabide & Hallauer (1991) reportaram resposta de 6,5%/ciclo nas populações BS10 e BS11, quando submetidas a RRS de irmãos germanos por oito ciclos. Keeratinajakal & Lamkey (1993), trabalhando com as populações BSSS e BSBC1 por 11 ciclos, relataram ganho com a seleção de 6,95%/ciclo. Souza Júnior & Pinto (2000) obtiveram resposta média à seleção de 7,2% após três ciclos de SSRM com as populações EPB4 e EPB5 de milho tropical.

O número de espigas por planta, ou prolificidade, mostrou tendência de aumento com o avanço dos ciclos seletivos (Tabela 1). Considerando os dados das duas safras, em que maior número de observações é considerada, o aumento foi de 0,07 espigas por planta. O progresso genético estimado por ciclo com os dados da safra 2005/06 foi de 0,7% (Tabela 2), enquanto o obtido com os dados das duas safras foi de 3,53% por ciclo (Tabela 1). Souza Júnior & Pinto (2000) apresentaram resposta à seleção de 11,8% por ciclo. Contudo, a média no híbrido interpopulacional no C2 desse estudo foi de 1,06 espiga por planta, muito próximo à média de 1,10 apresentada pelo híbrido interpopulacional do C3, no estudo de Souza Júnior & Pinto (2000). É oportuno comentar que esta característica não foi considerada na seleção e o progresso genético observado pode ser atribuído à seleção massal praticada no momento da obtenção das progênies. Esse fato também foi observado por Souza Júnior & Pinto (2000) e é reforçado por relatos na literatura a respeito da eficiência da seleção massal para esta característica (Maita & Coors, 1996; Bento et al., 2003).

TABELA 2 Estimativas do intercepto (b_0), coeficiente de regressão linear (b_1) e coeficiente de determinação (R^2) e progresso genético (GS -%/ciclo) para produtividade de espigas despalhadas (PE – t/ha), índice de espigas doentes (ED - %), prolificidade (PLF) e nota de doenças (ND) em híbridos interpopulacionais de milho, safra 2005/2006.

	PE	ED	PLF	ND
b_0	8,890*±0,047	19,38±1,964	0,953**±0,002	3,967±0,62
b_1	0,463*±0,036	-1,980±0,909	0,007±0,001	-0,100±0,29
R^2	0,9939	0,8266	0,9735	0,1071
GS%	5,2	- 10,2	0,7	- 2,5

* e ** significativo, a 5% e 1% de probabilidade, pelo teste t, respectivamente.

A sanidade de plantas foi avaliada por meio das características ED e ND. Observa-se que, para ED, houve sempre redução com o avanço dos ciclos

seletivos. Na safra 2005/06, a redução no híbrido interpopulacional do C0 para o do C2 foi de 3,98% e de 2,57% na média das safras (Tabela 1). O progresso genético estimado na primeira safra foi de -10,2% por ciclo (Tabela 2), enquanto na média das duas safras, foi de -12,8% por ciclo (Tabela 1). De modo geral, a característica ND também apresentou redução durante o processo seletivo, apesar da oscilação verificada na avaliação da safra 2005/206 entre os híbridos interpopulacionais. O progresso genético estimado, considerando apenas os dados da safra 2005/06, foi de -2,5% por ciclo (Tabela 2), próximo a -3,0%, estimado na média das duas safras (Tabela 1). As estimativas do progresso genético negativas eram esperadas, pois o que se deseja é a redução da expressão dessas características. Vale mencionar que, como a seleção praticada não levou em consideração estas características, pode-se especular que as progênies mais produtivas também seriam as mais sadias. É relatado amplamente que a incidência de doenças causa redução na produção de grãos (Sawazaki et al., 1997; Santos et al., 2002). Não foram encontrados relatos a respeito do fato de a seleção para a produção de grãos promover resposta indireta para sanidade das plantas na cultura do milho. Contudo, Abreu et al. (2003) verificaram, no feijoeiro, que, efetuando a seleção para a produção de grãos, houve resposta indireta a seleção para resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum*.

A alternância entre progênies de irmãos germanos e de meios-irmãos mostrou ser vantajosa, visto que o progresso genético realizado para produtividade de espigas, considerando os dados de duas safras, foi maior que os relatados na literatura e é ainda mais expressivo, sobretudo, se considerar a duração dos ciclos. Como cada ciclo foi realizado dentro de um ano, o progresso genético por ciclo por ano foi pelo menos o dobro dos relatados na literatura, nos quais cada ciclo tinha a duração de dois anos, no mínimo. É oportuno comentar que era esperado que a taxa de melhoramento não fosse tão elevada, pois as populações envolvidas neste estudo apresentavam alta frequência de alelos

favoráveis, por terem origem em híbridos simples comerciais. Contudo, os resultados obtidos evidenciam que as populações envolvidas apresentam elevada capacidade de combinação e existência de variabilidade nas progênes híbridas suficiente para promover elevado progresso genético com a seleção recorrente recíproca.

6 CONCLUSÕES

A seleção recorrente recíproca é eficiente para promover o progresso genético em 7,9% por ciclo para produtividade de espigas despalhadas nos híbridos interpopulacionais obtidos a partir de populações F₂ de híbridos simples de milho.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, A. de F. B.; RAMALHO, M. A. P.; GONÇALVES, F. M. A.; MENDONÇA, H. A. Utilização da produtividade de grãos na seleção para resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum* no feijoeiro. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 27, n. 2, p. 363-369, abr./jun. 2003.
- BENTO, D. A. V.; RAMALHO, M. A. P.; SOUZA, J. C. Seleção massal para prolificidade em milho na época normal e na “safrinha”. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 2, n. 3, p. 78-87, set./dez. 2003.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Stemma, 2002. 369 p.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira: grãos, safra 2008/2009**. Brasília: CONAB, 2009. 39 p. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/conabweb/download/safra/9_levantamento_jun2009.pdf>. Acesso em: 20 jun. 2009.
- COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F.; HARVEY, P. H. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 41, n. 8, p. 360-367, Aug. 1949.
- COORS, J. G. Selection methodologies and heterosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. (Ed.). **Genetics and exploitation of heterosis in crops**. Madison: American Society of Agronomy, 1999. 524 p.
- EYHERABIDE, G. H.; HALLAUER, A. R. Reciprocal full-sib selection in maize: I direct and indirect responses. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 4, p. 952-959, July/Aug. 1991.
- HALLAUER, A. R.; EBERHART, S. A. Reciprocal full-sib selection. **Crop Science**, Madison, v. 10, n. 3, p. 315-316, May/June 1970.
- KEERATINIJAKAL, V.; LAMKEY, K. R. Responses to reciprocal recurrent selection in BSS and BCSB1 maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 1, p. 73-73, Jan./Feb. 1993.
- MAITA, R.; COORS, J. G. Twenty cycles of biparental mass selection for prolificacy in the open-pollinated maize population golden glow. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 6, p. 1527-1532, Nov./Dec. 1996.

PATERNIANI, E.; VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection based on half sib progenies and prolific plants in maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 23, n. 4, p. 209-219, Oct./Dec. 1978.

PATERNIANI, E.; VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on testcross of half-sib families. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 2, p. 141-152, Apr./June 1977.

RAPOSO, F. V.; RAMALHO, M. A. P.; RIBEIRO, P. H. E. Alterations in heterosis of maize populations derived from single-cross hybrids after a reciprocal recurrent selection. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Londrina, v. 4, n. 1, p. 74-80, jan./mar. 2004.

SANTOS, M. F.; CÂMARA, T. M. M.; MORO, G. V. Responses to selection and changes in combining ability after three cycles of a modified reciprocal recurrent selection in maize. **Euphytica**, Wageningen, v. 157, n. 1/2, p. 185-194, Sept. 2007.

SANTOS, P. G.; JULIATTI, F. C.; BUIATTI, A. L.; HAMAWAKI, O. T. Avaliação do desempenho agrônômico de híbridos de milho em Uberlândia, MG. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 5 p. 597-602, maio 2002.

SAWAZAKI, E.; DUDIENAS, C.; PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; GALVÃO, J. C. C.; CASTRO, J. L.; PEREIRA, J. Reação de cultivares de milho à mancha de *Phaeosphaeria* no Estado de São Paulo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 32, n. 6, p. 585-589, June 1997.

SOUZA JÚNIOR, C. L. Reciprocal recurrent selection with half-sib progenies obtained alternately from non-inbred (S_0) and inbred (S_1) plants in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 1, p.19-31, Jan./Mar. 1987.

SOUZA JUNIOR, C. L. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S.; VALADARES-INGLIS, M. C. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação Mato Grosso, 2001. p. 160-199.

SOUZA JÚNIOR, C. L.; PINTO, R. M. C. Responses to a short term reciprocal recurrent selection procedure in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 45, n. 1, p. 21-28, Jan./Mar. 2000.

SOUZA SOBRINHO, F.; RAMALHO, M.A.P.; SOUZA J.C. Alternatives for obtaining double cross maize hybrids. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v.1, n. 1, p.70-76, jan./apr. 2002.

