



GUSTAVO ANDRADE CARDOSO

**PROGRESSO GENÉTICO E ANÁLISE DE TRILHA NA
SELEÇÃO RECORRENTE EM MILHO**

LAVRAS – MG

2018

GUSTAVO ANDRADE CARDOSO

**PROGRESSO GENÉTICO E ANÁLISE DE TRILHA NA SELEÇÃO RECORRENTE
EM MILHO**

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

Prof. Dr. João Cândido de Souza
Orientador

**LAVRAS - MG
2018**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA,
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Cardoso, Gustavo Andrade.

Progresso genético e análise de trilha na seleção recorrente em milho / Gustavo Andrade Cardoso. – 2018.

84 p. : il.

Orientador: João Cândido de Souza.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Seleção. 2. Ganho Genético. 3. Variância Genética. I. Souza, João Cândido de. II. Título.

GUSTAVO ANDRADE CARDOSO

**PROGRESSO GENÉTICO E ANÁLISE DE TRILHA NA SELEÇÃO RECORRENTE
EM MILHO**

**GENETIC PROGRESS AND PARTH ANALISYS IN RECURRENT SELECTION IN
CORN**

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

APROVADA em 20 de julho de 2018.

Dra. Ângela de Fatima Abreu	EMBRAPA Arroz e Feijão/UFLA
Prof. Dr. Evandro Novaes	UFLA
Profa. Dra. Lívia Maria Chamma Davide	UFGD
Prof. Dr. Marcos Ventura Faria	UNICENTRO

Prof. Dr. João Cândido de Souza
Orientador

**LAVRAS - MG
2018**

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus.

À minha esposa Kellen, por todo o amor, estando sempre ao meu lado mesmo nos momentos difíceis.

Aos meus pais, Mauda e Edmar, por representarem a base que eu sou e nunca medir esforços para a realização de meus sonhos.

Ao meu irmão Ramon pelo companheirismo, amizade e cumplicidade.

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

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa.

Ao professor Dr. João Cândido de Souza, pela orientação, confiança, apoio e paciência durante todo o doutorado.

Ao professor Dr. Magno Antônio Patto Ramalho, pelo estímulo, exemplo profissional, amizade e incansável esforço em transmitir seus conhecimentos.

Ao Emanuel, Kaio e Indalécio pelas valiosas contribuições, em especial, à análise dos dados e redação deste trabalho.

A todos professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pelos valiosos ensinamentos transmitidos.

Aos colegas do “milho”, pela colaboração nos trabalhos e amigável convivência, em especial, à Brenna, Bia, Thales, José Maria.

Aos amigos da república “Veio Chico”, Vinicius, Ramon, Rodrigo, Indalécio, Emanuel e os agregados Ricardo e Thales, por proporcionarem grandes momentos, constituindo-se em minha segunda família.

Aos colegas do núcleo de estudos GEN pela agradável convivência e troca de conhecimento.

A todos, que em algum momento, contribuíram para que se tornasse possível a realização deste trabalho.

MUITO OBRIGADO!

RESUMO

Em programas de seleção recorrente recíproca existe uma constante necessidade de verificar o progresso genético e manutenção da variabilidade, ao longo dos ciclos, buscando alternativas que permitam aprimorar a seleção de genótipos superiores. A tese foi estruturada na forma de dois artigos. Com o artigo I, objetivou-se estimar o progresso genético com a seleção recorrente recíproca na cultura do milho da UFLA, por meio da avaliação de híbridos top cross, oriundos de progênies $S_{2;3}$, obtidas dos ciclos 0, 3 e 6, bem como obter as estimativas dos componentes genéticos, verificando a manutenção da variabilidade genética no decorrer dos ciclos. Foram utilizados 1152 híbridos top cross, obtidos a partir de 192 progênies $S_{2;3}$, oriundas das populações “A” e “B”, dos ciclos 0, 3 e 6 da seleção recorrente recíproca (SRR) do Programa de Melhoramento Genético do Milho da Universidade Federal de Lavras. Foi avaliado o caráter produtividade de espigas despalhadas: estimada por meio da pesagem das espigas despalhadas de cada parcela, produtividade total da parcela em quilogramas. De posse dos dados, foram realizadas as análises individuais e conjuntas via abordagem de modelos mistos. Para os dois ambientes estudados, o modelo considerando variâncias heterogêneas foi superior, obtendo menores valores para os critérios de escolha AIC e BIC. Considerando o modelo ajustado, para variâncias heterogêneas, foram então estimados componentes genéticos (variância genética e herdabilidade), para cada população em cada ambiente individual e para múltiplos ambientes. Foi estimado o progresso genético com base na produtividade média das progênies selecionadas em cada ciclo. Após seis ciclos de seleção recorrente recíproca, o progresso genético foi de 8%. Os valores de variância genética se mostram estabilizados, leve tendência de aumento, comprovando a existência de variabilidade genética nas populações, evidenciando a possibilidade de sucesso com a seleção em ciclos futuros. No artigo 2, objetivou-se verificar, por meio da análise de trilha, as relações direta e indireta entre os componentes do rendimento e identificar os que mais contribuem para o peso médio de grãos, avaliando progênies de Meio Irmão e Irmão completos, obtidas do sexto ciclo seleção recorrente recíproca (SRR) do Programa de Melhoramento Genético do Milho da Universidade Federal de Lavras. Para tanto, foram utilizadas 81 progênies de meio irmãos A e B e 167 progênies de irmãos completos, obtidas a partir do sexto ciclo (C6) de seleção recorrente recíproca (SRR). Os seguintes caracteres foram mensurados: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG). Os dados foram mensurados utilizando cinco espigas colhidas aleatoriamente nas parcelas. De posse dos dados, foi realizada análise de variância e calculadas as herdabilidades e ganho de seleção de cada caractere para todas as populações. Posteriormente foram calculadas as correlações de Pearson entre todos os caracteres e desdobrados em efeitos diretos e indiretos pela análise de trilha. No geral, PG obteve correlações de maior magnitude com CE, NGF e, ainda, para a população de meio irmão A e irmãos completos, a correlação entre CG e PG também foi alta. Por meio da análise de trilha, foi possível concluir que o comprimento médio do grão e o peso médio do sabugo foram as características que mais contribuíram para a heterose na produção de grãos de milho no sexto ciclo do programa de seleção recorrente recíproca.

Palavras-chave: Seleção. Ganho Genético. Variância Genética. *Zea mays*.

ABSTRACT

In reciprocal recurrent selection programs there is a constant need to verify the genetic progress and maintain the variability throughout cycles, searching for alternatives that improve the selection of superior genotypes. The thesis was structured in the form of two articles. Article 1 - The objective of this study was to estimate the genetic progress with reciprocal recurrent selection in the UFLA maize crop by the evaluation of top cross hybrids from progenies $S_{2:3}$ obtained from cycles 0, 3, and 6, obtaining estimates of the genetic components and verifying the maintenance of genetic variability during the cycles. A total of 1152 top cross hybrids were obtained from 192 progenies $S_{2:3}$ from the "A" and "B" populations, from cycles 0, 3, and 6 of the reciprocal recurrent selection (SRR) of the Corn Genetic Improvement Program of the University of Lavras. It was evaluated the dehusked ear productivity: estimated by weighing the dehusked ear of each plot, total plot productivity in kilograms. With the data, the individual and joint analyzes were carried out through the mixed models approach. For the two studied environments, the model considering heterogeneous variances was higher, obtaining lower values for the AIC and BIC selection criteria. Considering the model adjusted for heterogeneous variances, genetic components (genetic variance and heritability) were estimated for each population in each individual environment and for multiple environments. The genetic progress was estimated based on the average progenies productivity selected in each cycle. After six cycles of recurrent reciprocal selection, the genetic progress was 8%. The values of genetic variance are stabilized, with a slight tendency of increase, proving the existence of genetic variability in the populations, evidencing the possibility of success with the selection in future cycles. Article 2 - The objective of this study was to verify by path analysis the direct and indirect relationships among the components of the yield and to identify those that contribute the most to the average grain weight, evaluating progenies of half siblings and full siblings obtained from the sixth of the reciprocal recurrent selection (SRR) of the Corn Genetic Improvement Program of the University of Lavras. For this, 81 progenies of half siblings A and B and 167 progenies of full siblings progenies obtained from the sixth cycle (C6) of reciprocal recurrent selection (SRR) were used. The following traits were measured: average length of ear (CE), mean grain length (CG), number of rows (NF), number of grains in the row (NGF), and weight of grains (PG). The data were measured using five ears harvested randomly in the plots. Data were analyzed by analysis of variance and the heritabilities and selection gain of each character were calculated for all populations. Subsequently, the Pearson correlations between all the characters and unfolded in direct and indirect effects were calculated through track analysis. In general, PG obtained larger correlations with CE, NGF and PS, and also for the population of half siblings A and full siblings the correlation between CG and PG were also high. By path analysis, it was possible to conclude that the average grain length and the average weight of the cob were the characteristics that contributed the most to the heterosis in corn grain production in the sixth cycle of the reciprocal recurrent selection program.

Keywords: Selection. Genetic Gain. Genetic variance. *Zea mays*.

LISTA DE FIGURAS

PRIMEIRA PARTE

- Figura 1 - Seleção recorrente na população *Burr's White* para o teor de óleo..... 18
- Figura 2 - Seleção recorrente na população *Burr's White* para o teor de proteína..... 19

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1

- Figura 1 - Esquema geral de Seleção Recorrente Recíproca utilizado no Programa Genético de Melhoramento do Milho, Lavras-MG/UFLA..... 46
- Figura 2 - Gráfico caterpillar das piores progênes considerando as estimativas da análise conjunta. 55
- Figura 3 - Gráfico caterpillar das melhores progênes considerando as estimativas da análise conjunta. 56
- Figura 4 - Dispersão das médias (kg de espigas despalhadas/parcela) das progênes selecionadas em cada ciclo, independentemente da população..... 60

LISTA DE TABELAS

PRIMEIRA PARTE

Tabela 1 - Quantidade de variância aditiva explorada nos diferentes esquemas de seleção recorrente recíproca (SOUZA JÚNIOR; FERNANDES, 1997).....	25
---	----

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1

Tabela 1 - Descrição das unidades de avaliação e recombinação utilizadas durante os seis ciclos seletivos, do SRR-UFLA.....	46
Tabela 2 - Obtenção das dos híbridos Top Cross, oriundos de progênes $S_{2:3}$ das seis populações em teste.	47
Tabela 3 - Comparando os dois modelos, modelo 1 considerando as variâncias por ciclo de seleção recorrente recíproca (SRR) homogêneas e modelo 2 considerando variância heterogênea por ciclo de SRR.....	51
Tabela 4 - Estimativas de parâmetros genéticos de três ciclos de seleção recorrente recíproca (SRR) em milho. Dados obtidos para os dois ambientes.....	52
Tabela 5 - Estimativas do ganho de seleção para cada ciclo de SRR, e as médias EBLUP das progênes selecionadas em cada ciclo, respectivamente, em kg/parcela de espigas despalhadas. Dados obtidos para os dois ambientes.	53
Tabela 6 - Estimativas de parâmetros genéticos em ensaios de múltiplos ambientes (MET) de três ciclos de seleção recorrente recíproca (SRR), em milho.	54
Tabela 7 - Ganho de seleção para cada ciclo de SRR, e as médias EBLUP das progênes selecionadas em cada ciclo, respectivamente, em kg/parcela de espigas despalhadas, para múltiplos ambientes (MET).....	54
Tabela 8 - Média de produtividade de espigas despalhadas (kg/parcela) das progênes selecionadas e progresso genético (PG), para os ambientes UFLA, JC e para múltiplos ambientes (MET).....	59