STATISTICAL ANALYSES SYSTEM. **SAS**: user's guide statistical version 8.1. 4. ed. Cary, NC: SAS. 1 CD-ROM (v. 2).

WRICKE, G.; WEBER, W.E. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. New York: Walter de Gruyter. 1986. 406 p.

CAPÍTULO 3

ESTIMATIVAS DE COMPONENTES GENÉTICOS DE VARIÂNCIA E RESPOSTAS À SELEÇÃO RECORRENTE EM POPULAÇÕES DERIVADAS DE HÍBRIDOS SIMPLES DE MILHO

1 RESUMO

As estimativas de componentes genéticos de variâncias e covariâncias associados à seleção recorrente intra e interpopulacional geram informações importantes que permite aos melhoristas definir a melhor estratégia a ser utilizada na condução de programas de melhoramento envolvendo duas populações. Dessa forma, os objetivos deste trabalho foram obter estimativas dos componentes genéticos de variâncias e covariâncias, avaliar a resposta a seleção e determinar a heterose para as populações originais (C0) e do terceiro ciclo (C3) de um programa de seleção recorrente recíproca. Para isso, foram obtidas progênies de meios-irmãos intrapopulacionais (P_{11} e P_{22}) e interpopulacionais (P_{12} e P_{21}) das populações 1 e 2 dos ciclos 0 e 3. Na safra 2007/08, cada tipo de progênie foi avaliada em látice triplo 10 x 10 em dois locais no município de Lavras, MG. Os tipos de progênies de ambas as populações foram arranjadas em faixas em um experimento para cada ciclo. Uma amostra equitativa de sementes de cada progênie foi utilizada para representar as populações *per se* e o híbrido interpopulacional dos C0 e C3, que foram avaliados nas mesmas condições em blocos ao acaso com dez repetições. Foram tomados dados de peso de espigas despalhadas, altura de plantas e nota de doenças. A partir das esperanças dos quadrados médios foram estimados os componentes genéticos de variância e covariância, que permitiram estimar as respostas esperadas com três métodos de seleção recorrente: intrapopulacional (HSS), intra- e interpopulacional (THS) e recíproca (SRR). A resposta realizada com a (SRR) e a alteração na heterose também foram obtidas. As populações C0 e C3 apresentaram estimativas de variância aditiva intra e interpopulacional de grande magnitude, evidenciando que o processo seletivo não reduziu a variabilidade genética. A decomposição da variância aditiva interpopulacional na variância dos desvios aditivos intra e interpopulacionais (σ_r^2) e na covariância entre esses desvios e seus efeitos aditivos intrapopulacionais ($Cov_{A\tau}$) evidenciou divergência entre as populações e presença de dominância para peso de espigas despalhadas. Para as outras características esses componentes podem ser desconsiderados devido o efeito aditivo intrapopulacional explicar a maior parte da variação. As estimativas da σ_r^2 elevaram-se com o processo seletivo, correspondendo ao que era esperado. Entretanto, as estimativas da $Cov_{A\tau}$ foram sempre negativas quando esperava-se que fosse positiva para a população de maior média para o caráter e negativa para a de menor média. As respostas esperadas indicam que a THS com a população 1 como testadora seria mais apropriada se as populações forem utilizadas em um programa de obtenção de híbridos de linhagens. A SRR mostrou-se mais eficiente para o melhoramento do híbrido interpopulacional e a HSS e THS foram igualmente eficientes e

superiores que os demais para o melhoramento intrapopulacional, considerando a mesma população de referência. A resposta realizada com a SRR para produtividade de espigas despalhadas foi de 4,53% por ciclo no híbrido interpopulacional, -1,25% na população 1 e 2,55% na população 2. A heterose na média parental elevou-se de 12,3% no C0 para 24,9% no C3. Diante desses resultados é possível inferir que as populações apresentam potencial para programas de seleção recorrente que visam a obtenção de híbridos de linhagens como também o melhoramento do híbrido interpopulacional.

2 ABSTRACT

The estimates of genetic variance and covariance components related to intra and interpopulation recurrent selection provide useful information which allows breeders to define the best strategy for breeding programs involving two populations. The objectives of this work were to obtain estimates of genetic variance and covariance components, to evaluate responses to selection and to determine heterosis for the original populations (C0) and for the third cycle (C3) of a reciprocal recurrent selection program. One hundred genotypes that produced both intra- and interpopulation half-sib progenies of each population (1 and 2) from C0 and C3 were sampled. On the agricultural season 2007/08, each progeny type was evaluated in a 10 x 10 triple lattice at two locations in Lavras, MG. The progenies types from each cycle were arranged in split-blocks. An equal seed sample from each progeny contributed to represent the populations *per se* and the interpopulation crosses from C0 and C3, which were evaluated in randomized complete blocks with ten replications in the same conditions. Data of unhusked ear yield, plant height and diseases scores were recorded. All genetic variance and covariance components were estimated from expected mean squares. These genetics components of C3 were used to estimate responses to reciprocal (RRS), intrapopulation (HSS) and test cross half-sib (THS) recurrent selection in interpopulation cross, populations *per se* and, to determine heterosis. Realized responses to RRS and heterosis change were also obtained. Estimates of additive genetic variance both intra- and interpopulational were of great magnitude for populations of C0 and C3, showing that the selective procedure did not reduce genetic variability. The partitioning of interpopulation additive genetic variance in to genetic variance of deviations from inter- and intrapopulation additive effects (σ_{τ}^2) and covariance between of these deviations with intrapopulation additive effects (Cov_{At}) indicated that populations 1 and 2 are divergent and presence of dominance for unhusked ear yield. For plant height and disease scores these components can be disregarded because most part of variation was explained by intrapopulation additive effect. The estimates of σ_{τ}^2 was raised by the selective process as expected. However, the estimates of Cov_{At} were always negative when it was expected to be positive for the population with higher mean and negative for the population with lower mean. The expected responses to recurrent selection indicated that THS with population 1 as tester would be more appropriated if populations were used for a hybrid breeding programs from inbred lines. RRS showed more efficiency to breed interpopulational hybrid whereas HSS and THS were equally efficient but superior to RSS for improvement of populations *per se*. The realized response to for unhusked ear yield after three cycles of RRS was 4.5%.cycle⁻¹ in the

interpopulation hybrid (direct response), -1.25 and 2.55%.cycle⁻¹ on population 1 and 2 (indirect responses), respectively. Mid parent heterosis elevated from 12.3% on C0 to 24.9% on C3. Regarding these results is possible to infer that populations 1 and 2 present great potential for recurrent selection programs aiming inbred lines hybrids or interpopulation crosses as well.

3 INTRODUÇÃO

O fenômeno da heterose, ou vigor híbrido, na agricultura, está entre as grandes contribuições da ciência para a sociedade. Alguns métodos de melhoramento foram desenvolvidos visando à obtenção de cultivares híbridas que expressassem os benefícios da heterose, como o aumento de produtividade na cultura do milho. A seleção recorrente recíproca (RRS) foi proposta originalmente por Comstock et al. (1949) para melhorar o híbrido entre duas populações explorando os efeitos aditivos e não aditivos. Além disso, este método permite também que as populações melhoradas sejam fontes de linhagens, produzindo híbridos superiores aos obtidos a partir das populações originais (Hallauer et al., 1988; Bértran & Hallauer, 1996).

Desde que foi proposta a RRS, inúmeros relatos na literatura foram destinados a esclarecer diferentes peculiaridades desse método de seleção, como sugestões de alterações ao método original (Hallauer & Eberhart, 1970; Paterniani & Vencovsky, 1977, 1978; Souza Júnior, 1987), comparações entre os métodos (Jones et al., 1971; Souza Júnior, 1983) e comprovação da sua eficiência em melhorar o híbrido interpopulacional (Hallauer, 1970; Smith, 1983; Keeratinijakal & Lamkey, 1993; Santos et al., 2007). Em diversas situações, foi relatado que esses métodos de seleção interpopulacional têm elevado significativamente a resposta no híbrido interpopulacional e em uma das populações, com resposta não satisfatória ou mesmo negativa na outra população (Souza Júnior, 1999).

Investigando os motivos genéticos da ineficiência da RRS em melhorar simultaneamente as populações envolvidas e o híbrido entre elas, Souza Júnior (1993) propôs novos componentes genéticos de variâncias e covariâncias e também um novo método, denominado *testcross half-sib selection* (THS). Este autor sugeriu obter estimativas de tais componentes e das repostas à seleção com

os diferentes métodos de seleção recorrente para populações originais (C0) e as populações melhoradas (ciclo n) e verificar suas magnitudes e alterações com a seleção. Nos poucos relatos em que estes componentes foram estimados, somente as populações originais (C0) e o híbrido interpopulacional entre estas estiveram envolvidos (Arias & Souza Júnior, 1998; Raposo & Ramalho, 2004). Portanto, é necessário obter mais estimativas para que se possam fazer inferências precisas a respeito dessa metodologia e, mais ainda, obter estimativas das populações em ciclos avançados de seleção.

Diante do exposto, o presente estudo foi realizado visando obter estimativas dos componentes genéticos de variâncias e covariâncias e avaliar a resposta à seleção e alterações na heterose das populações originais e do terceiro ciclo (C3) de um programa de RRS.

4 MATERIAL E MÉTODOS

O programa de seleção recorrente recíproca foi conduzido na área experimental da Universidade Federal de Lavras, a a 918 m de altitude, nas coordenadas 21°14'S e 40°17'W. As populações em estudo foram derivadas de dois híbridos simples (1 e 2) com alta diversidade genética, complementando-se bem e que geram um híbrido duplo muito produtivo (Souza Sobrinho et al., 2002). As populações, denominadas 1 e 2, foram obtidas pelo inter cruzamento ao acaso de 3.000 plantas F_1 dos híbridos 1 e 2 em dois campos isolados, respectivamente. Dessa forma, foram obtidas duas populações S_0 em equilíbrio de Hardy-Weinberg, desconsiderando os genes ligados (Wricke & Weber, 1986). Em seguida, foi iniciado o programa de seleção recorrente recíproca, semelhante ao proposto por Souza Júnior (1987), no qual se avaliam progênies de meios-irmãos obtidos alternadamente de plantas S_0 e S_1 . Neste caso, alternou-se entre progênies de irmãos germanos e meios-irmãos como unidades de avaliação.

Visando acompanhar as alterações nos componentes de variâncias e covariâncias genéticas, foram obtidas, na safra de 2006/07, progênies de meios-irmãos intrapopulacionais (P_{11} e P_{22}) e interpopulacionais (P_{12} e P_{21}) das populações 1 e 2, antes do processo seletivo (Ciclo 0 – C_0) e após três ciclos de RRS (Ciclo 3, C_3), totalizando oito tipos de subpopulações, cada uma representada por 100 progênies. Para a obtenção das progênies do C_0 , 100 plantas S_0 de cada população foram representadas por suas respectivas progênies S_1 . Esse procedimento é um modo elegante de aumentar o número de sementes para a avaliação porque os gametas produzidos por um conjunto de plantas S_1 são os mesmos da planta S_0 que os originou. Em dois campos isolados, todas as progênies S_1 de ambas as populações foram semeadas por uma linha de 3 m no método irlandês, ou seja, uma linha de genitor masculino a cada três linhas de

genitor feminino, que são emasculadas antes da antese. Em um dos campos, uma mistura equitativa de sementes das progênies S_1 da população 1 foi utilizada como genitor masculino, em que foram obtidas as P_{11} e P_{21} , colhendo em “bulk” todas as espigas de uma linha. Da mesma maneira, no outro campo, a população 2 foi o genitor masculino, obtendo-se as P_{22} e P_{12} . As progênies do C3 foram obtidas a partir de plantas prolíficas S_0 em cada população. Para isso, as plantas prolíficas tiveram suas espigas inferiores polinizadas com um “bulk” de pólen da própria população e suas espigas superiores polinizadas com um “bulk” de pólen da população recíproca. Portanto, as plantas prolíficas S_0 da população 1 do C3 geraram as P_{11} nas espigas inferiores e as P_{12} nas espigas superiores. Analogamente, foram geradas as P_{22} e P_{21} da população 2 do C3.

Na safra 2007/08, os experimentos foram instalados nos campos experimentais do Departamento de Biologia (DBI) e da Fazenda Vitorinha da Universidade Federal de Lavras (UFLA), município de Lavras, MG. As progênies intra e interpopulacionais de cada população foram avaliadas em látices triplos 10 x 10. Os tipos de progênies (intra e interpopulacionais) foram arranjados em faixas, com a parcela principal representando as plantas S_0 e as subparcelas, um tipo de progênie. Esse delineamento experimental compreendeu ambas as populações de um dos ciclos (C0 ou C3). Portanto, foram estabelecidos dois experimentos em faixas por local. As subparcelas foram duas linhas de 3 m espaçadas 0,8 m entre si e 0,23 m entre plantas dentro das linhas, após o desbaste (55.000 plantas por hectare). As características avaliadas foram peso de espigas despalhadas (PE – g/planta), altura de plantas (AP – cm/planta) e nota de doenças [ND - escala de notas de 1 (sadia) a 5 (totalmente atacada)]. O peso de espigas foi corrigido para o estande ideal por análise de covariância e para umidade de grãos a 14%. A altura de plantas foi considerada pela média de cinco plantas competitivas tomadas do nível do chão, à altura de inserção da folha bandeira. Notas de doenças avaliaram o aspecto fitossanitário geral, em

que nota 1 representava 0% de área foliar atacada e nota 5, 100% de área foliar atacada.

Foram realizadas análises estatísticas conforme o esquema em faixas, no delineamento de blocos ao acaso por local e conjunta dos locais (Pimentel-Gomes & Garcia, 2002). Também foram realizadas análises de variâncias individuais por locais e conjuntas para cada tipo de progênie, considerando o delineamento látice. Neste caso, foi utilizado um modelo misto, considerando o efeito de progênie aleatório e o de local fixo. Logo, os quadrados médios da interação progênie x locais e do erro foram os denominadores para os testes F para as fontes de variação progênie e progênie x locais, respectivamente. Posteriormente, foram realizadas análises de covariâncias entre as progênie intra e interpopulacionais para cada população dos C0 e C3. Todos os processos de análises foram realizados no *Procedure for General Linear Models* do aplicativo computacional SAS (SAS, 2000). As esperanças matemáticas dos quadrados médios intrapopulacionais (Q_A), interpopulacionais (Q_E) e dos produtos médios (P_{AE}) entre estes permitiram a obtenção de todas as estimativas de variâncias e covariâncias desejadas.

Assim, as estimativas de variância e covariância genética entre progênie ($\hat{\sigma}_p^2$ e $C\hat{ov}_p$) foram obtidas a partir dos quadrados médios (Q_p) e produtos médios (P_p) de progênie, e dos quadrados médios (Q_{pxa}) e produtos médios (P_{pxa}) da interação progênie x locais, de acordo com as seguintes expressões: $\hat{\sigma}_p^2 = (Q_p - Q_{pxa})/rl$ e $C\hat{ov}_p = (P_p - P_{pxa})/rl$, em que r e l são os números de repetições e locais, respectivamente. A partir dessas variâncias e covariâncias, os seguintes parâmetros genéticos foram estimados para as população 1 e 2 dos C0 e C3, respectivamente: variância aditiva intrapopulacional (σ_{A11}^2 e σ_{A22}^2), variância aditiva interpopulacional (σ_{A12}^2 e σ_{A21}^2), variância dos desvios dos efeitos aditivos intra por interpopulacionais

($\sigma_{\tau_{12}}^2$ e $\sigma_{\tau_{21}}^2$) e covariância dos efeitos aditivos intrapopulacionais com os desvios dos efeitos aditivos intra por interpopulacionais [$\text{COV}_{(A_1\tau_{12})}$ e $\text{COV}_{(A_2\tau_{21})}$]. Os erros associados a essas estimativas foram obtidos da raiz quadrada da diagonal da matriz $(C'WC)^{-1}$ no procedimento de quadrados mínimos ponderados iterativo (Kearsey & Pooni, 1998). Mais detalhes sobre este procedimento foram descritos por Arias (1995). Para isso, foi utilizado o módulo *Iterative Matrix Language*, do aplicativo computacional SAS (SAS, 2000). Utilizando os componentes de variâncias e covariâncias genéticas para as populações do C3, foram estimadas as respostas esperadas com a seleção para o híbrido interpopulacional, populações *per se* e heterose, considerando três métodos distintos de seleção: seleção recorrente recíproca ou interpopulacional (RRS), seleção recorrente intrapopulacional (HSS) e *testcross half-sib selection* (THS). Foram consideradas progênes de meios-irmãos e S₁ como unidades de avaliação e recombinação e intensidade de seleção de 15% ($i = 1,554$). Para a obtenção das estimativas dos componentes genéticos de variância e das respostas esperadas com a seleção, foram utilizadas as expressões descritas por Arias & Souza Júnior (1998).

Para a obtenção das estimativas de heterose e resposta, realizadas com a RRS, foram instalados outros experimentos. Uma amostra equitativa de sementes das progênes de meios-irmãos intra e interpopulacionais do C0 e do C3 foram utilizadas para compor os seguintes tratamentos: população 1 C0 (C0₁), população 2 C0 (C0₂), híbrido interpopulacional C0 (C0₁ x C0₂), população 1 C3 (C3₁), população 2 C3 (C3₂) e híbrido interpopulacional C3 (C3₁ x C3₂). Foi utilizado o delineamento de blocos casualizados com dez repetições e parcelas constituídas de quatro linhas de 4 m, espaçadas entre si de 0,8 m e 0,23 m entre plantas dentro das linhas após o desbaste (55.000 plantas por hectare). Somente as duas linhas centrais foram consideradas na tomada de dados, para evitar o efeito de competição, uma vez que os tratamentos

apresentam diferenças de vigor. As características avaliadas foram as mesmas dos experimentos de componentes de variâncias e covariâncias, bem como os locais de avaliação. As estimativas da heterose no C0 e C3 foram obtidas em relação à média dos parentais (h_{MP}). A resposta direta (desempenho do híbrido interpopulacional) e indireta (desempenho das populações *per se*) realizada com a RRS foi obtida pela diferença entre o desempenho médio no C3 e C0 do híbrido interpopulacional e das populações, respectivamente. Essa diferença foi dividida pelo desempenho médio no C0, permitindo as estimativas em porcentagem.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As análises de variância considerando o delineamento em faixas mostraram significância dos efeitos de local (A) e genótipos (G) em todas as características analisadas para as populações 1 e 2 do C0 (Tabela 1), indicando que as duas condições ambientais foram distintas e que existe variabilidade genética entre as plantas S_0 , para todas as características de ambas as populações. O efeito da interação genótipos x locais (G x A) foi significativo ($P < 0,01$) somente para PE e ND na população 1, revelando, neste caso, que as plantas S_0 não apresentaram comportamento coincidente frente aos locais de avaliação.