ARTIGO 2

Tabela 1 - Resumos das análises de variâncias referentes à avaliação das progênes de meios-irmãos A, para os caracteres: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número	
---	--

	de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG).....	75
Tabela 2 -	Resumos das análises de variâncias referentes à avaliação das progênes de meios-irmãos B, para os caracteres: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG).....	75
Tabela 3 -	Resumo das análises de variâncias referentes à avaliação das progênes de Irmão Germano, para os caracteres: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG).....	76
Tabela 4 -	Estimativa das correlações de Pearson entre as variáveis explicativas: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e a variável básica peso médio de grãos (PG) para as populações A de meio irmão (acima da diagonal) e B de meio irmão (abaixo da diagonal).	77
Tabela 5 -	Estimativa das correlações de Pearson entre as variáveis explicativas: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e a variável básica peso médio de grãos (PG), para população de Irmãos Completos.....	77
Tabela 6 -	Estimativas dos efeitos diretos e indiretos das variáveis comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS), consideradas como primárias sobre a variável principal peso médio de grãos (PG), realizadas com os dados de MI-A, MI-B e IG.	79

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	11
1	INTRODUÇÃO	11
2	REFERENCIAL TEÓRICO	15
2.1	Origem e classificação botânica	15
2.2	Melhoramento do milho	15
2.3	Seleção recorrente na cultura do milho	16
2.3.1	Seleção recorrente interpopulacional	22
2.3.2	Ganhos com a seleção recorrente recíproca em milho	24
2.4	Correlações	27
2.4.1	Coefficiente de correlação linear de Pearson	28
2.5	Análise de trilha	28
3	CONSIDERAÇÕES GERAIS	30
	REFERÊNCIAS	31
	SEGUNDA PARTE - ARTIGOS	40
	ARTIGO 1 - PROGRESSO GENÉTICO EM PROGRAMA DE SELEÇÃO RECORRENTE RECÍPROCA DE MILHO	40
1	INTRODUÇÃO	43
2	MATERIAL E MÉTODOS	45
2.1	Genótipos	45
2.2	Seleção Recorrente Recíproca (SRR) – UFPA	45
2.3	Obtenção das progêneses S_{2:3}	46
2.4	Obtenção dos híbridos Top Cross	47
2.5	Avaliação dos híbridos Top Cross	48
2.6	Análise dos dados	48
2.7	Análises individuais	48
2.8	Análise conjunta	49
2.9	Ganho com a Seleção	49
2.10	Caterpillar plots	50
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	51
4	CONCLUSÃO	62
	REFERÊNCIAS	63
	ARTIGO 2 - ANÁLISE DE TRILHA E ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS UTILIZANDO PROGÊNIES DE MEIOS-IRMÃOS E IRMÃOS COMPLETOS EM SELEÇÃO RECORRENTE RECÍPROCA NO MILHO	66
1	INTRODUÇÃO	69
2	MATERIAL E MÉTODOS	71
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	74
4	CONCLUSÃO	81
	REFERÊNCIAS	82

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

O avanço da agricultura, ao longo dos anos, bem como a importância do milho no cenário mundial, desafia programas de melhoramento genético a desenvolver técnicas eficientes que visam à seleção de genótipos superiores ano após ano. Entretanto, quando se trabalha com caracteres quantitativos como produtividade, necessita-se de métodos de melhoramento que permitam a conservação da variabilidade genética visando a ganhos consecutivos, maximizando o ganho genético, através do acúmulo de alelos favoráveis (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010).

Buscando uma constante obtenção de indivíduos superiores, os melhoristas desfrutam de diferentes métodos de melhoramento, desde um simples retrocruzamento até mesmo os mais complexos, como os fundamentados no melhoramento populacional. O melhoramento populacional se mostra de grande valia, uma vez que possibilita a conservação da variabilidade genética e, ao mesmo tempo, a condução da média do caráter no sentido desejado, resultante de um contínuo acréscimo da frequência de alelos favoráveis na população (RAMALHO; CARENA; MIRANDA FILHO, 2012).

Em se tratando do caráter produtividade em milho, o fenômeno da heterose oportunizou uma revolução, consolidando uma das maiores contribuições da ciência para a sociedade. Dentre as várias técnicas utilizadas para se incrementar a heterose na cultura do milho, uma delas é a seleção recorrente recíproca (SRR).

A seleção recorrente recíproca foi proposta originalmente por Comstock, Carena e Miranda Filho (1949), para melhorar o híbrido entre duas populações, explorando os efeitos aditivos e não aditivos. Além disso, este método consente que as populações melhoradas sejam fontes de linhagens, produzindo híbridos superiores aos obtidos a partir das populações originais (BÉRTRAN; HALLAUER, 1996; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). O principal objetivo desse método é melhorar geneticamente o germoplasma como fonte de recursos para programas de melhoramento (HALLAUER; CARENA, 2012).

Na SRR, duas populações são avaliadas em cruzamentos recíprocos, na qual cada população é utilizada como testadora da outra. As progênies de cada população, em cruzamentos com a recíproca, que apresentarem capacidades de combinação superiores, são selecionadas e os genótipos são recombinados para gerar as populações melhoradas (SOUZA JÚNIOR, 2011). Desse modo, a avaliação é feita entre as populações e a recombinação é feita

dentro de cada população, mantendo, assim, a identidade de cada população. Portanto, neste tipo de processo, são necessários dois tipos de progênies, uma para a avaliação (interpopulacional) e outra para a recombinação (intrapopulacional) (SOUZA JÚNIOR, 2001). O melhoramento do híbrido interpopulacional depende, portanto do melhoramento da heterose entre o cruzamento das populações, assim como do melhoramento *per se* das populações (SOUZA JÚNIOR, 1993).

Para verificar a eficiência de um programa de seleção recorrente interpopulacional, é preciso obter o progresso genético com a seleção periodicamente. Desse modo, pode-se avaliar a necessidade de modificações no método de condução do programa. Existem algumas alternativas para se avaliar esse progresso em plantas. Uma delas é comparar progênies das gerações, em que as progênies representam uma amostra da população. Essa metodologia tem a vantagem de o melhorista não necessitar conduzir experimentos específicos com essa finalidade, porém deve-se usar testemunhas comuns. Outra forma é avaliar as populações e o híbrido delas derivado de cada ciclo seletivo. Neste caso, são obtidas estimativas para as populações originais (C0) e às populações melhoradas (Cn) e verificados os ganhos genéticos obtidos e também as alterações que ocorreram com a seleção nos híbridos derivados.

Os ganhos com a seleção recorrente recíproca já foram verificados em diversas ocasiões (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; KEERATINJAKAL; LAMKEY, 1993; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000; SANTOS et al., 2007). Além disso, a variabilidade genética das populações foram mantidas em níveis adequados, mesmo em programas de seleção de alta intensidade de seleção (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000).

No melhoramento genético de milho, a seleção de plantas pode ser realizada de modo direto ou indireto, via estudo de relações lineares entre caracteres. A seleção indireta é recomendada, quando a variável de interesse apresenta baixa herdabilidade, dificuldade de mensuração ou quando se deseja a seleção precoce de plantas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Para o estudo de relações lineares entre caracteres, pode-se utilizar o coeficiente de correlação linear de Pearson, que mede o sentido e a intensidade da relação linear entre duas variáveis aleatórias (CRUZ, 2005; FERREIRA, 2009). Contudo, quando um conjunto de variáveis é estudado simultaneamente, recomenda-se a utilização de técnicas complementares aos coeficientes de correlação, sendo a análise de trilha recomendada para esse fim por

permitir o desdobramento dos coeficientes de correlação em efeitos diretos e indiretos sobre a variável principal (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Variáveis com elevados coeficientes de correlação e com efeitos diretos de mesma intensidade e direção são consideradas variáveis de causa e efeito (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Nesse sentido, a análise de trilha tem sido amplamente utilizada em estudos de relações lineares e na seleção indireta de milho (TEODORO et al., 2014; TOEBE, 2012; WU et al., 2011; ZAREI et al., 2012; ZDUNIC' et al., 2012).

Embora tenha grande utilidade para o melhoramento de plantas, o estudo de correlação pode causar equívocos na estratégia de seleção, pois uma correlação alta entre dois caracteres pode ser resultado do efeito de um terceiro, ou de um grupo de outros caracteres (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). A fim de melhor se conhecer as causas e efeitos envolvidos nas associações entre caracteres, Wright (1921) propôs um método denominado de análise de trilha, ou "Path analysis", que desdobra as correlações estimadas em efeitos diretos e indiretos de caracteres sobre uma variável básica, ou principal.

A ocorrência de correlação genética entre dois caracteres pode ser em razão da pleiotropia ou da ligação gênica (FALCONER; MACKAY, 1996). A correlação entre caracteres pode assumir valor positivo, negativo ou nulo. Vale salientar que a ligação gênica só é causa de correlação em populações em desequilíbrio de ligação (FALCONER; MACKAY, 1996).

A produtividade do milho é um caráter complexo, ou seja, influenciado por vários componentes, a saber: o peso médio de espiga, o comprimento médio das espigas, o diâmetro médio do sabugo, o diâmetro médio de espigas, o comprimento do grão, dentre outras (RIBEIRO; RAMALHO; PRADO, 2014). A identificação de componentes de produção de espigas que apresentem maior contribuição sobre a produtividade é interessante e pode auxiliar na seleção de genótipos superiores (LOPES et al., 2007). Verifica-se que a cultura do milho tem alcançado altos níveis de produtividade. Essa evolução deve-se aos crescentes estudos realizados em diversas áreas, sobretudo, ao melhoramento genético.

Assim, os objetivos gerais deste trabalho foram:

Estimar o progresso genético com a seleção recorrente recíproca no programa da UFPA, por meio da avaliação de híbridos top cross, oriundos de progênies $S_{2,3}$, obtidas dos ciclos 0, 3 e 6, bem como obter as estimativas dos componentes genéticos, verificando a manutenção da variabilidade genética no decorrer dos ciclos.

Verificar, por meio da análise de trilha, as relações direta e indireta entre os componentes do rendimento e identificar os que mais contribuem para o peso médio de grãos,

avaliando progênies de Meios Irmãos e Irmãos completos, obtidas do sexto ciclo do programa de seleção recorrente recíproca de milho da Universidade Federal de Lavras - UFLA.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Origem e classificação botânica

O milho é uma das culturas mais antigas do continente americano, sendo o México o centro de origem e diversidade. Dentre os parentes silvestres mais próximos do milho está o teosinte e o *Tripsacum* ssp. (HALLAUER, 1985).

Em meio a todas as hipóteses, a respeito de sua origem, a mais aceita é a defendida por Galinat (1974, 1977), em que o milho teria se originado de forma direta e unicamente do teosinte, por seleção praticada pelo homem. Os estudos arqueológicos e citológicos demonstram que o milho e o teosinte apresentam características semelhantes, como o mesmo número de cromossomos, os quais são homólogos e facilmente cruzados para produzir descendentes férteis (BORÉM; DEL GIÚDICE, 2004; GOODMAN, 1980).

Evidências indicam que a domesticação do milho se iniciou, há cerca de quatro mil anos, e as plantas já apresentavam grande parte das características fenotípicas que conhecemos na atualidade (GUIMARÃES, 2007).

Botanicamente, o milho é uma gramínea, pertencente à família Poaceae da tribo Maydeae, ao gênero *Zea* e à espécie *Zea mays* L. É uma espécie monoica, alógama, tendo sua via de fotossíntese C4; anual, robusta, ereta e diploide com $2n=2x=20$ cromossomos (PATERNIANI, 1980).

A inflorescência feminina, conhecida como espiga, encontra-se na extremidade do rachis, que cresce no nó do fuste, podendo ocorrer a produção de mais de uma espiga. O florescimento se dá pela emergência dos estilos através da palha e ocorre entre dois e três dias após a antese (GOODMAN; SMITH, 1987).

2.2 Melhoramento do milho

Os procedimentos utilizados para o desenvolvimento de cultivares dependem, principalmente, do seu modo de reprodução. Neste sentido, as espécies alógamas como o milho são aquelas que apresentam mais de 95% de polinização cruzada. Existem diversos outros mecanismos na planta de milho que contribuem para a alogamia, entre eles, destacam-se a monoicia, que é a presença dos dois sexos em órgãos distintos na planta, assim como a protandria, que é o amadurecimento dos grãos de pólen, antes de os estilos estigmas estarem

aptos para receber os grãos de pólen e, também, pelo modo de dispersão do pólen (que apresenta baixa densidade, sendo bastante leve), que se dá pelo vento.