O efeito de subparcela refere-se ao tipo de progênie (T) (intra ou interpopulacional), que difere somente em relação ao testador. Desse modo, a diferença entre os tipos de progênies pode ser atribuída à divergência genética entre os testadores. Para todas as características avaliadas nas duas populações, o efeito T foi altamente significativo ($P < 0,01$), confirmando que as populações em estudo são divergentes (Tabela 1). O efeito da interação tipos x locais (T x A) foi significativo ($P < 0,01$) somente para ND na população 1 e PE na população 2, sugerindo que o comportamento dos tipos de progênies nestes casos não foi uniforme nos ambientes de avaliação. O efeito da interação genótipos x tipos (G x T) permite inferir se o tipo de testador influencia na avaliação entre plantas S_0 (genótipos). Com a significância ($P < 0,01$) do efeito G x T em todas as situações, fica claro que plantas diferentes seriam selecionadas dependendo do tipo de progênie utilizada na avaliação. O efeito da interação tripla (G x T x A) foi significativo para todas as características da população 1, indicando que os genótipos e os tipos de progênies destes não tiveram comportamentos coincidentes nos locais de avaliação. Já na população 2, o efeito dessa interação foi não significativo para todos os caracteres avaliados.

TABELA 1 Resumos das análises de variância para produção de espigas despalhadas (PE), altura de plantas (AP) e nota de doenças (ND) em avaliações de progênies de meios-irmãos intra e interpopulacionais arranjadas em faixas das populações 1 e 2 do ciclo 0.

F.V	G.L	Quadrados médios					
		População 1 C0			População 2 C0		
		PE (g/planta)	AP (cm)	ND	PE (g/planta)	AP (cm)	ND
Local (A)	1	104441,5**	440448,2**	3,36**	136815,7**	277096,0**	135,68**
Genótipo (G)	99	1331,27**	607,74**	0,23**	1521,8**	363,67*	1,37**
G x A	99	1170,96**	268,20 ^{ns}	0,14**	554,95 ^{ns}	262,7481 ^{ns}	0,84 ^{ns}
Erro a	342	617,92	254,78	0,09	538,61	275,0319	0,87
Tipo (T)	1	264106,4**	29362,92**	5,67**	96142,83**	10890,19**	39,06**
T x A	1	4630,21 ^{ns}	826,60 ^{ns}	10,92**	13715,52**	150,5208 ^{ns}	1,96 ^{ns}
Erro b	58	1296,00	868,9321	0,23	1690,76	840,74	1,03
G x T	99	1307,09**	443,61**	0,35**	1445,09**	397,4291**	1,28**
G x T x A	99	1050,56**	313,36**	0,14*	601,467 ^{ns}	233,5229 ^{ns}	0,87 ^{ns}
Erro c	342	558,32	208,56	0,11	512,69	252,23	0,84
CV% ¹		13,03	7,16	2,83	12,26	7,80	33,38
Média		181,32	201,57	11,55	184,71	203,47	2,75

¹coeficiente de variação experimental; ^{ns}, * e ** teste F não significativo, P<0,05 e P<0,01, respectivamente.

Na Tabela 2, estão apresentados os resultados das análises de variância no delineamento em faixas, para as populações 1 e 2 do ciclo 3 (C3). Assim como para as populações do C0, neste caso, os ambientes de avaliação diferiram entre si. O efeito G foi significativo ($P < 0,01$) para todas as características de ambas as populações e é um indicativo de que há variabilidade genética a ser explorada após três ciclos de RRS. O efeito da interação G x A apresentou resultados similares aos do C0. Os genótipos da população 2 do C3 tiveram comportamento coincidente nos ambientes para todas as características e os genótipos da população 1 do C3 não apresentaram comportamento coincidente para PE.

Para todas as características avaliadas nas duas populações, o efeito T foi significativo ($P < 0,01$), indicando que o processo seletivo permitiu, no mínimo, a manutenção da divergência entre as populações (Tabela 2). O efeito da interação T x A foi significativo para PE, em ambas as populações, indicando que o nível de divergência não foi uniforme quanto aos ambientes, mesmo após a seleção praticada nestes locais. A significância do efeito da interação G x T revela que a utilização de progênies intrapopulacionais levará à seleção dos genótipos S_0 do C3 diferentes daqueles selecionados com informação de progênies interpopulacionais, exceto para AP e ND na população 1. Assim como os demais efeitos, a interação G x T x A apresentou resultados semelhantes aos do C0. Neste caso, foi significativo ($P < 0,05$) somente para PE da população 1.

TABELA 2 Resumos das análises de variância para produção de espigas despalhadas (PE), altura de plantas (AP) e nota de doenças (ND), em avaliações de progênies de meios-irmãos intra e interpopulacionais arranjadas em faixas das populações 1 e 2 do ciclo 3.

F.V	G.L	Quadrados médios					
		População 1 C3			População 2 C3		
		PE (g/planta)	AP (cm/planta)	ND	PE (g/planta)	AP (cm/planta)	ND
Local (A)	1	395142,2**	8315,03**	-	299716,9**	6932,07**	-
Genótipo (G)	99	1277,30**	525,26**	0,19**	2230,83**	711,18**	0,25**
G x A	99	1149,49*	205,37 ^{ns}	-	937,43 ^{ns}	188,19 ^{ns}	-
Erro a	342	847,584	245,38	0,10 ^{ns}	805,03	273,60	0,12
Tipo (T)	1	907885,9**	234831,3**	16,17**	157435,7**	46261,06**	27,31**
T x A	1	13152,5*	1662,12 ^{ns}	-	14138,15**	2549,32 ^{ns}	-
Erro b	58	1896,05	234,53	0,18	1330,06	745,45021	0,45
G x T	99	1945,52**	265,88 ^{ns}	0,11 ^{ns}	1912,39**	432,18**	0,18**
G x T x A	99	1309,76*	266,86 ^{ns}	-	1031,26 ^{ns}	305,19 ^{ns}	-
Erro c	342	985,23	954,73	0,11	873,1441	261,2089	0,11
CV% ¹		18,91	8,00	11,95	16,32	8,07	13,33
Média		166,0	191,52	2,84	181,05	200,37	2,50

¹ coeficiente de variação experimental; ^{ns}, * e ** teste F não significativo, P<0,05 e P<0,01, respectivamente.

Nas análises de variâncias para cada tipo de progênie (intra e interpopulacional) das populações 1 e 2 do C0, foram detectadas diferenças significativas ($P < 0,05$) entre as progênies (P) em todas as situações, exceto para AP nas P₂₂ e para PE nas P₁₂ (Tabela 3). Esses resultados confirmam a presença de variância genética aditiva significativa entre as progênies de ambas as populações e indicam que os híbridos simples que deram origem a elas devem possuir grande número de locos em heterozigose. O efeito da interação progênies x locais (P x A) foi mais pronunciado para a população 1, indicando comportamento discrepante para PE nos dois tipos de progênie e nas P₁₁ para ND frente aos locais de avaliação.

TABELA 3 Quadrados e produtos médios (QM e PM) para produção de espigas (PE), altura de plantas (AP) e nota de doenças (ND) em avaliações de progênies de meios-irmãos intra e interpopulacionais do ciclo 0 (CO).

FV	GL	Populações					
		População 1 C0			População 2 C0		
		QM ₁₁	QM ₁₂	PM ₁₂	QM ₂₂	QM ₂₁	PM ₂₁
PE (g/planta)							
Local (A)	1	32545,2 ^{ns}	76526,41*	49795,43	31947,0 ^{ns}	118584,2*	61471,27
Progênie (P)	99	1372,615*	1265,74 ^{ns}	12,52	1453,06**	1584,65**	38,74
P x A	99	996,66**	1224,85**	59,85	472,23 ^{ns}	684,19 ^{ns}	-22,89
Erro	342	622,943	553,30	29,04	494,33	556,97	13,13
CV (%) ¹		14,99	11,99		12,65	12,18	
Médias		166,49	196,16		175,76	193,66	
AP (cm/planta)							
Local (A)	1	231673,5*	195662,0**	227738,85	132165,0*	145085,3*	138472,7
Progênie (P)	99	449,97**	474,68**	150,25	242,40 ^{ns}	518,69**	-16,88
P x A	99	192,59 ^{ns}	230,10 ^{ns}	56,03	247,09 ^{ns}	249,18 ^{ns}	14,61
Erro	342	152,56	212,92	72,87	231,85	295,41	11,40
CV (%)		6,27	7,05		7,59	8,32	
Médias		196,97	206,79		200,46	206,48	
ND (escala de notas)							
Local (A)	1	13,20**	1,08 ^{ns}	-3,78	64,69*	52,51**	77,08
Progênie (P)	99	0,24*	0,34**	-0,06	0,71**	0,40**	0,82
Continua...							

TABELA 3, Cont.

P x A	99	0,16**	0,11 ^{ns}	0,00	0,18**	0,15 ^{ns}	0,67
Erro	342	0,11	0,09	-0,01	0,12	0,17	0,73
CV (%)		11,19	11,14		12,13	15,86	
Médias		2,90	2,76		2,88	2,57	

¹ coeficiente de variação experimental; ^{ns}, * e ** F não significativo, P<0,05 e P<0,01.

Os resultados das análises de variância individuais para cada tipo de progênie das populações do C3 encontram-se na Tabela 4. Foram detectadas diferenças (P<0,01) entre as progênies em quase todas as situações. Nos casos em que o efeito de progênies foi não significativo para PE, P₁₂ e P₂₂, grande parte da variação total foi atribuída ao efeito da interação P x A. Esses resultados indicam a existência de variabilidade genética a ser explorada em novos ciclos seletivos. O efeito desta interação mostrou-se significativo (P<0,01) somente para PE nas progênies intrapopulacionais de ambas as populações, indicando que o comportamento dessas progênies não foi coincidente nos ambientes de avaliação.

TABELA 4 Quadrados e produtos médios (QM e PM) para produção de espigas (PE), altura de plantas (AP) e nota de doenças (ND) em avaliações de progênies de meios-irmãos intra e interpopulacionais do ciclo 3 (C3).

FV	GL	Populações					
		População 1 C3			População 2 C3		
		QM ₁₁	QM ₁₂	PM ₁₂	QM ₂₂	QM ₂₁	PM ₂₁
PE (g/planta)							
Local (A)	1	132336,5*	280837,4*	189357,1	93620,8 ^{ns}	221664,09*	141707,3
Progênie (P)	99	1260,23**	1986,26 ^{ns}	-324,27	1156,75 ^{ns}	2990,09**	144,33
P x A	99	730,92**	1725,41 ^{ns}	-87,13	891,26**	1083,31 ^{ns}	-51,78
Erro	342	441,26	1382,01	-50,11	600,17	1062,86	-24,43
CV (%) ¹		15,19	19,21		14,45	16,92	
Médias		138,10	193,47		169,55	192,66	
AP (cm/planta)							
Local (A)	1	8361,04 ^{ns}	1292,13 ^{ns}	3068,89	8970,67 ^{ns}	542,94 ^{ns}	1827,05
Progênie (P)	99	353,91**	446,42**	145,69	581,38**	563,51**	119,42
P x A	99	226,26 ^{ns}	245,25 ^{ns}	-23,78	213,70 ^{ns}	279,21 ^{ns}	-56,81

continua...

TABELA 4, Cont.

Erro	342	251,21	228,99	5,65	281,68	253,07	8,36
CV (%)		8,94	7,36		8,64	7,70	
Médias		177,35	205,55		194,17	206,58	
				ND (escala de notas)			
Local (A)	1	-	-	-	-	-	-
Progênie (P)	99	0,17**	0,13 ^{ns}	0,036	0,19**	0,24**	0,034
P x A	99	-	-	-	-	-	-
Erro	171	0,10	0,11	-0,008	0,12	0,10	0,004
CV (%)		10,50	12,63		13,05	14,20	
Médias		3,00	2,67		2,71	2,28	

¹ coeficiente de variação experimental; ^{ns}, * e ** F não significativo, P<0,05 e P<0,01, respectivamente.

Para o sucesso de um programa de melhoramento é necessário que ocorra variabilidade genética nas populações envolvidas. As análises de variância já evidenciaram este fato, porém, as estimativas de parâmetros genéticos são mais informativas, permitindo aos melhoristas definir estratégias a serem conduzidas. As estimativas de variância genética aditiva intrapopulacional ($\hat{\sigma}_A^2$) no C0 foram maiores para a população 2, com exceção para AP, que foi nula (Tabela 5). A estimativa da variância aditiva intrapopulacional da população 2 ($\hat{\sigma}_{A22}^2$) para PE foi superior à média de 58 estimativas ($\hat{\sigma}_A^2 = 309,0$) relatada por Vencovsky et al. (1988), enquanto que a obtida da população 1 foi ligeiramente inferior. Em outro trabalho com a população 1, Raposo & Ramalho (2004) observaram estimativa bem inferior [$49,44 \text{ (g/planta)}^2$] a deste estudo. A $\hat{\sigma}_{A11}^2$ para AP foi inferior à média obtida de 16 populações ($\hat{\sigma}_A^2 = 321,0$) relatada por Miranda Filho (1985) e similar à estimativa obtida para a população BR-105 ($\hat{\sigma}_A^2 = 185,74$), por Arias & Souza Júnior (1998). Esses resultados constatarem que as populações derivadas de híbridos simples apresentam variância genética aditiva suficiente para permitir sucesso em programas de melhoramento

intrapopulacionais. É oportuno comentar que a população 2 pode não responder à seleção para o caráter altura de plantas.

As estimativas das variâncias genéticas aditivas interpopulacionais do C0, assim como as intrapopulacionais, foram superiores para a população 2 (Tabela 5). A estimativa da variância aditiva interpopulacional para a PE da população 1 ($\hat{\sigma}_{A12}^2$) foi baixa e com elevado erro associado. Apesar disso, a média das estimativas da variância aditiva interpopulacional das populações 1 e 2 para PE [$\hat{\sigma}_{A(12)}^2 = \frac{1}{2} (\hat{\sigma}_{A12}^2 + \hat{\sigma}_{A21}^2) = 345,16$] foi superior à média de 58 estimativas (203,9), descrita por Vencovsky et al. (1988). Para AP, a média das variâncias aditivas interpopulacionais ($\hat{\sigma}_{A(12)}^2 = 188,5$) foi similar à média (193,5) de dois trabalhos (Miranda Filho, 1985; Arias & Souza Júnior, 1998). Estes resultados confirmam que as populações envolvidas apresentam grande potencial para um programa de seleção recorrente recíproca.

As variâncias aditivas interpopulacionais foram decompostas em seus componentes: variância aditiva intrapopulacional, variância dos desvios aditivos intra por interpopulacionais (σ_r^2) e covariância entre esses desvios com os efeitos aditivos (Cov_{Ar}), de acordo com Souza Júnior (1993). De modo geral, a $\hat{\sigma}_r^2$ apresentou valores maiores para a população 2 e baixos erros associados em ambas as populações do C0 (Tabela 5). A única estimativa que apresentou elevado erro associado foi $\hat{\sigma}_{r12}^2$ para PE e, mesmo considerando o menor valor absoluto (60,5) em que esta estimativa está contida, ela é ainda maior que as estimativas obtidas ($\hat{\sigma}_{r12}^2 = 37,6$ e $\hat{\sigma}_{r21}^2 = 47,0$) por Arias & Souza Júnior (1998) para as populações BR-106 e ESALQ-PB1. Em outras estimativas encontradas na literatura, Raposo (2002), trabalhando com populações também derivadas de híbridos simples (AG9012 e C333B), relatou $\hat{\sigma}_{r12}^2 = -121,85$ e $-199,37$ e $\hat{\sigma}_{r21}^2 = 148,08$ e $110,11$, para PE e AP nas populações 1 e 2, respectivamente. Arias &

Souza Júnior (1998) observaram estimativas inferiores às relatadas neste estudo, para PE e AP, na população BR-106 ($\hat{\sigma}_{r21}^2 = 69,6$ e $18,6$) e na população BR-105 ($\hat{\sigma}_{r21}^2 = 433,7$ e $164,2$). O significado genético da σ_r^2 pode ser mais bem entendido quando se observa a sua expressão em função das frequências alélicas das populações envolvidas e da presença de dominância, ou seja, $\sigma_{r12}^2 = 8pq(p-r)^2d^2$ e $\sigma_{r21}^2 = 8rs(p-r)^2d^2$. Nessas expressões, p e r referem-se à frequência dos alelos favoráveis nas populações 1 e 2, respectivamente e q e s , às frequências dos alelos desfavoráveis das mesmas; já d representa o valor genotípico dos heterozigotos. Assim, fica explícita sua relação direta com a heterose.

Infere-se, portanto, que as populações envolvidas são divergentes e com presença de dominância para os caracteres em questão, condição para a existência de heterose e também, como já comentado, potencial para um programa de seleção recorrente recíproca.