A estrutura genética das populações é determinada diretamente pela sua forma de acasalamento dos seus indivíduos. Desse modo, nas plantas alógamas, as populações exibem uma grande quantidade de alelos, visto que parte deles estão em homozigose e outra parte em heterozigose (SOUZA JÚNIOR, 2011). Não se pode esquecer que, apesar de serem alógamas, estas plantas apresentam certa proporção de autogamia (Autofecundação). Nos indivíduos heterozigotos, está guardada a maior variabilidade, pois possuem dois alelos diferentes e nos quais o alelo recessivo está, de certa maneira, “escondido”, permitindo que alelos letais ou deletérios permaneçam na população (SOUZA JÚNIOR, 2001). As populações de plantas alógamas, na ausência de mutação, seleção e migração, tendem a se manter em Equilíbrio de Hardy-Weinberg. As populações, quando submetidas à endogamia, apresentam alta perda de vigor pela carga genética que elas apresentam. Como consequência, no cruzamento de genótipos não relacionados, é observada a heterose, principalmente, nos caracteres que apresentam dominância.

Existem diferentes tipos de cultivares desenvolvidas no melhoramento de plantas alógamas, sendo os principais o uso de: híbridos de linhagens endogâmicas e populações de polinização aberta. O primeiro método é preferível para as culturas que apresentam heterose para as características de maior importância, como o caso da produtividade de grãos, na cultura do milho. Além disso, esse método só deve ser utilizado para culturas em que a depressão causada pela endogamia não atrapalha a produção de sementes, como o caso do milho (SOUZA JÚNIOR, 2011).

Como na maioria dos programas a meta final é a obtenção de híbridos, o melhoramento das populações de milho tem tido importância fundamental nesse contexto, porque, além da obtenção das variedades melhoradas, aumenta-se a chance de obtenção de linhagens superiores para a produção de híbridos. Esse fato é exemplificado no trabalho realizado por Bértran e Hallauer (1996). Híbridos simples resultantes das populações Iowa Stiff Stalk Synthetic (BSSS) e Iowa Corn Borer Synthetic Nº 1 (BSCB1), depois de nove ciclos de SRR, produziram 54,5% acima dos híbridos simples obtidos na população original.

2.3 Seleção recorrente na cultura do milho

A expressão seleção recorrente foi proposta por Hull, em 1945 e definida como um processo cíclico de melhoramento. Esse procedimento envolve basicamente a estratégia de

seleção recorrente que a cada ciclo busca melhorar a desempenho da população, mantendo sempre a variabilidade genética, para permitir o melhoramento nos ciclos subsequentes (GERALDI, 2005; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; SOUZA JÚNIOR, 2001). Em consequência dessa recorrência, é esperado um aumento na frequência dos alelos favoráveis que se expressam por meio da melhoria na expressão fenotípica do caráter sob seleção (PANDEY; GARDNER, 1992; RAMALHO et al., 2012). O método ainda permite a obtenção de genótipos superiores a cada ciclo seletivo e inclusão de novas linhagens no processo de recombinação (GERALDI, 1997).

A seleção recorrente é um esquema desenvolvido para melhorar características de herança quantitativa. Este esquema seletivo é utilizado em programas de melhoramento delineados para médio e longo prazo (SOUZA JÚNIOR, 2001). A evidência de que ciclos recorrentes de seleção funcionam pode ser observada quando são comparados os híbridos de linhagens produzidos nas últimas décadas. Verifica-se que mais de 60% do potencial produtivo dos novos híbridos são em virtude de o melhoramento das linhagens e de seus híbridos (HALLAUER; CARENA, 2012). Assim, a importância da seleção recorrente que, embora não produza linhagens e híbridos diretamente, pode prover germoplasmas melhorados para obtenção de linhagens e híbridos melhores a cada ciclo seletivo (HALLAUER, 1992). Um exemplo que pode ser citado é a obtenção da linhagem B73, oriunda do quinto ciclo de seleção recorrente, na população Iowa Stiff Stalk Synthetic (GERDES et al., 1993).

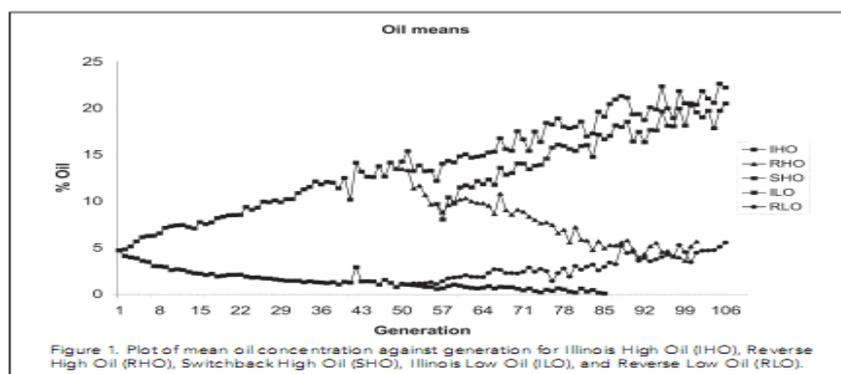
Existem inúmeros argumentos que podem ser utilizados para se empregar sistematicamente a seleção recorrente. Todos eles têm como fundamento que a maioria dos caracteres com que os melhoristas trabalham é controlado por vários genes. Além disso, quando se realiza a hibridação entre vários genitores, a probabilidade de reunir em um genótipo todos os alelos favoráveis em apenas um ciclo de intercruzamento é muito pequena. Considerando n locos segregando, na melhor das hipóteses, a probabilidade de encontrar uma planta com todos os alelos favoráveis na geração F_2 é dada pela seguinte expressão: $P=(1/4)^n$. Assim, o melhoramento genético tem que ser realizado por etapas, por meio de ciclos sucessivos de seleção, o que consiste na seleção recorrente (RAMALHO et al., 2012).

Considerando o caráter teor de óleo no milho, por exemplo, que é controlado por 69 genes (BERNARDO, 2010), a probabilidade de obtenção de uma linhagem com todos os alelos favoráveis em uma única geração é dada por $P = (1/4)^{69}$, ou seja, 1 em cada $3,48 \times 10^{41}$ indivíduos terá o genótipo desejado. O Brasil cultiva anualmente 50.000.000 hectares com grãos, assim, seriam necessárias $8,7 \times 10^{28}$ vezes a área que é cultivada a cada ano, para se

obter 1 planta com os 69 locos com alelos favoráveis para o teor de óleo. Observa-se que, à medida que o número de genes aumenta, a probabilidade de encontrar o genótipo desejado reduz mais ainda (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2001). O melhoramento, portanto deve ser conduzido de maneira progressiva. Assim, muito embora o objetivo seja conduzir a população para as máximas frequências alélicas dos alelos favoráveis, isso só será possível com o aumento gradativo da frequência dos alelos favoráveis (VENCOVSKY, 1978).

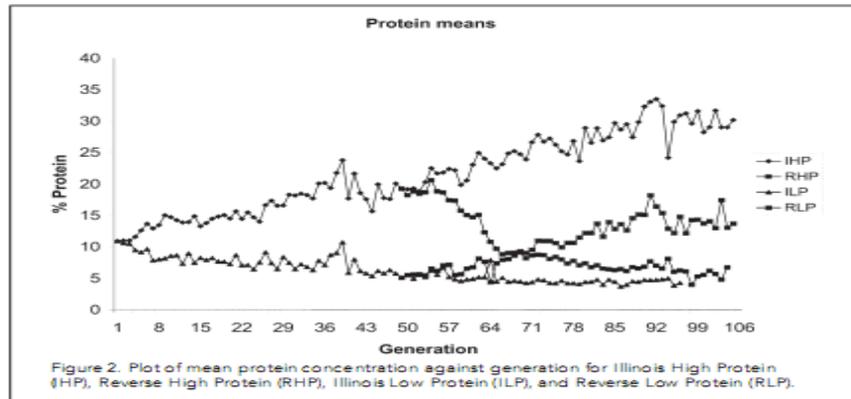
O principal exemplo da eficiência da seleção recorrente em milho é dado pelo programa de seleção recorrente intrapopulacional para o teor de óleo realizado na Universidade de Illinois. As mudanças nas médias pela seleção recorrente são claramente demonstradas pelo experimento de seleção divergente para óleo e proteína no milho (BERNARDO, 2010). Essa seleção divergente foi realizada selecionando cada característica para valores maiores e menores em situações separadas. Esse é o mais longo experimento de seleção recorrente e foi iniciado em 1896 por C.G. Hopkins. Os valores iniciais relatados pelo autor foram de 4,7% para o teor de óleo e 10,9% para o teor de proteína, em espigas do milho *Burr's White*. No ciclo 48, foi iniciada a seleção reversa, para todas as características, para elucidar a presença da variabilidade para as características, mesmo depois de tantos ciclos seletivos. As características de baixo teor de óleo e proteína atingiram seus limites de seleção por volta dos ciclos 60-70 (FIGURAS 1 e 2). A seleção para o baixo teor de óleo foi paralisado, após o ciclo 87, com menos de 0,5% de teor de óleo (DUDLEY; LAMBERT, 2004). Já para o baixo teor de proteína, a seleção foi paralisada no ciclo 95, porque não houve ganho significativo por 35 gerações. Para maiores teores de óleo e proteína, a seleção não alcançou seu limite seletivo, mesmo após 100 ciclos. No caso do teor de óleo, o valor passou de 4,7% para 22% e o teor de proteína saiu de 10,9% passando para 31%, o que significa um aumento de 4,68 e 2,84 vezes, respectivamente.

Figura 1 - Seleção recorrente na população *Burr's White* para o teor de óleo.



Fonte: (BERNARDO, 2010).

Figura 2 - Seleção recorrente na população *Burr's White* para o teor de proteína.



Fonte: (BERNARDO, 2010).

A seleção recorrente é um processo cíclico de melhoramento que envolve a obtenção de progênies, avaliação e recombinação das melhores (RAMALHO et al., 2012). Na primeira fase, o que se deseja é ter uma população que associe média alta e a maior variabilidade genética possível. A média alta implica envolver genitores que sejam bem adaptados. Já a variância alta, que os genitores se complementam bem (RAMALHO et al., 2012). A escolha ideal dos genitores é a chave para se ter sucesso no melhoramento e é uma das atividades que exige grande habilidade e conhecimento dos melhoristas. Não se pode esquecer que um programa de seleção recorrente é demorado e caro. Toda recombinação realizada, obtendo uma nova população segregante que não origina nenhuma progênie melhor que a obtida anteriormente, acarreta em perda de tempo e de recursos financeiros. O número de genitores envolvidos, não só na obtenção da população-base, mas também na recombinação dos sucessivos ciclos, merece maior atenção. Se for um número muito grande, a probabilidade de encontrar todos os genitores com boa expressão para o caráter é baixa. Além do mais, a chance de reunir os alelos favoráveis de todos os genitores é muito pequena, ou seja, logo na avaliação das progênies do primeiro ciclo, os alelos de grande parte dos genitores utilizados poderão ser perdidos. Se o número for muito pequeno, a probabilidade de associar o maior número de alelos favoráveis para o caráter em questão também é pequena. O ideal é utilizar entre 10 a 20 genitores (VIEIRA et al., 2005).

Uma vez escolhidos os genitores, é necessário definir como deverão ser inter cruzados para gerar a população-base. Há algumas opções, relatadas na literatura, para proceder à recombinação (RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993; RANGEL; NEVES, 1997; WANG et al., 1996; WERNER; WILCOX, 1990). Após o cruzamento, devem-se obter as progênies para avaliação em experimentos. O número de progênies necessárias deve ser

decidido, considerando o tipo de progênie utilizada, a intensidade de seleção a ser praticada, bem como a manutenção da variabilidade. O tipo de progênie é importante, pois o tamanho efetivo de cada uma delas varia. As progênies mais utilizadas são progênies de meios-irmãos, irmãos germanos e progênies S_1 com tamanhos efetivos de 4, 2 e 1, respectivamente (SOUZA JÚNIOR, 2001).