Com relação à covariância dos efeitos aditivos com seus desvios intra por interpopulacionais do CO, todas as estimativas foram negativas e, em alguns casos, com elevados erros (Tabela 5). Arias & Souza Júnior (1998) relataram situação semelhante com estimativas da população BR-106 ($C\hat{ov}_{A1\tau12}$) de $-41,08$ e $-8,90$ e da população BR-105 ($C\hat{ov}_{A2\tau21}$), de $-88,41$ e $-44,67$ para PE e AP, respectivamente. Em outro relato (Raposo 2002), também foram obtidas estimativas negativas para PE e AP, em ambas as populações envolvidas ($C\hat{ov}_{A1\tau12} = -208,08$ e $-17,32$ e $C\hat{ov}_{A2\tau21} = -7,27$ e $-25,48$). Essas covariâncias são determinadas pelas expressões descritas por Souza Júnior (1993) $\{Cov_{A1\tau12} = 2pq(p-r)[a + (1-2p)d]d$ e $Cov_{A2\tau21} = 2rs(r-p)[a + (1-2r)d]d\}$, em que a é o desvio dos homozigotos em relação ao ponto médio. Logo, espera-se que para que um loco contribua para essas covariâncias, é necessária divergência genética ($p \neq r$) e presença de dominância e, conseqüentemente, a covariância seria positiva para a população com maior frequência média de alelos favoráveis e

negativa para a população com menor frequência média desses alelos. No entanto, incoerências entre o que era esperado na teoria e os trabalhos práticos foram relatados em todas as situações em que essas estimativas foram obtidas (Arias & Souza Júnior, 1998; Raposo & Ramalho, 2004; Silva, 2006), principalmente as estimativas sempre negativas das covariâncias. Considerando os resultados obtidos e os relatados na literatura, observa-se que as covariâncias estimadas não têm permitido inferir a respeito das propriedades genéticas das populações.

TABELA 5 Estimativas de variâncias genéticas aditivas intrapopulacionais ($\hat{\sigma}_{A11}^2$ e $\hat{\sigma}_{A22}^2$), interpopulacionais ($\hat{\sigma}_{A12}^2$ e $\hat{\sigma}_{A21}^2$), variâncias dos desvios dos efeitos aditivos intra por interpopulacionais (σ_r^2) e covariâncias dos efeitos aditivos com seus desvios ($C\hat{ov}_{A\tau}$) em avaliações de progênies de meios-irmãos intra e interpopulacionais dos ciclo 0 e 3 (C0 e C3).

Caracteres ^a	População 1 C0 (DKB 333B)			
	$\hat{\sigma}_{A11}^2$	$\hat{\sigma}_{A12}^2$	$\hat{\sigma}_{r12}^2$	$C\hat{ov}_{(A1\tau12)}$
PE	275,70±159,13	29,99 ± 165,24	375,11 ± 314,62	-155,205 ± 96,18
AP	188,74 ± 45,92	179,36 ± 49,48	229,92 ± 65,40	-59,82 ± 22,23
ND	0,053 ± 0,027	0,168 ± 0,034	0,312 ± 0,071	-0,049 ± 0,019
	População 1 C3 (DKB 333B)			
	$\hat{\sigma}_{A11}^2$	$\hat{\sigma}_{A12}^2$	$\hat{\sigma}_{r12}^2$	$C\hat{ov}_{(A1\tau12)}$
PE	393,54±136,67	191,29±246,82	937,45±440,93	-284,92±104,94
AP	94,91±39,41	147,52±47,78	-9,56±68,20	15,54±21,07
ND	0,103±0,035	0,028±0,028	-0,00016±0,034	-0,019±0,015
	População 2 C0 (DOW 657)			
	$\hat{\sigma}_{A22}^2$	$\hat{\sigma}_{A21}^2$	$\hat{\sigma}_{r21}^2$	$C\hat{ov}_{(A2\tau21)}$
PE	667,35±137,03	660,34±161,92	1237,3±293,59	-311,08±85,29
AP	-3,43±32,47	197,64±53,98	240,40±86,49	-9,83±21,73
ND	0,388±0,069	0,178±0,040	0,356±0,107	-0,141±0,018

continua...

TABELA 5, Cont.

	População 2 C3 (DOW 657)			
	$\hat{\sigma}_{A22}^2$	$\hat{\sigma}_{A21}^2$	$\hat{\sigma}_{\tau21}^2$	$C\hat{o}V_{(A2\tau21)}$
PE	194,69±136,99	1401,5±298,35	1307,9±411,11	-25,27±95,15
AP	269,64±58,11	208,71±58,97	219,28±102,26	-70,05±32,20
ND	0,102±0,041	0,193±0,046	0,207±0,049	-0,029±0,018

^a PE - produtividade de espigas (g/planta)²; AP - altura de plantas (cm/planta)² e ND - nota de doenças.

Após três ciclos de RRS, foram obtidas estimativas dos componentes de variâncias e covariâncias genéticas, visando verificar a ação do processo seletivo. Os resultados das estimativas de tais componentes genéticos estão apresentados na Tabela 5.

Comparando-se as estimativas das variâncias genéticas aditivas intrapopulacionais do C0 com o C3, observaram-se, para PE e ND, redução na população 2 e aumento para a população 1. Contudo, apenas para PE na população 1 as estimativas do C0 e do C3 situaram-se dentro dos limites do erro padrão e, portanto, não diferiram entre si. Já para AP, a $\hat{\sigma}_{A22}^2$, que foi nula no C0, foi significativamente maior que a mesma estimativa para a população 1 do C3. Em um estudo comparando as variâncias genéticas aditivas nas populações BSSS e BSCB após quatro ciclos de RRS, Hallauer (1970) relatou resultados similares para PE. Entretanto, um apanhado após oito ciclos neste programa de RRS não evidenciou mudanças na variabilidade genética com a seleção (Hallauer & Miranda Filho, 1988).

Os resultados aqui obtidos, aliados aos relatados na literatura, mostram que, durante um programa de RRS, as variâncias genéticas intrapopulacionais podem variar em magnitude, sem que isso comprometa a variabilidade genética das populações, portanto, possibilitando o sucesso das populações envolvidas em programas de melhoramento intrapopulacional.

Quanto às variâncias aditivas interpopulacionais do C3 (Tabela 5), pode-se observar que a estimativa para PE da população 2 foi duas vezes maior, quando comparada com o C0. Apesar do aumento para a mesma estimativa da população 1, o erro foi muito elevado, indicando que esta pode ser nula. Para AP, não houve alterações e para ND ocorreu redução na população 1, com elevado erro associado. A partir desses resultados, é possível inferir que houve aumento da variabilidade genética, principalmente para PE, caráter de maior importância na cultura do milho. Vários relatos foram encontrados na literatura, corroborando os resultados obtidos neste estudo (Schnicker & Lamkey, 1993; Rezende & Souza Júnior, 2000). Portanto, é esperado que ganhos genéticos sejam alcançados em futuros ciclos com a seleção interpopulacional.

De acordo com a teoria, é esperado que haja redução da variabilidade genética durante o processo da seleção recorrente. No entanto, os resultados descritos na literatura e os obtidos neste estudo mostraram o inverso, principalmente nos ciclos iniciais. Uma explicação para este fato é que, nas fases de recombinação, os blocos gênicos são quebrados e vão, a cada recombinação, gerando maior variabilidade genética nas populações de ciclos avançados, se comparadas com as populações iniciais.

Analisando-se as $\hat{\sigma}_r^2$ obtidas para as populações do C3, percebe-se aumento em suas magnitudes para PE em relação às estimativas obtidas com as populações do C0. Para AP e ND ocorreram reduções, sendo mais acentuadas para as estimativas da população 1. Quanto às $C\hat{v}_{A\tau}$, novamente foram negativas ou com elevados erros, que não permitem inferir quanto ao sinal da estimativa. Em ambas as populações, as $C\hat{v}_{A\tau}$ foram de magnitudes bem menores que as estimativas da variância aditiva intrapopulacional para AP e ND, indicando que os efeitos aditivos explicaram a maior parte da variação para essas características. Sendo assim, as comparações das $C\hat{v}_{(A\tau)}$ das populações originais (C0) com as do C3 se justificam apenas para o caráter produção de

espigas. Nota-se que suas magnitudes em módulo aumentaram para a população 1 e reduziram-se para a população 2 após três ciclos de seleção. Infelizmente, não foram encontrados relatos desses componentes em populações de ciclos seletivos avançados.

De acordo com estudo teórico, Souza Júnior (1993) demonstrou que é esperado o aumento da magnitude desses componentes com a RRS para caracteres com grau médio de dominância d/a entre 0,75 a 1,25 (ex. produção de grãos) e que, para caracteres com d/a próximo ou abaixo de 0,5 (por exemplo, altura de plantas), os componentes podem ser desconsiderados. De modo geral, os resultados aqui obtidos estão de acordo com esperado a teoria. As estimativas das $\hat{\sigma}_r^2$ e $C\hat{ov}_{A\tau}$ se elevaram para PE com o processo seletivo, enquanto que para AP e ND apresentaram redução.

Diante de todos os resultados apresentados neste estudo, algumas observações devem ainda ser comentadas. A magnitude das estimativas de componentes genéticos de variância, no caso a $\hat{\sigma}_A^2$, sofre forte influência da interação progênes por ambientes ($\hat{\sigma}_{AE}^2$), principalmente quando o número de ambientes avaliados é pequeno. Hallauer & Miranda Filho (1988) relataram que, na média de vários relatos de programas de seleção recorrente, o componente da interação correspondeu a 51,6% do componente genético para a produção de grãos.

Comparando-se os componentes genéticos com os seus respectivos componentes da interação para PE na população 1 do C0 ($\sigma_{A11}^2 = 275,7$ e $\hat{\sigma}_{AE11}^2 = 548,1$; $\hat{\sigma}_{A12}^2 = 29,9$ e $\hat{\sigma}_{AE12}^2 = 984,9$) e do C3 ($\sigma_{A11}^2 = 393,5$ e $\hat{\sigma}_{AE11}^2 = 430,7$; $\hat{\sigma}_{A12}^2 = 191,3$ e $\hat{\sigma}_{AE12}^2 = 510,6$), observa-se que $\hat{\sigma}_{AE}^2$ foi de 1,1 a 32,9 vezes maior que $\hat{\sigma}_A^2$. No caso da população 2, somente a população *per se* do C3 apresentou o componente da interação maior que o componente genético

($\hat{\sigma}_{A22}^2 = 194,7$ e $\hat{\sigma}_{AE22}^2 = 426,9$). Apesar das estimativas das variâncias genéticas aqui obtidas estarem de acordo com resultados encontrados na literatura, como discutido anteriormente, a avaliação em mais ambientes poderia permitir que essas estimativas fossem mais fidedignas, principalmente para a população 1, que foi a mais afetada pela interação com os locais de avaliação.

É possível que a interação progênies por ambientes, neste caso, tenha prejudicado a precisão das $\hat{\sigma}_r^2$ e $C\hat{ov}_{Ar}$, pois essas estimativas são obtidas a partir dos quadrados e produtos médios das análises para as progênies intra e interpopulacionais e, conseqüentemente, estão sujeitas às adversidades que ocorrem na condução de experimentos envolvendo grande número de progênies e tipos de progênies. Os erros associados aos componentes, em alguns casos, têm sido elevados, pois há dependência entre os parâmetros estimados ($\hat{\sigma}_r^2$ e $C\hat{ov}_{Ar}$) e as variáveis utilizadas (quadrados e produtos médios). O processo iterativo, que é uma tentativa de amenizar este problema, convergiu com apenas uma iteração, pois o número de equações usadas no modelo é igual ao número de parâmetros (componentes) estimados.

Esses componentes genéticos de variâncias e covariâncias foram desenvolvidos para investigar a ineficiência, tanto da seleção intrapopulacional quanto interpopulacional, em melhorar simultaneamente as populações *per se* e o híbrido interpopulacional. Assim, as estimativas desses componentes das populações do C3 foram utilizadas para obter as respostas esperadas com a seleção recorrente recíproca (RRS), seleção intra e interpopulacional com as populações 1 e 2 como testadoras [THS (1) e THS (2)] e seleção recorrente intrapopulacional (HSS). Foram utilizados os dados para peso de espigas despalhadas e os resultados estão apresentados na Tabela 6.

TABELA 6 Respostas esperadas por ciclo com a seleção recorrente recíproca (RRS), seleção intra e interpopulacional [THS (1) e (2)] e seleção recorrente intrapopulacional (HSS) para peso de espigas despalhadas (g/planta).

	RRS	THS (1) ^c	THS (2)	HSS
Gs(12) ^a	27,15 (14,0) ^b	18,76 (9,7)	7,74 (4,0)	-0,66 (-0,3)
Gs(11)	-7,18 (-5,2)	20,12 (14,6)	-7,18 (-5,2)	20,12 (14,6)
Gs(22)	4,78 (2,8)	4,78 (2,8)	10,39 (6,1)	10,39 (6,1)
Gs(h)	28,87 (72,2)	6,31 (16,1)	6,13 (15,6)	-15,91 (-40,5)

^a Gs(12), Gs(11), Gs(22) e Gs(h) refere-se às respostas no híbrido interpopulacional, população 1, população 2 e heterose, respectivamente.

^b Respostas em porcentagem (%).

^c Métodos THS (1) e (2) usa as população 1 e 2 como testadoras.

Os relatos na literatura e os obtidos aqui divergiram apenas quanto à eficiência relativa dos métodos para o híbrido interpopulacional. O estudo teórico de Souza Júnior (1993) revelou que o THS utilizando a população com menor frequência de alelos favoráveis seria mais eficiente que a RRS. Já Arias & Souza Júnior (1998) verificaram que ambos os métodos teriam a mesma resposta esperada no híbrido interpopulacional, utilizando a população de maior média para peso de espigas como testadora. As diferenças nos resultados se devem, principalmente, à influência das estimativas de covariâncias que apresentaram sinais e magnitudes diferentes nos casos relatados. As informações de todos estes parâmetros genéticos seriam úteis na escolha da população a ser utilizada como testadora na THS. Infelizmente, essa metodologia não foi conclusiva neste e nos demais estudos práticos, além do processo de obtenção dessas estimativas ser trabalhoso e sujeito a elevados erros associados. Considerando as populações deste estudo, fica claro que o apropriado seria adotar a THS com a população 1 como testadora para a obtenção de híbridos de linhagens e a RRS se o objetivo for o híbrido interpopulacional.

O programa de RRSM com as populações 1 e 2 foi avaliado quanto à resposta realizada no híbrido interpopulacional, populações *per se* e heterose. Foram observadas diferenças ($P < 0,01$) entre os tratamentos, para todas as

características avaliadas. A interação tratamentos por locais foi não significativa também para todas as características (dados não apresentados), indicando que o comportamento das populações *per se* e dos híbridos interpopulacionais foram coincidentes nos locais de avaliação. Os resultados das médias das populações e dos híbridos interpopulacionais estão apresentados na Tabela 7.

TABELA 7 Estimativas das médias das populações *per se* e seus híbridos no C0 e C3, da heterose em relação à média parentais (h_{MP}) e resposta realizada (RS) com a seleção recorrente recíproca em milho.

Populações	Características					
	Produção de espigas (t/ha)		Altura de plantas (cm)		Nota de doenças	
	C0	C3	C0	C3	C0	C3
Pop. 1(1)	7,19 C ¹	6,92 C	172,78 B	175,44 B	2,51 B	2,37 B
Pop. 2 (2)	7,72 C	8,31 B	175,31 B	189,06 A	3,075 A	2,7 B
1 x 2	8,38 B	9,52 A	178,37 B	195,44 A	3,075 A	2,7 B
h_{MP}	0,92 (12,3) ²	1,90 (24,9)	4,3 (2,48)	13,2 (7,2)	0,28 (10,1)	0,16 (6,4)
RS/ciclo	0,38 (4,53)		5,7 (3,2)		-0,12 (4,1)	

¹ Médias seguidas por letras iguais não diferiram, pelo teste de Scott e Knott ($P < 0,05$); ² valores em porcentagem.

Apesar de não ter sido detectada diferença significativa entre a C0₁ e a C3₁, nota-se tendência de redução da média para PE na população 1 (Tabela 7). Já a população 2 teve sua média elevada significativamente em cerca de 0,6 t/ha após a seleção. A resposta indireta à seleção para PE foi de -1,25%/ciclo na população 1 e de 2,55%/ciclo para a população 2. Pequenas taxas de melhoramento nas populações *per se* ou mesmo negativas, tais quais as observadas neste estudo, têm sido relatadas em diversas ocasiões (Martin & Hallauer, 1980; Smith, 1983; Keeratinijakal & Lamkey, 1993; Souza Júnior, 1999). Esta situação pode dificultar a utilização da população com menor

desempenho em um programa de obtenção de híbridos de linhagens, uma vez que o desempenho das linhagens é altamente correlacionado com o desempenho das populações parentais.

A RRS foi eficiente em melhorar a produtividade do híbrido interpopulacional. O C3₁ x C3₂ produziu 1,14 t/ha a mais que o C0₁ x C0₂, refletindo uma resposta direta a RRS de 4,53% por ciclo para PE (Tabela 7). Poucos são os trabalhos publicados com a RRS em populações derivadas de híbridos simples. Coors (1999) apresentou resultados de cinco ciclos de RRS para o melhoramento de dois híbridos duplos (W577 e W03545), com respostas diretas de 6,2% e 4,5% por ciclo, para os respectivos híbridos. Raposo et al. (2004), trabalhando com a combinação dos híbridos simples AG9012 e C333B, relataram resposta de 5,7% em um ciclo seletivo. Resultados de ganhos genéticos realizados com a RRS são mais frequentes em outros tipos de populações, principalmente nos Estados Unidos. Uma revisão de 14 programas de RRS com mais de quatro ciclos foi realizada por Coors (1999), revelando que o ganho médio realizado foi de 4,6%/ciclo. A resposta direta a RRS, encontrada neste estudo, foi muito similar às encontradas em relatos da literatura, no entanto, não foi discutida a questão tempo para completar o ciclo. Como o procedimento de RRS adotado neste estudo permitiu concluir, em média, um ciclo em menos de 1,5 ano, a resposta/ciclo/ano foi superior aos relatos cujos ciclos se completam em, no mínimo, dois anos.