A seleção recorrente tem tradicionalmente envolvido uma estrutura populacional de base estreita, em que, a menos que ocorra mutação, os alelos presentes nos ciclos posteriores serão aqueles presentes, já na população-base (BERNARDO, 2010). Esse é um argumento que justifica a importância que é dada à seleção dos genitores para comporem a população-base. Entretanto é válido lembrar que, em um processo de seleção recorrente, a qualquer momento podem ser inseridos novos genótipos, de forma que a variabilidade pode ser incrementada, ou seja, o pesquisador pode, se necessário, inserir uma nova fonte de germoplasma para uma característica desejável. Com isso, a seleção recorrente é um processo dinâmico, em que o melhorista, não necessariamente, precisa incorporar todos os genótipos de interesse de uma só vez.

Já na segunda fase as progênies obtidas são avaliadas em experimentos com repetição. Esses experimentos devem ser instalados em locais representativos dos ambientes em que o híbrido será cultivado. A menos que se faça a seleção massal, para caracteres de alta herdabilidade, a seleção realizada será baseada na avaliação dos experimentos e, como em qualquer outro experimento, deve-se buscar o máximo de precisão. A seleção das progênies é baseada na média dos caracteres avaliados. Como foi comentado acima, para a obtenção da população-base, a obtenção de progênies superiores para a recombinação é, também, uma importante etapa do processo, sendo considerada por alguns como a fase mais importante e que mais demanda recursos do processo seletivo (CASTRO, 1992).

A terceira etapa é a fase de recombinação das progênies superiores selecionadas na fase anterior. Escolhidas as melhores progênies e/ou indivíduos, deverão ser intercruzadas, visando à obtenção da população do ciclo seguinte. Nessa fase, o uso de um número adequado de indivíduos que irão formar a população melhorada é de grande importância, em consequência da manutenção do tamanho efetivo populacional. Além desse aspecto, existe também o aspecto do tipo de progênie utilizada (HALLAUER, 1992). Em consequência, o tamanho efetivo da população vai depender do número de indivíduos ou plantas selecionados e do tipo de progênie utilizada. Os tamanhos efetivos utilizados, nos programas de melhoramento, variam (BAKER; CURNOW, 1968; RAMALHO, 1977; ROCHA et al., 2006), mas diversos tipos de progênies têm apontado para um tamanho genético ou efetivo de

no mínimo 200 (SOUZA JÚNIOR, 2001). Assim, deve-se ter um mínimo de 50 progênies de meios-irmãos, 100 de irmãos germanos e 200 de S_1 , respectivamente, para amostrar adequadamente a variabilidade dentro da população. Portanto o melhorista deve estar atento, não apenas para a seleção de indivíduos superiores, como também deve evitar a perda de alelos que contribuam positivamente para um melhor comportamento geral da população. Contudo, como já comentado, esse número não precisa ser alto, porque há uma grande dificuldade em avaliar um número excessivo de progênies (CORDEIRO, 2001).

Existem diferentes culturas alógamas e cada uma delas tem o seu modo de efetuar o cruzamento; no caso do milho, o cruzamento é simples, essa recombinação é feita inter-cruzando-se as plantas das progênies selecionadas, evitando-se cruzamentos entre plantas dentro das progênies. O esquema mais comum de recombinação é o método Irlandês. Como já comentado, esta também é uma fase importante, por isso, todas as fases devem ser conduzidas com atenção, caso contrário, a resposta à seleção pode ser restrita ou até mesmo nula devido a alguma fase mal conduzida (HALLAUER, 1992; WEYHRICH; LAMKEY; HALLAUER, 1998).

Existem dois tipos de seleção recorrente utilizados na cultura do milho, sendo eles: a) Seleção recorrente intrapopulacional (SRI), que busca a cada ciclo melhorar a população *per se*; b) Seleção recorrente interpopulacional ou Seleção recorrente recíproca (SRR), que busca melhorar o híbrido obtido entre o cruzamento das duas populações por meio do incremento na heterose.

A seleção recorrente intrapopulacional normalmente é utilizada para as espécies em que a heterose não é explorada, com o objetivo de aumentar a frequência de alelos favoráveis na população, seja para utilização *per se* ou extração de linhagens. Nesse tipo de seleção recorrente, são utilizados como unidades seletivas: a seleção massal, meios-irmãos, irmãos germanos, progênies S_1 e progênies S_2 . Apenas na seleção massal a seleção é baseada no indivíduo; nas demais unidades seletivas, são selecionadas progênies em vez de indivíduos (RAMALHO et al., 2012).

Já a seleção recorrente recíproca é utilizada para espécies que apresentam características com alta heterose. Esta técnica é utilizada quando o produto final é uma cultivar híbrida (ACQUAAH, 2007; COMSTOCK; ROBINSON; HARVEY, 1949; HEINZ et al., 2012).

2.3.1 Seleção recorrente interpopulacional

A seleção recorrente recíproca foi proposta originalmente por Comstock, Robinson e Harvey (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 (BÉRTRAN; HALLAUER, 1996; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Por ser utilizada de forma mais restrita para aumentar a heterose, a SRR tem menos flexibilidade que a SRI que pode ser utilizada para vários caracteres (HALLAUER, 1992). O principal objetivo desse método é o de melhorar geneticamente o germoplasma como fonte de recursos para programas de melhoramento (HALLAUER; CARENA, 2012).

Na SRR, duas populações são avaliadas em cruzamentos recíprocos, nos quais cada população é utilizada como testadora da outra. As progênies de cada população, em cruzamentos com a recíproca, que apresentar capacidades de combinação superiores, são selecionadas e os genótipos são recombinados para gerar as populações melhoradas (SOUZA JÚNIOR, 2011). Desta maneira, a avaliação é feita entre as populações e a recombinação é feita dentro de cada população, mantendo, assim, a identidade de cada população. Portanto, neste tipo de processo, são necessários dois tipos de progênies, uma para a avaliação (interpopulacional) e outra para a recombinação (intrapopulacional) (SOUZA JÚNIOR, 2001). O melhoramento do híbrido interpopulacional depende, portanto do melhoramento da heterose entre o cruzamento das populações, assim como do melhoramento *per se* das populações (SOUZA JÚNIOR, 1993).

Desde que foi proposta a SRR, inúmeros relatos na literatura foram destinados a esclarecer diferentes peculiaridades desse método de seleção, como sugestões de alterações ao método original. A proposta inicial de Comstock, Robinson e Harvey (1949) apresenta algumas desvantagens, como: 1) trabalhoso; 2) há deficiência de amostragem, o que leva a uma avaliação diferencial; 3) demora para se completar um ciclo de seleção, que, em condições de clima temperados, leva 3 anos, reduzindo assim o ganho genético (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010). A modificação proposta por Hallauer e Eberhart (1970) tem o uso de progênies de irmãos germanos obtidos de plantas prolíficas. Porém, nesse método, tem-se o trabalho de fazer muitas anotações e também existe a possibilidade de perda de espigas, que reduz a quantidade de material utilizado. Outros dois esquemas propostos por Paterniani e Vencovsky (1977, 1978) são os de cruzamentos teste com progênies de meios-irmãos (RRSTS) e o uso de progênies de meios-irmãos obtidos de

plantas prolíficas (RRSHSPP), respectivamente. Esses métodos são relativamente simples de conduzir e pode se completar um ciclo por ano, porém, por utilizarem meios-irmãos como unidades de recombinação, fazem com que os ganhos sejam reduzidos, portanto apresentam baixa eficiência quando comparados aos demais (SOUZA JÚNIOR, 2001). O método de Souza Júnior (1987) utiliza progênes de meios-irmãos interpopulacionais para a avaliação obtida alternadamente de plantas S0 e S1, e a recombinação é feita de forma alternada com progênes S1 e de meios-irmãos (RRS HS S₀ S₁). Esse esquema seletivo permite que a recombinação e obtenção de progênes se façam de forma simultânea, diminuindo, assim, uma fase e, com isso, um ciclo seletivo pode ser completado em um ano com a utilização de geração na safra de inverno.

Em diversas situações, foi relatado que esses métodos de seleção interpopulacional têm elevado significativamente a resposta ao 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 SRR 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-sibselection* (THS). Esse método sugere utilizar a população de menor média como testadora das duas populações, de forma que são obtidos progênes interpopulacionais (*testcross*) e progênes intrapopulacionais (*half-sib*).

Comparações entre os métodos foram realizadas em algumas oportunidades (JONES; COMPTON; GARDNER, 1971; REIS et al., 2012; SOUZA JÚNIOR, 1983). Na SRR, normalmente, são utilizados como unidades seletivas meios-irmãos e irmãos germanos e progênes S1 como unidade de recombinação (HALLAUER, 1984, 1985). Os esquemas que utilizam como unidades de seleção meios irmãos ou irmãos germanos e como unidade de recombinação S1 exploram a mesma variância aditiva. Porém o desvio-padrão fenotípico de médias de progênes de irmãos germanos é superior àquele de meios irmãos (SOUZA JÚNIOR, 1988). Além disso, com o uso de irmãos-germanos, é necessária a metade da área de avaliação, fazendo com que se possa avaliar o dobro de progênes na mesma área experimental. Conseqüentemente, a intensidade de seleção pode ser duplicada, visto que o método com unidade seletiva de irmãos germanos pode ser superior ao de progênes de meios-irmãos (SOUZA JÚNIOR, 2001). Contudo Souza Júnior e Vencovsky (1979) relatam que, uma vez amostrada a população corretamente, o aumento do número de progênes não aumenta de forma proporcional ao número de progênes superiores. Hallauer e Carena (2012), avaliando dados do programa de SRR na população BS11, concluíram que o método de

meios-irmãos teve um ganho predito, por ano, de $2.2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$, ao passo que o com irmãos germanos o ganho foi de 2.44.

2.3.2 Ganhos com a seleção recorrente recíproca em milho

Para que se possa verificar a eficiência de um programa de seleção recorrente, é preciso obter o progresso genético com a seleção periodicamente. Desse modo, pode ser avaliada a necessidade de modificações no programa. Existem algumas alternativas para se avaliar esse progresso em plantas. Uma alternativa seria comparar progênies de qualquer geração, em que as progênies representem uma boa amostra da população. Essa metodologia tem a vantagem do melhorista não necessitar conduzir experimentos específicos com essa finalidade, porém devem-se ter duas ou mais testemunhas comuns. A segunda alternativa é a de avaliar as populações e o híbrido que é obtido ao final de cada ciclo seletivo (SOUZA JÚNIOR, 1993). Neste caso, são obtidas estimativas para populações originais (C0) e as populações melhoradas (Cn) e são verificadas os ganhos genéticos obtidos e alterações que ocorreram com a seleção.

A expressão geral do ganho da resposta esperada com a seleção recorrente interpopulacional é (SOUZA JÚNIOR, 1992):

$$R_s = (i_1 c \hat{\sigma}_{A12}^2 / \hat{\sigma}_{f12}) + (i_2 c \hat{\sigma}_{A21}^2 / \hat{\sigma}_{f21})$$

em que: i_1 e i_2 são os diferenciais de seleção estandarizados (intensidades de seleção) aplicados nas populações 1 e 2; $\hat{\sigma}_{A12}^2$ e $\hat{\sigma}_{A21}^2$ são as variâncias genéticas aditivas interpopulacionais relacionadas às populações 1 e 2; $\hat{\sigma}_{f12}$ e $\hat{\sigma}_{f21}$ são os desvios-padrão fenotípicos das unidades de seleção associados às populações 1 e 2, respectivamente e c é o coeficiente que multiplica as variâncias aditivas e que depende do esquema seletivo utilizado. Os desvios-padrão fenotípicos das unidades de seleção dependem do tipo de progênies que são utilizadas para a avaliação.

Para se aumentar o ganho com a seleção, além do tipo de progênies que é utilizada para a avaliação e para a recombinação (TABELA 1), pode-se, também, incrementar a intensidade de seleção, sem, contudo reduzir a variabilidade da população, reduzir o tempo gasto com um ciclo de seleção e ter maior precisão experimental, diminuindo, assim, o valor

do erro experimental (PATERNIANI; CAMPOS, 1999). Além disso, pode-se aumentar o valor de $\hat{\sigma}_A^2$ adicionando-se um novo germoplasma na população.