As estimativas de heterose em relação à média parental (h_{MP}) para PE no híbrido interpopulacional aumentou em 0,33 t/ha/ciclo, ou, expressas em porcentagem, aumentou de 12,3% para 24,9%, após três ciclos de seleção (Tabela 7). Esse resultado deve ser atribuído, principalmente, ao incremento na produtividade do híbrido interpopulacional.

Segundo Falconer & Mackey (1996), a heterose é função da divergência genética dos parentais e da ocorrência de dominância na expressão do caráter.

Portanto, esses resultados estão de acordo com as estimativas dos componentes genéticos já comentados, corroborando que a RRS elevou a divergência genética das populações envolvidas. Há diversos relatos com resultados e interpretações similares aos apresentados neste estudo (Keeratinijakal & Lamkey, 1993; Santos et al., 2007). Para AP, a estimativa da heterose na média parental também se elevou com a RRS, o que era esperado pelo fato de este caráter ser correlacionado com PE e não ter sido considerado na seleção.

Com relação à ND, houve redução da heterose assim como das médias das populações *per se* e do híbrido interpopulacional por efeito da RRS. Apesar de não ter sido considerada na seleção, a redução observada pode ser atribuída à seleção de progênies mais produtivas que, teoricamente, devem ser menos atacadas pelos patógenos. É oportuno comentar que, para este caráter, é desejável estimativa negativa da heterose, portanto, a redução com o processo seletivo foi um bom resultado.

6 CONCLUSÕES

1. As estimativas das variâncias genéticas aditivas intra e interpopulacional confirmam que as populações derivadas de híbridos simples apresentam potencial para programas de seleção recorrente intra ou interpopulacionais.
2. As estimativas das variâncias dos desvios dos efeitos aditivos intra por interpopulacionais (σ_r^2), para ambas as populações, correspondem ao que era esperado pela teoria, elevando-se com a seleção recorrente recíproca.
3. A seleção recorrente recíproca é eficiente em 4,5% por ciclo para melhor a produtividade de espigas no híbrido interpopulacional, devido, principalmente, ao acréscimo de 12 pontos percentuais na heterose entre populações derivadas de híbridos simples.
4. A seleção recorrente recíproca promove o melhoramento de uma população em detrimento da recíproca.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARIAS, C. A. A. **Componentes de variância e covariância genética relacionados à seleção recorrente intra e interpopulacional no milho (*Zea mays* L.)**. 1995. 193p Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

ARIAS, C. A. A.; SOUZA JÚNIOR, C. L. Genetic variance and covariance components related to intra- and interpopulation recurrent selection in maize (*Zea mays* L.). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 21, n. 4, 537-544, dez. 1998.

BÉRTRAN, F. J.; HALLAUER, A. R. Hybrid improvement after reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations. **Maydica**, Bergamo, v. 41, n. 2, p. 360-367, Mar. 1996.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F.; HARVEY, P. H. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 41, n. 8, p. 360-367, Aug. 1949.

COORS, J. G. Selection methodologies and heterosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. (Ed.). **Genetics and exploitation of heterosis in crops**. Madison: American Society of Agronomy, 1999. 524p.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to qualitative genetics**. Malaysia: Longman, 1996. 463p.

HALLAUER, A. R. Genetic variability for yield after four cycles of reciprocal recurrent selection in maize. **Crop Science**, Madison, v. 10, n. 5, p. 482-485, Sept. 1970.

HALLAUER, A. R.; EBERHART, S.A. Reciprocal full-sib selection. **Crop Science**, Madison, v.10, n. 3, p. 315-316, May 1970.

HALLAUER, A. R.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2. ed. Ames: Iowa State University, 1988. 468p.

HALLAUER, A. R.; RUSSEL, W. A.; LANKEY, K. R. Corn breeding. In: SPRAGUE, G. F.; DUDLEY, J. W. (Ed.). **Corn and corn improvement**. 3. ed. Madison: ASA/CSSA/SSSA, 1988. p. 469-554.

JONES, L. P.; COMPTON, W. A.; GARDNER, C. O. Comparasion of full and half-sib reciprocal recurrent selection. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 41, n. 1, p. 36-39, Jan. 1971.

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetical analysis of quantitative traits**. Oxford: The Alden, 1998. 381p.

KEERATINIJAKAL, V.; LAMKEY, K. R.; Responses to reciprocal recurrent selection in BSS and BCSB1 maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 1, p. 73-73, Jan./Feb. 1993.

MARTIN, J. M.; HALLAUER, A. R. Seven cycles of reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 20, n. 5, p. 599-603, Sept. 1980.

MIRANDA FILHO, J. B. Breeding methodologies for tropical maize. In: BRANDOLONI, A.; SALAMINI, F. (Ed.). **Breeding strategies for maize production in the tropics**. Firenze: FAO, 1985. p.177-206.

PANDEY, S. (Ed.). **The Genetics and exploitation of heterosis in crops**. Madison: ASA/CSSA/SSSA, 1999. p. 247-256.

PATERNIANI, E.; VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection based on half sib progenies and prolific plants in maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 23, n. 4, p. 209-219, Oct./Dec. 1978.

PATERNIANI, E.; VENCOVSKY, R. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on testcross of half-sib families. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 2, p. 141-152, Apr./June 1977.

PIMENTEL-GOMES, F; GARCIA, C. H. **Estatística aplicada a experimentos agrônômicos e florestais**: exposição com exemplos e orientações para uso de aplicativos. Piracicaba: FEALQ, 2002. 309p.

RAPOSO, F. V. **Seleção recorrente recíproca em populações derivadas de híbridos simples de milho**. 2002. 106p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

RAPOSO, F. V.; RAMALHO, M. A. P. Componentes de variância genpética de populações derivadas de híbridos simples de milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 3, n. 3, p. 402-413, set./dez. 2004.

- RAPOSO, F. V.; RAMALHO, M. A. P.; RIBEIRO, P. H. E. Alterations in heterosis of maize populations derived from single-cross hybrids after a reciprocal recurrent selection. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, MG, v. 4, n. 1, p. 74-80, 2004.
- REZENDE, G. S. P.; SOUZA JÚNIOR, C. L. de. A reciprocal recurrent selection procedure outlined to integrate hybrid breeding programs in maize. **Journal of Genetics & Breeding**, Roma, v.54, n.1, p.57-66, Jan. 2000.
- SANTOS, M. F.; CÂMARA, T. M. M.; MORO, G. V.; COSTA, E. F. N.; SOUZA JÚNIOR, C. L. Responses to Selection and Changes in Combining Ability After Three Cycles of a Modified Reciprocal Recurrent Selection in Maize. **Euphytica**, Wageningen, v. 157, n. 1/2, p. 185-194, Sept. 2007.
- SCHNICKER, B. J.; LAMKEY, K. R. Interpopulation genetic variance after reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 1, p. 90-95, Jan. 1993.
- SILVA, N. O. S. **Controle genético de características associadas à qualidade de sementes de milho**. 2006. 92p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- SMITH, O. S. Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCB1 and BS13 maize populations. **Crop science**, Madison, v. 23, n. 1, p. 35-40, Jan. 1983.
- SOUZA JÚNIOR, C. L. **Variabilidade genética em milho (*Zea mays* L.) e relações com a seleção recorrente intra e interpopulacional**. 1983. 151p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.
- SOUZA JÚNIOR, C. L. Reciprocal recurrent selection with half-sib progenies obtained alternately from non-inbred (S_0) and inbred (S_1) plants in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 1, p. 19-31, Jan./Mar. 1987.
- SOUZA JÚNIOR, C. L. Comparisons of intra-interpopulation and modified recurrent selection methods. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v.16, n.1, p.91-105, jan./abr. 1993.

SOUZA JÚNIOR, C. L. Recurrent selection and heterosis. In: COORS, J. C.; PANDEY, S. (Ed.). **Genetics and exploitation of heterosis in crops**. Madison: American Society of Agronomy, 1999. 524p.

SOUZA SOBRINHO, F.; RAMALHO, M.A.P.; SOUZA J.C. Alternatives for obtaining double cross maize hybrids. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v.1, n.1, p.70-76, jan./fev. 2002.

STATISTICAL ANALYSES SYSTEM. **SAS**: user's guide statistical version 8.1. 4. ed. Cary, NC: SAS. 1 CD-ROM

VENCOVSKY, R; MIRANDA FILHO, J. B.; SOUZA JÚNIOR, C. L. Quantitative genetics and corn breeding in Brazil. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON QUANTITATIVE GENETICS, 2., 1987, Raleigh. **Proceedings ...** Sunderland: Sinauer Associates, 1988. p.465-477.

WRICKE, G.; WEBER, W.E. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. New York: Walter de Gruyter, 1986. 406p.