Tabela 1 - Quantidade de variância aditiva explorada nos diferentes esquemas de seleção recorrente recíproca (SOUZA JÚNIOR; FERNANDES, 1997).

Esquemas	<i>US</i>	<i>UR</i>	$\hat{\sigma}_{A12}^2$	$\hat{\sigma}_{A21}^2$
Meios-irmãos (MI)	MI	S ₁	1/4	1/4
Irmãos Germanos (IG)	IG	S ₁	1/4	1/4
Meios-irmãos modificados	MI	MI	1/8	1/8
Testcrosses de meios-irmãos (TMI)	TMI	MI	1/16	1/16

Fonte: Do autor (2018).

UR: Unidade de seleção; UR: Unidade de recombinação.

Existem na literatura diversos exemplos de trabalhos com o ganho com a seleção recorrente. Hallauer e Carena (2012) apresentam dados obtidos de 14 programas de seleção recorrente intrapopulacionais e 8 interpopulacionais. A principal característica levada em consideração para se avaliar os programas foi a produtividade de grãos. Observou-se que o ganho médio esperado dos 14 programas foi de 3.17 kg.ha⁻¹.ano⁻¹ vs 2.32 para os 8 interpopulacionais. A análise de regressão com as variâncias de cada ciclo mostrou que a variabilidade genética não diminuiu com os ciclos de seleção. Com isso, concluiu-se que a principal meta da SR é a de adaptar e melhorar populações com potencial uso em programas de melhoramento. E, mesmo que os ganhos não sejam grandes, o ganho em longo prazo é satisfatório.

Em outro exemplo, 242 famílias de irmãos-completos foram obtidas entre as populações CIMMYT e Piranão, para investigar as estimativas da resposta à seleção no 11º ciclo do programa de seleção recorrente recíproca da UENF. A população avaliada revelou ampla variabilidade genotípica, com estimativas de herdabilidade variando de 33 a 73%, indicando perspectivas de ganho de seleção para os próximos ciclos. O ganho genético predito para produtividade foi de 12,90%. Concluiu-se que as populações avaliadas são promissoras para serem utilizadas em novos ciclos de seleção (BERILLI et al., 2013).

Para se obter o ganho com a seleção em híbridos interpopulacionais oriundos de um programa de seleção recorrente da UFLA, foram comparados, inicialmente, os híbridos dos ciclos 0, 1 e 2, os dois híbridos parentais e um híbrido simples comercial, e posteriormente, apenas os híbridos dos ciclos 0 e 2. Avaliando a produtividade de grãos, concluiu-se que as

estimativas do progresso genético do C0 para o C2 foram de 7,9% para produtividade e 3,5% para prolificidade (REIS et al., 2009).

Considerando esse mesmo programa de seleção recorrente da UFLA, foram utilizados os ciclos 0 e III, para se verificar o ganho com a seleção. Foram avaliadas 100 progênies de cada um dos ciclos em 2 ambientes. Observou-se que com a SRR a população 1 diminuiu sua produtividade de 7,19 t.ha⁻¹ para 6,92, já a população 2 aumentou de 7,72 t.ha⁻¹ para 8,31 (+2,55%) e o híbrido aumentou a produtividade em 1,14 t.ha⁻¹. A heterose incrementou de 12,3% no C0 para 24,3% no C3. Sendo assim, a SRR adotada foi eficiente a aumentar a produtividade e a heterose no híbrido interpopulacional (REIS et al., 2012).

No trabalho realizado por Santos et al. (2007), foram utilizados os ciclos 0, 1, 2 e 3 de um programa de SRR, para se avaliar os ganhos com a seleção. Os 24 tratamentos mais os 16 cruzamentos entre os ciclos foram avaliados em 2 safras e em 2 ambientes. Observou-se que foram incrementadas as populações dos dois híbridos comerciais, assim como o híbrido entre os dois passou de 6,08 no C0 para 7,41 t.ha no C3, observando um ganho de 7,25% por ciclo. Observou-se, também, que a capacidade geral de combinação, assim como a capacidade específica de combinação, aumentaram para a produtividade, sendo esta última de maior magnitude. Esses resultados mostraram que a SRRM é um procedimento eficiente para aumentar a produtividade do híbrido e das populações.

A utilização de linhagens duplo-haploides em milho pode ser vantajosa também em programas de seleção recorrente. Uma seleção recorrente, envolvendo plantas haploides, foi desenvolvida para melhorar duas populações sintéticas denominadas de SP e AS e observou-se um ganho, resultando em um aumento na produção de grãos de mais de 10% por ciclo (CHALYK; ROTARENCO, 1999; ROTARENCO; CHALYK; EDER, 2004).

Existem vários outros resultados em milho que mostram que as populações foram melhoradas para várias características em níveis adequados (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; KEERATINIJAKAL; LAMKEY, 1993; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000). Além disso, a variabilidade genética das populações foram mantidas em níveis adequados, mesmo em programas de seleção de alta intensidade (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000).

2.4 Correlações

Em várias áreas de estudo, muitas vezes, faz-se necessário medir a existência e/ou a intensidade da interação entre caracteres. Por exemplo, em produção vegetal, o estudo das relações entre as variáveis envolvidas no melhoramento genético é um dos aspectos mais importantes a se considerar, pois possibilita a obtenção de ganhos, para caracteres de interesse, por meio da manipulação de outras características correlacionadas.

A análise de correlação fornece um valor que representa a variação conjunta entre duas variáveis e, também, mede a intensidade e a direção da relação linear ou não linear entre duas variáveis (CHARNET et al., 2008). Para Lira (2004), o coeficiente de correlação é um indicador que atende a necessidade de se estabelecer a existência ou não de uma relação entre essas variáveis sem que, para isso, seja preciso o ajuste de uma função matemática. Não existe a distinção entre a variável independente (X) e a variável dependente (Y), ou seja, o grau de variação conjunta entre X e Y é igual ao grau de variação conjunta entre Y e X. Neste sentido, o conhecimento do coeficiente de correlação é importante, pois possibilita ao melhorista saber como a seleção para um caráter está relacionado à expressão de outros caracteres (FREIRE FILHO, 1988).

O coeficiente de correlação linear assume que há uma relação linear entre duas variáveis, ou seja, que a mudança de uma variável sempre envolve a mudança constante no valor médio de outra variável. Este coeficiente, portanto reflete o grau de associação entre duas variáveis, e o valor desse coeficiente é positivo, quando ocorre aumento (ou diminuição) nas duas variáveis e é negativo, quando uma variável aumenta e a outra diminui. Quanto mais próximo de um, mais forte é a correlação entre as variáveis. Assim, pode-se afirmar que o coeficiente de correlação linear é adimensional e seu valor absoluto não ultrapassa a unidade que, quando for igual a zero, reflete a falta de relação linear (CHARNET et al., 2008).

A correlação linear simples permite avaliar a magnitude e o sentido das relações entre dois caracteres, sendo de grande utilidade no melhoramento, por permitir avaliar a viabilidade da prática da seleção indireta, que, em alguns casos, pode levar a progressos mais rápidos que a seleção do caráter desejado (CRUZ; CARNEIRO, 2003).

Antes de calcular o coeficiente de correlação, faz-se necessária uma análise de outliers, pois o coeficiente de correlação é fortemente afetado pela sua presença. A presença de outliers pode comprometer fortemente as estimativas do coeficiente de correlação levando, inclusive, o pesquisador a cometer erros do tipo I ou do tipo II (OSBORNE; WATERS, 2002). O erro tipo I acontece, quando se rejeita uma hipótese sendo ela verdadeira, e o erro

tipo II ocorre, quando se aceita uma hipótese falsa. Também se faz necessária a independência das observações, ou seja, a ocorrência de uma observação ($X_1; Y_1$) não influencia a ocorrência de outra observação ($X_2; Y_2$). Segundo Osborne e Waters (2002), a violação desta orientação implica risco de o coeficiente produzir correlações espúrias.

2.4.1 Coeficiente de correlação linear de Pearson

Existem, na literatura, diversos estimadores para a correlação linear. O coeficiente de correlação linear de Pearson, também chamado de "coeficiente de correlação produto-momento", mede a força e a direção da correlação (positiva ou negativa) entre duas variáveis aleatórias X e Y de escala métrica (intervalar ou de razão). Este coeficiente de correlação é dado pela expressão:

$$r_{XY} = \frac{Cov(X, Y)}{\sqrt{V(X) \cdot V(Y)}} = \frac{\sigma_{X, Y}}{\sigma_X \cdot \sigma_Y}$$

Em que: $\sigma_{X, Y}$ é a covariância entre as variáveis aleatórias X e Y ; σ_X é o desvio-padrão da variável aleatória X ; e σ_Y é o desvio-padrão da variável aleatória Y .

Em Casella e Berger (2001) é provado que o coeficiente de correlação de Pearson sempre está no intervalo $[-1; 1]$. Quanto mais o valor absoluto do coeficiente de correlação se aproxima de 1 mais forte é a correlação entre as variáveis. O sinal indica se a direção da correlação é positiva ou negativa. O sinal é positivo, quando há uma relação direta entre as variáveis, e negativo, quando há uma associação inversa entre elas, isto é, valores altos de uma variável estão associados a valores baixos da outra variável e vice-versa.

2.5 Análise de trilha

Os coeficientes de correlação simples entre caracteres não permitem que sejam tiradas conclusões sobre relações de causa e efeito entre eles, ou seja, não compreendem os efeitos diretos e indiretos de caracteres sobre uma variável básica. Dada à importância dessas relações, Wright (1921) desenvolveu o método da análise de trilha, que quantifica essas relações de causa e efeito. É possível ver de forma detalhada o método dos coeficientes de trilha em Wright (1934).

A análise de trilha consiste no desdobramento das correlações em efeitos diretos e indiretos, permitindo medir a influência direta de uma variável, independentemente das demais, sobre a outra, em que as estimativas (coeficientes de trilha ou caminho) que quantificam esses efeitos são obtidas, por meio de equações de regressão, em que as variáveis são previamente padronizadas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2004). Essas estimativas são obtidas a partir do método de mínimos quadrados. Quando se considera um único modelo casual, a análise de trilha trata-se de uma análise de regressão linear múltipla padronizada.

A execução da análise de trilha é, em geral, realizada em duas partes. Inicialmente constrói-se um diagrama de caminho que, embora não seja essencial para a análise numérica, é muito útil para exibir graficamente o padrão de hipótese das relações de causa e efeito entre um conjunto de variáveis, ou seja, estabelece uma relação de causa e efeito entre as variáveis. Em um segundo momento, realiza-se a decomposição das correlações observadas, em um conjunto de coeficientes (coeficientes de caminho), que indica o efeito direto de uma variável hipoteticamente tomada como causa sobre uma variável tratada como um efeito.

Dentre as utilidades da análise de trilha, uma das principais é possibilitar o conhecimento dos efeitos diretos e indiretos que variáveis explicativas exercem sobre uma variável principal permitindo, assim, estabelecer qual estratégia será mais eficiente na seleção, para incrementar o melhoramento genético.

Observa-se que a produtividade do milho tem um caráter complexo, ou seja, influenciada por vários componentes, a saber: o peso médio de espiga, o comprimento médio das espigas, o diâmetro médio do sabugo, o diâmetro médio de espigas, o comprimento do grão, dentre outras (RIBEIRO; RAMALHO; PRADO, 2014). Assim, a análise de trilha se mostra uma valiosa ferramenta, em programas de melhoramento genético do milho, permitindo a identificação de componentes de produção das espigas, que apresentem maior contribuição sobre a produtividade, auxiliando na seleção de genótipos superiores (LOPES et al., 2007).

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Pode-se concluir que a seleção recorrente recíproca é uma preciosa ferramenta, para o acúmulo ininterrupto de alelos favoráveis, bem como a capacidade combinatória entre populações. Assim, as populações obtidas, ao final de cada ciclo seletivo, são fontes para extração de linhagens e obtenção de híbridos superiores.

Decorrente da complexidade do caráter produtividade e, não menos distante, do processo de seleção recorrente recíproca, devem-se desenvolver ferramentas que amparam a seleção de genótipos superiores, como o uso de variáveis correlacionadas auxiliares ao caráter produtividade.

Considerando a seleção recorrente recíproca um processo perene, necessita-se verificar, periodicamente, o progresso genético e a manutenção da variabilidade genética, ao longo dos ciclos seletivos, sendo esta última fator limitante dos ganhos futuros.

REFERÊNCIAS

- ACQUAAH, G. **Principles of plant genetics and breeding**. Malden: Wiley-Blackwell, 2007. 584 p.
- AKKAYA, M. S.; BHAGWAT, A. A.; CREGAN, P. B. Length polymorphisms of simple sequence repeat DNA in soybean. **Genetics**, Austin, v. 132, n. 4, p. 1131–1139, Dec. 1992.
- 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, p. 537-544, dez. 1998.
- BAKER, L. H.; CURNOW, R. N. Choice of population size and use of variation between replicated populations in plant breeding selection programs. **Crop Science**, Madison, v. 9, n. 5, p. 555–560, Nov. 1968.
- BEADLE, G. W. The mystery of maize. In: ANNUAL CORN AND SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 32, 1977, Mississippi. **Proceedings...** Mississippi: Mississippi State University, 1977. p. 1–5.
- BELICUAS, P. R. **Obtenção, identificação e caracterização de haploides androgenéticos em milho**. 2004. 52 p. Dissertação (Mestrado em Agroquímica/Agrobioquímica) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2004.
- BERILLI, A. P. C. G. et al. Response to the selection in the 11th cycle of reciprocal recurrent selection among full-sib families of maize. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringá, v. 35, p. 435-441, out./dez. 2013.
- _____. Use of molecular markers in reciprocal recurrent selection of maize increases heterosis effects. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 10, n. 4, p. 2589-2596, Oct. 2011.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2. ed. Woodbury: Stemma Press, 2010. 400 p.
- 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.
- BORÉM, A.; CAIXETA, E. T. **Marcadores moleculares**. Viçosa: Editora UFV, 2006. 374 p.
- BORÉM, A.; DEL GIÚDICE, M. P. Cultivares transgênicos. In: GALVÃO, J. C. C.; MIRANDA, G. V. (Ed.). **Tecnologias de produção do milho**. Viçosa: Editora UFV, 2004. p. 85-108.
- BRONDANI, R. P. V. et al. Microsatellite markers for *Ceibapentandra* (Bombacaceae), an endangered tree species of the Amazon forest. **Molecular Ecology Notes**, Oxford, v. 3, p. 177-179, 2003.
- CASELLA, G.; BERGER, R. L. **Statistical inference**. Belmont: Duxbury Press, 2001. 660 p.

CASTRO, N. H. C. **Número de repetições e eficiência da seleção em progênies de meios irmãos de *Eucalyptus camaldulensis***. 1992. 121 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1992.

CHALYK, S. T.; ROTARENCO, V. A. Using maternal haploid plants in recurrent selection in maize. **Maize Genetics Cooperation Newsletter**, Illinois, v. 73, p. 56-57, 1999.

CHARNET, R. et al. **Análise de modelos de regressão linear com aplicações**. Campinas: Editora Unicamp, 2008. 356 p.

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.

CORDEIRO, A. C. C. **Número de intercruzamentos na eficiência da seleção recorrente na cultura do arroz**. 2001. 149 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2001.

CRESTE, S.; TULMAN-NETO, A.; FIGUEIRA, A. Detection of single sequence repeat polymorphisms in denaturing polyacrylamide sequencing gels by silver staining. **Plant Molecular Biology Reporter**, Athens, v. 19, n. 4, p. 299-306, Dec. 2001.

CROSBIE, T. M. et al. et al. Plant breeding: past, present and future. In: LAMKEY, K. R.; LEE, M. (Ed.). **Plant breeding: the Arnel R. Hallauer international symposium**. Ames: Blackwell Publishing, 2006. p. 3-50.

CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa: Editora UFV, 2005. 394 p.

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa: Editora UFV, 2003. v. 2, 585 p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3. ed. Viçosa: Editora UFV, 2004. v. 1, 480 p.

_____. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 4. ed. Viçosa: Editora UFV, 2012. 514 p.

CUNHA, K. S. et al. Full-sib reciprocal recurrent selection in the maize populations Cimmyt and Piranão. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 11, n. 3, p. 3398-3408, Sept. 2012.

DON, R. H. et al. Touchdown PCR to circumvent spurious priming during gene amplification. **Nucleic Acids Research**, London, v. 19, n. 4, p. 4008-4008, July 1991.

DUDLEY, J. W.; LAMBERT, R. J. 100 generations of selection for oil and protein in corn. In: JANICK, J. (Ed.). **Plant breeding reviews**. New York: John Wiley & Sons, 2004. v. 24, part 1, p. 79-110.

DUVICK, D. N. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 86, p. 83-145, 2005.

DUVICK, D. N.; SMITH, J. S. C.; COOPER, M. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. **Plant Breeding Reviews**, Westport, v. 24, n. 2, p. 109-152, 2004.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4. ed. New York: Pearson, 1996. v. 4, 480 p.

FERREIRA, D. F. **Estatística básica**. 2. ed. ampl. E rev. Lavras: Editora UFLA, 2009. 664 p.

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. 3. ed. Brasília: Embrapa, 1998. 220 p.

FREIRE FILHO, F. R. Genética do caupi. ARAÚKO, J. P. P. de; WATT, E. E. **O caupi no Brasil**. Goiânia: Embrapa, 1988. p. 159-248.

GALINAT, W. C. The domestication and genetic erosion of maize. **Economic Botany**, Bronx, v. 28, n. 1, p. 31-37, Jan./Mar. 1974.

_____. **Hybrid seed production**. U.S. Patent n. 4,051,629, 12 abr. 1976, 4 out. 1977.

GERALDI, I. O. Por que realizar seleção recorrente? In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 9., 2005, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 2005. p. 1-8.

_____. Selección recorrente em el mejoramiento de plantas. In: GUIMARÃES, E. P. (Org.). **Selección recorrente en arroz**. Cali: CIAT, 1997. v. 1, p. 3-11.

GERDES, J. T. et al. **Compilation of North American maize breeding germplasm**. Madison: Crop Science Society of America, 1993. 202 p.

GOODMAN, M. M. The history and evolution of maize. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v. 7, n. 3, p. 197-220, 1980.

GOODMAN, M. M.; SMITH, J. S. C. Botânica. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G. P. (Org.). **Melhoramento e produção do milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. p. 41-78.

GUIMARÃES, P. S. **Desempenho de híbridos simples de milho (*Zea mays* L.) e correlação entre heterose e divergência genética entre as linhagens parentais**. 2007. 111 p. Dissertação (Mestrado em Genética, Melhoramento Vegetal e Biotecnologia) – Instituto Agrônomo, Campinas, 2007.

HALLAUER, A. R. Compendium of recurrent selection methods and their application. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v. 3, n. 1, p. 1–33, 1985.

_____. 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.

_____. Reciprocal full-sib selection in maize. **Crop Science**, Madison, v. 7, p. 55–9, 1984.

_____. Recurrent selection in maize. **Advance in Agronomy**, Madison, v. 9, n. 6, p. 115-179, Dec. 1992.

_____. Original paper open access recurrent selection methods to improve germplasm in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 57, p. 266–283, 2012.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 3. ed. New York: Springer, 2010. 663 p.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J. Original paper open access recurrent selection methods to improve germplasm in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 57, p. 266–283, 2012.

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. 468 p.

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.

HEINZ, R. et al. Seleção de progênes de meio-irmãos de milho para eficiência no uso. **Revista Ciência Agrônômica**, Ceará, v. 43, n. 4, p. 731–739, out./dez. 2012.

HOISINGTON, D. A.; KHAIRALLAH, M.; LEÓN, D. G. de. **Laboratory protocols: CIMMYT applied molecular genetics laboratory**. 2. ed. Mexico: Mexico: CIMMYT, 1994. 81 p.

HULL, F. G. Recurrent selection and specific combining ability in corn. **Journal of the American Society of Agronomy**, Washington, v. 37, p. 134–45, Feb. 1945.

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. 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.

KNAPP, S. J.; STROUP, W. W.; ROSS, W. M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. **Crop Science**, Madison, v. 25, n. 1, p. 192-194, Jan. 1985.

LANZA, M. A.; GUIMARÃES, C. T.; SCHUSTER, I. Aplicação de marcadores moleculares no melhoramento genético. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, n. 21, p. 97-108, 2000.

LIMA, M. L. A. et al. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 17, n. 3, p. 227-239, Apr. 2006.

LIMA, M. L. A.; SOUZA JUNIOR, C. L.; SOUZA, A. P. Microsatellite-dense genetic map: towards genome coverage in a tropical maize population. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 32, n. 3, p. 499-508, jul./set. 2009.

LIRA, S. A. **Análise de correlação**: abordagem teórica e de construção dos coeficientes com aplicações. 2004. 196 p. Dissertação (Mestrado em Ciência) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2004.

LOPES, S. J. et al. Relações de causa e efeito em espigas de milho relacionadas aos tipos de híbridos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 37, n. 6, p. 1536-1542, nov./dez. 2007.

MANGELSDORF, P. C. **Corn**: its origin, evolution and improvement. Cambridge: Belknap Press, 1974. 217 p.

_____. The mystery of corn: new perspectives. **Proceedings of the American Philosophical Society**, Philadelphia, v. 127, n. 4, p. 215-247, 1983.

MARMUR, J.; DOTY, P. Determination of the base composition of deoxyribonucleic acid from its thermal denaturation temperature. **Journal of Molecular Biology**, London, v. 5, n. 1, p. 109-118, July 1962.

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.

MIRANDA FILHO, J. B.; VIÉGAS, G. P. Milho híbrido. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. (Ed.). **Melhoramento e produção do milho**. 2. ed. Campinas: Fundação Cargill, 1987. cap. 7, p. 275-340.

NUNOME, T. et al. Identification and characterization of microsatellites in eggplant. **Plant Breeding**, Berlin, v. 122, n. 3, p. 256- 262, June 2003.

OLSON, P. J.; WALSTER, H. L. Corn in its northern home. **North Dakota Agricultural Experiment Station Bulletin**, United States, n. 257, 1932.

OSBORNE, J. W.; WATERS, E. Multiple regression assumptions. **ERIC Digests**, Greensboro, 2002.

PANDEY, S.; GARDNER, C. O. Recurrent selection for popution, variety, and hybrid improvement in tropical. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 48, p. 1-87, 1992.

PATERNIANI, E. (Ed.). **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. Campinas: Fundação Cargill, 1980. 650 p.

PATERNIANI, E.; CAMPOS, M. S. Melhoramento do milho. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Editora UFV, 1999. p. 429-485.

PATERNIANI, E.; VENCOSKY, 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.

_____. 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. 309 p.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2010.

RAMALHO, M. A. P. **Eficiência relativa de alguns processos de seleção intrapopulacional no milho baseado em famílias não endógamas**. 1977. 122 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 1977.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: Editora UFLA, 2012. 522 p.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; SANTOS, J. B. Melhoramento de espécies autógamas. In: NASS, L. L. et al. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 201-230.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 3. ed. Lavras: Editora UFLA, 2012. 305 p.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; ZIMMERMANN, M. J. de O. **Genética quantitativa aplicada ao melhoramento de plantas autógamas**: aplicação ao melhoramento de feijoeiro. Goiânia: Editora UFG, 1993. 271 p.

RANDOLPH, L. F. Contribution of wild relatives of maize to the evolutionary history of domesticated maize: a synthesis of divergent hypotheses I. **Economic Botany**, Bronx, v. 30, n. 4, p. 321-345, Oct. 1976.

RANGEL, P. H. N.; NEVES, P. C. F. Selección recurrent aplicada al arroz de Riego en Brasil. In: GUIMARÃES, E. P. (Ed.). **Selección recurrenten arroz**. Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical, 1997. p. 79-97.

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.

REIS, M. C. et al. Progresso genético com a seleção recorrente recíproca para híbridos interpopulacionais de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 12, p. 1667-1672, dez. 2009.

_____. Reciprocal recurrent selection in maize enhances heterosis and ears yield. **Euphytica**, Wageningen, v. 187, p. 955-965, 2012.

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**, Rome, v. 54, n. 1, p. 57-66, Jan. 2000.

RIBEIRO, C.; RAMALHO, M. A. P.; PRADO, P. E. R. Contribuição dos caracteres vegetativos e reprodutivos da planta de milho para a heterose na produção de grãos. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 13, n. 1, p. 59-68, 2014.

ROCHA, M. G. B. et al. Avaliação genética de progênes de meio-irmãos de *Eucalyptus grandis* por meio dos procedimentos REML/BLUP e da ANOVA. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 71, p. 99-107, 2006.

ROTARENCO, V. A.; CHALYK, S. T.; EDER, J. Utilization of maize haploids plants in a recurrent selection procedure. **Journal of Genetics and Breeding**, Rome, v. 58, p. 61-72, 2004.

SABADIN, P. K. et al. QTL mapping for yield components in a tropical maize population using microsatellite markers. **Hereditas**, Lund, v. 145, n. 4, p. 194-203, Aug. 2008.

SANTOS, M. F. et al. 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.

SCOTT, A.; KNOTT, M. Cluster-analyses method for grouping means in analysis of variance. **Biometrics**, Washington, v. 30, n. 3, p. 507-512, Sept. 1974.

SIBOV, T. S. et al. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 1. Map construction and localization of loci showing distorted segregation. **Hereditas**, Lund, v. 139, n. 2, p. 96-106, 2003.

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. 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.

_____. Cultivar development of allogamous crops. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 11, nesp, p. 8-15, jun. 2011.

_____. Interpopulation genetic variances and hybrid breeding programs. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v. 15, p. 643-656, 1992.

_____. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L. et al. **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação-MT, 2001. p. 159-199.

_____. Reciprocal recurrent selection with half-sib progenies obtained alternately from non-inbred (S0) and inbred (S1) plants in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 1, p. 19-31, Jan./Mar. 1987.

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

_____. **Variabilidade genética em milho (*Zea mays* L.) e relações com a seleção recorrente intra e interpopulacional**. 1983. 151 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 1983.

_____. Variâncias Genéticas Interpopulacionais e Suas Implicações em Programas de Híbridos. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 17., 1988, Piracicaba. **Resumos...** Campinas: Fundação Cargill, 1988. p. 111-112.

SOUZA JUNIOR, C. L.; BARRIOS, S. C. L.; MORO, G. V. Performance of maize single-crosses developed from populations improved by a modified reciprocal recurrent selection. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 67, n. 2, p. 198-205, mar./abr. 2010.

SOUZA JÚNIOR, C. L.; FERNANDES, J. S. C. Predicting the range of inbreeding depression of inbred lines in cross-pollinated populations. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v. 20, n. 1, p. 35-39, mar. 1997.

SOUZA JUNIOR, C. L.; VENCOVSKY, R. **Influência do aumento da amostra na avaliação de progênies de milho**. Piracicaba: Departamento de Genética/ESALQ-USP, 1979. (Publicação Técnica).

TEODORO, P. E. et al. Path analysis and correlation of two genetic classes of maize (*Zea mays* L.). **Journal of Agronomy**, Faisalabad, v. 13, n. 1, p. 23–28, Jan. 2014.

TOEBE, M. **Não-normalidade multivariada e multicolinearidade em análise de trilha na cultura de milho**. 2012. 107 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2012.

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E. (Coord.). **Melhoramento e produção de milho no Brasil**. Piracicaba: Fundação Cargill, 1978. p. 122-201.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fito melhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496 p.

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.

VIEIRA, C. et al. Melhoramento do feijão. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Editora UFV, 2005. p. 301-392.

WANG, X. W. et al. Effects of recurrent selection on populations of various generations in wheat by using the Tai Gu single dominant male-sterile gene. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 126, n. 4, p. 397-402, June 1996.

WEATHERMAX, P. **Indian corn in old America**. New York: Macmillian, 1954. 56 p.

WERNER, B. K.; WILCOX, J. R. Recurrent selection for yield in *Glycine max* using genetic male-sterility. **Euphytica**, Wageningen, v. 50, n. 1, p. 19-26, Oct. 1990.

WEYHRICH, R. A.; LAMKEY, K. R.; HALLAUER, A. R. Responses to seven methods of recurrent selection in the BS11 maize population. **Crop science**, Madison, v. 38, n. 2, p. 308-321, Apr. 1998.

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

WRIGHT, S. Correlation and causation. **Journal of Agriculture Research**, Washington, v. 20, p. 557-585, 1921.

WRIGHT, S. The method of path coefficients. **Annals of Mathematical Statistics**, Ann Arbor, v. 5, n. 3, p. 161-215, Sept. 1934.

WU, Y. et al. Low-nitrogen stress tolerance and nitrogen agronomic efficiency among maize inbreds: comparison of multiple indices and evaluation of genetic variation. **Euphytica**, Wageningen, v. 180, p. 281-290, July 2011.

ZAREI, B. et al. Correlation and path coefficient analysis for determining interrelationships among grain yield and related characters in corn hybrids (*Zea mays* L.). **International Journal of Agriculture and Crop Sciences**, Amsterdam, v. 4, p. 1519-1522, Jan. 2012.

ZDUNIC, Z. et al. Genetic analysis of grain yield and oil content in two maize populations. **Periodicum Biologorum**, Zagreb, v. 114, n. 1, p. 67-72, 2012.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

**ARTIGO 1 - PROGRESSO GENÉTICO EM PROGRAMA DE SELEÇÃO
RECORRENTE RECÍPROCA DE MILHO**

**Artigo redigido conforme a NBR 6022 (ABNT, 2003) e formatado de acordo com o
Manual da UFLA de apresentação de teses e dissertações.**

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi estimar o progresso genético com a seleção recorrente recíproca na cultura do milho da UFLA, por meio da avaliação de híbridos top cross, oriundos de progênies $S_{2:3}$, obtidas dos ciclos 0, 3 e 6, bem como obter as estimativas dos componentes genéticos, verificando a manutenção da variabilidade genética no decorrer dos ciclos. Foram utilizados 1152 híbridos top cross, obtidos a partir de 192 progênies $S_{2:3}$, oriundas das populações “A” e “B”, dos ciclos 0, 3 e 6 da seleção recorrente recíproca (SRR) do Programa de Melhoramento Genético do Milho da Universidade Federal de Lavras. O experimento consistiu de 1156 tratamentos, sendo 192 híbridos top cross pertencentes a cada uma das seis populações e quatro testemunhas, em Látice Quadrado 34x34, duas repetições e dois locais. Foi avaliado o caráter produtividade de espigas despalhadas: estimada por meio da pesagem das espigas despalhadas de cada parcela, produtividade total da parcela em quilogramas. De posse dos dados, foram realizadas as análises individuais e conjuntas via abordagem de modelos mistos. Inicialmente foram comparados dois modelos, um considerando homogeneidade de variâncias para o efeito de progênies dentro de ciclo e populações e outro considerando variâncias heterogêneas pelos critérios de AIC e BIC. Para os dois ambientes estudados, o modelo considerando variâncias heterogêneas foi superior, obtendo menores valores para os critérios de escolha AIC e BIC. Considerando o modelo ajustado para variâncias heterogêneas, foram então estimados componentes genéticos (variância genética e herdabilidade), para cada população em cada ambiente individual e para múltiplos ambientes. Foi estimado o progresso genético com base na produtividade média das progênies selecionadas em cada ciclo. Após seis ciclos de seleção recorrente recíproca, o progresso genético foi de 8%. Os valores de variância genética se mostram estabilizados, leve tendência de aumento, comprovando a existência de variabilidade genética nas populações, evidenciando a possibilidade de sucesso com a seleção em ciclos futuros.

Palavras-chave: Seleção. Ganho Genético. Variância Genética. *Zea mays*.

Genetic progress in reciprocal recurrent maize selection program

ABSTRACT

The objective of this work was to estimate the genetic progress with reciprocal recurrent selection in the maize crop of UFLA, through the evaluation of top cross hybrids from progenies $S_{2:3}$ obtained from cycles 0, 3 and 6, as well as obtaining estimates of the genetic components, verifying the maintenance of genetic variability during the cycles. A total of 1152 top cross hybrids were obtained from 192 progenies $S_{2:3}$ from the "A" and "B" populations, from cycles 0, 3 and 6 of the reciprocal recurrent selection (SRR) of the UFLA's corn breeding program. The experiment consisted of 1156 treatments, 192 top cross hybrids belonging to each of the six populations and four controls, in 34x34 square lattice, two replicates and two sites. It was evaluated the dehusked ear productivity: estimated by weighing the dehusked ear of each plot, total plot productivity in kilograms. With this data, the individual and joint analyzes were carried out through the mixed models approach. Initially, two models were compared, one considering homogeneity of variances for progenies within cycle and populations and the other considering heterogeneous variances by AIC and BIC criteria. For the two environments studied, the model considering heterogeneous variances was higher, obtaining lower values for the AIC and BIC selection criteria. Considering the model adjusted for heterogeneous variances, genetic components (genetic variance and heritability) were estimated for each population in each individual environment and for multiple environments. The genetic progress was estimated based on the average progenies productivity selected in each cycle. After six cycles of recurrent reciprocal selection, the genetic progress was 8%. The genetic variance values were stabilized, slightly increasing tendency, proving the existence of genetic variability in the populations, evidencing the possibility of success with the selection in future cycles.

Keywords: Selection. Genetic Gain. Genetic Variance. *Zea mays*.

1 INTRODUÇÃO

O avanço da agricultura, ao longo dos anos, bem como a importância do milho no cenário mundial, desafia programas de melhoramento genético a desenvolver técnicas eficientes que visam à seleção de genótipos superiores ano após ano. Entretanto, quando se trabalha com caracteres quantitativos como produtividade, necessita-se de métodos de melhoramento que permitam a conservação da variabilidade genética visando a ganhos consecutivos, maximizando o ganho genético, por meio do acúmulo de alelos favoráveis (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010).

Buscando uma constante obtenção de indivíduos superiores, os melhoristas desfrutam de diferentes métodos de melhoramento, desde um simples retrocruzamento até mesmo os mais complexos, como os fundamentados no melhoramento populacional. O melhoramento populacional se mostra de grande valia, uma vez que possibilita a conservação da variabilidade genética e, ao mesmo tempo, a condução da média do caráter no sentido desejado, resultante de um contínuo acréscimo da frequência de alelos favoráveis na população (RAMALHO et al., 2012).

Em se tratando do caráter produtividade em milho, o fenômeno da heterose oportunizou uma revolução, consolidando uma das maiores contribuições da ciência para a sociedade. Dentre as várias técnicas utilizadas para se incrementar a heterose na cultura do milho, uma delas é a seleção recorrente recíproca (SRR).

A seleção recorrente recíproca foi proposta originalmente por Comstock, Robinson e Harvey (1949), para melhorar o híbrido entre duas populações, explorando os efeitos aditivos e não aditivos. Além disso, este método consente que as populações melhoradas sejam fontes de linhagens, produzindo híbridos superiores aos obtidos a partir das populações originais (BÉRTRAN; HALLAUER, 1996; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). O principal objetivo desse método é melhorar geneticamente o germoplasma como fonte de recursos para programas de melhoramento (HALLAUER; CARENA, 2012).

Na SRR, duas populações são avaliadas em cruzamentos recíprocos, nos quais cada população é utilizada como testadora da outra. As progênies de cada população, em cruzamentos com a recíproca, que apresentar capacidade de combinação superior, são selecionadas e os genótipos são recombinados para gerar as populações melhoradas (SOUZA JÚNIOR, 2011). Dessa maneira, a avaliação é feita entre as populações e a recombinação é feita dentro de cada população, mantendo, assim, a identidade de cada população. Portanto, neste tipo de processo, são necessários dois tipos de progênies, uma para a avaliação

(interpopulacional) e outra para a recombinação (intrapopulacional) (SOUZA JÚNIOR, 2001). O melhoramento do híbrido interpopulacional depende, portanto do melhoramento da heterose entre o cruzamento das populações, assim como do melhoramento *per se* das populações (SOUZA JÚNIOR, 1993).

Para verificar a eficiência de um programa de seleção recorrente interpopulacional, é preciso mensurar o progresso genético com a seleção periodicamente. Desse modo, pode-se avaliar a necessidade de modificações no método de condução do programa. Existem algumas alternativas para se avaliar esse progresso em plantas. Uma delas é comparar progênes das gerações, em que as progênes representam uma amostra da população. Essa metodologia tem a vantagem do melhorista não necessitar conduzir experimentos específicos com essa finalidade, porém deve-se usar testemunhas comuns. Outra forma é avaliar as populações e o seu híbrido derivado de cada ciclo seletivo. Neste caso, são obtidas estimativas para populações originais (C0) e as populações melhoradas (Cn) e verificados os ganhos genéticos obtidos e, também, as alterações que ocorreram com a seleção nos híbridos derivados.

Os ganhos com a seleção recorrente recíproca já foram verificados em diversas ocasiões (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; KEERATINIYAKAL; LAMKEY, 1993; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000; SANTOS et al., 2007). Além disso, a variabilidade genética das populações foram mantidas em níveis adequados, mesmo em programas de seleção de alta intensidade de seleção (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000).

Com isso, o objetivo deste trabalho foi estimar o progresso genético com a seleção recorrente recíproca no programa da UFLA, por meio da avaliação de híbridos top cross, oriundos de progênes $S_{2:3}$, obtidas dos ciclos 0, 3 e 6, bem como obter as estimativas dos componentes genéticos, verificando a manutenção da variabilidade genética no decorrer dos ciclos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Genótipos

Na realização deste trabalho, foram utilizados 1152 híbridos top cross, obtidos a partir de 192 progênies $S_{2:3}$, oriundas das populações “A” e “B”, dos ciclos 0, 3 e 6 da seleção recorrente recíproca (SRR) do Programa de Melhoramento Genético do Milho da Universidade Federal de Lavras.

2.2 Seleção Recorrente Recíproca (SRR) – UFLA

As populações “A” e “B” envolvidas neste estudo foram derivadas originalmente de dois híbridos simples (HS) comerciais pelo intercruzamento de plantas F_1 de cada HS, gerando duas populações F_2 em equilíbrio de Hardy-Weinberg. Logo, foi iniciado o programa de seleção recorrente recíproca, semelhante ao proposto por Souza Júnior (1987).

O primeiro ciclo seletivo (C0) foi realizado, no ano de 2003, em que foram semeadas 2000 sementes de cada população em dois blocos contínuos. Plantas prolíficas, em cada população, tiveram as espigas inferiores autofecundadas e as superiores cruzadas aos pares com plantas da população recíproca, obtendo progênies S_1 e irmãos completos. As avaliações das progênies de irmãos completos interpopulacionais foram realizadas na safra 2003/2004. As progênies S_1 de cada população, correspondentes aos 10% das progênies irmãos completos mais produtivos, foram recombinadas, para obtenção das populações “A” e “B” do ciclo 1 (C1). 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. As progênies de meios-irmãos interpopulacionais foram avaliadas, na safra 2004/2005, em que foram selecionadas 15%, com base no caráter produtividade. As progênies dos meios-irmãos intrapopulacionais, associadas às progênies interpopulacionais selecionadas em cada população, foram recombinadas para obtenção das populações C2. No terceiro ciclo seletivo, o procedimento foi o mesmo realizado para o C0, novamente foram geradas progênies S_1 e progênies de irmãos completos interpopulacionais. As progênies interpopulacionais selecionadas tiveram suas progênies S_1 recombinadas para obtenção das populações do ciclo 3 (C3). Equivalentemente, foram obtidos o quarto, quinto e sexto ciclo, sendo este último avaliado na safra 2014/2015 (TABELA 1) (ALVES, 2014; REIS et al., 2009).

Tabela 1 - Descrição das unidades de avaliação e recombinação utilizadas durante os seis ciclos seletivos, do SRR-UFLA.

Ciclo	Unidade de recombinação	Unidade Avaliação
C0	S1	Irmãos-Completo
C1	Meios-Irmãos	Meios-Irmãos
C2	S1	Irmãos-Completo
C3	S1	Irmãos-Completo
C4	S1	Irmãos-Completo
C5	S1	Irmãos-Completo

Fonte: Do autor (2018).

O esquema geral, para a obtenção, avaliação e recombinação das progênies, nos diferentes ciclos de SRR, é apresentado na Figura 1.

Figura 1 - Esquema geral de Seleção Recorrente Recíproca utilizado no Programa Genético de Melhoramento do Milho, Lavras-MG/UFLA.



Fonte: Do autor (2018).

2.3 Obtenção das progênies S_{2,3}

Para a obtenção das progênies S_{2,3}, foram utilizadas sementes S₁ remanescentes das populações “A” e “B” dos ciclos zero, três e seis, as quais estavam armazenadas em câmara fria. As progênies das diferentes populações foram semeadas, simultaneamente, permitindo, ao final do processo, a obtenção de progênies com sementes de mesma idade.

Cada progênie S₁ foi semeada em uma linha e realizada a autofecundação, para obtenção de plantas selecionadas dentro de cada linha, obtendo progênies S_{1,2} das populações

em questão. Esse processo se repetiu por três gerações/safras, culminando em 2400 progênies $S_{2:3}$ das seis populações.

2.4 Obtenção dos híbridos Top Cross

Os híbridos Top Cross foram obtidos na segunda safra (Safrinha) do ano de 2016. Para obtenção dos híbridos, 600 progênies $S_{2:3}$ da população A, 200 progênies de cada ciclo (0, 3 e 6) foram cruzadas com um “bulk” das progênies da população B do ciclo seis. De modo semelhante, as 600 progênies $S_{2:3}$ da população B dos três ciclos (0, 3 e 6) foram cruzadas com um “bulk” de progênies da população A, também, do ciclo 6.

Para facilitar o processo de obtenção dos híbridos, foram conduzidos dois campos isolados geograficamente com polinização controlada. No primeiro campo, as progênies da população “A” dos diferentes ciclos foram semeadas em blocos e emasculadas, sendo polinizadas por linhas alternadas, constituídas por um “bulk” de progênies do ciclo seis, população B. O segundo campo foi feito de modo idêntico, contudo as linhas emasculadas foram das progênies B e o polinizado população A (TABELA 2).

Tabela 2 - Obtenção das dos híbridos Top Cross, oriundos de progênies $S_{2:3}$ das seis populações em teste.

Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População B	Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População A
Progênies $S_{2:3}$ - Ciclo 0 - População A	Progênies $S_{2:3}$ - Ciclo 0 - População B
Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População B	Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População A
Progênies $S_{2:3}$ - Ciclo 3 - População A	Progênies $S_{2:3}$ - Ciclo 3 - População B
Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População B	Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População A
Progênies $S_{2:3}$ - Ciclo 6 - População A	Progênies $S_{2:3}$ - Ciclo 6 - População B
Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População B	Polinizador - Bulk Progênies ciclo 6 - População A

Fonte: Do autor (2018).

2.5 Avaliação dos híbridos Top Cross

Foram avaliados 1156 tratamentos, sendo 192 híbridos Top Cross pertencentes a cada uma das seis populações e quatro testemunhas, em Látice Quadrado 34x34, duas repetições e dois locais.

Um ensaio foi conduzido, na área experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), localizado no município de Lavras na região Sul do estado de Minas Gerais, a 918 m de altitude, 21° 58' de latitude Sul e 42° 22' de longitude Oeste. O segundo ensaio foi implantado em uma propriedade particular (João Cândido – JC), também, no município de Lavras-MG.

As parcelas foram constituídas de uma linha de 3 metros no espaçamento de 0,60 metro entre linhas e 0,25 metro entre plantas; cada parcela totalizou 12 plantas após desbaste. A adubação utilizada na ocasião do plantio foi de 450 kg/ha⁻¹ do fertilizante 08N-28K₂O-16P₂O₅, e a cobertura foi realizada 25 dias após o plantio com 200 kg/ha⁻¹ de ureia. Os demais tratamentos culturais foram os recomendados para a cultura na região.

Foi avaliado o caráter produtividade de espigas despalhadas: estimada por meio da pesagem das espigas despalhadas de cada parcela, produtividade total da parcela em quilogramas. Assim, quando pesadas, foram tomados também dados da porcentagem de umidade, obtidos de 5 tratamentos tomados aleatoriamente dentro de cada bloco/repetição. Observou-se que as parcelas estavam com o mesmo teor de umidade e, com isso, não houve necessidade de correção quanto a esse fator.

2.6 Análise dos dados

As análises individuais e conjuntas foram realizadas com a abordagem de modelos mistos no programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017) com o uso do pacote SOMMER (COVARRUBIAS-PAZARAN, 2016).

2.7 Análises individuais

O seguinte modelo foi usado nas análises individuais:

$$Y_{jgkti} = u + R_j + F_g + C_{k(g)} + \underline{B}_{t(j)} + \underline{P}_{i(g)} + E_{jgkti}$$

R_j , F_g e C_k são, respectivamente, os efeitos fixos de repetição, população e ciclo dentro de população. $B_{t(j)}$ é o efeito aleatório de blocos dentro de repetições, em que $B_{t(j)} \sim N(0, vb)$. $P_{i(g)}$ é o efeito aleatório de progênie dentro de ciclo, dentro de populações, em que $P_{i(g)} \sim N(0, G \otimes I_p)$ e em que G é uma matriz diagonal de (co)variâncias dos efeitos de progênie dentro ciclos e dentro de populações com dimensão 6×6 e I_p uma matriz identidade de ordem “p” progênie. E_{jgkti} é o erro associado a cada observação, em que $E_{jgkti} \sim N(0, V_e)$. Os termos sublinhados no modelo representam efeitos aleatórios.

O modelo acima foi comparado com um modelo considerando homogeneidade de variâncias para o efeito de progênie dentro de ciclo e populações pelos critérios de AIC e BIC (EMILIANO et al., 2010).

Com base no modelo acima, foram estimadas herdabilidades dentro de cada ciclo e população com a seguinte fórmula:

$$H^2 = V_G / (V_G + V_e)$$

em que:

V_G = variância genética;

V_e = variância do erro.

2.8 Análise conjunta

O seguinte modelo foi usado na análise conjunta:

$$Y_{jgkti} = u + A_s + R_{j(s)} + F_{g(s)} + C_{k(gs)} + \underline{B_{t(j)s}} + \underline{P_{i(g)s}} + AF_{sg} + AC_{sk} + \underline{AP_{si(g)s}} + E_{jgkti}$$

A_s é o efeito fixo de ambientes, AF_{sg} é o efeito fixo da interação de ciclos com ambientes, $\underline{AP_{si(g)s}}$ é o efeito aleatório da interação de progênie com ambientes, em que $\underline{AP_{si(g)s}} \sim N(0, V_{ap})$. Os termos sublinhados no modelo representam efeitos aleatórios. Os demais termos foram previamente descritos para apenas um ambiente.

2.9 Ganho com a Seleção

Estimou-se o ganho com a seleção (%) para cada ciclo, nas análises individuais e conjunta, de acordo com estimador abaixo:

$$GS_k(\%) = \frac{\bar{P}_k}{m_k} \times 100$$

Em que:

$GS_k(\%)$ é ganho com a seleção em porcentagem estimado para o k-ésimo ciclo;

\bar{P}_k é a média das melhores progênies no k-ésimo ciclo considerando uma intensidade de seleção de 10%;

m_k é a estimativa da média do k-ésimo ciclo.

2.10 Caterpillar plots

Além do ganho com a seleção, é interessante verificar ainda o comportamento de cada ciclo em relação à dispersão dos blups para os dois extremos (valores maiores e menores). Nesse caso, optou-se pelo carterpillar plot por meio do qual é possível verificar as estimativas pontuais e os erros associados a elas. Para o extremo superior, consideraram-se os blups estimados utilizados no ganho com a seleção. No extremo inferior (piores progênies), selecionaram-se as estimativas blup que possuíam limite superior ao erro menor que zero. Os limites inferior e superior foram estimados para representar um intervalo de confiança com 95% de confiança.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Inicialmente foram ajustados dois modelos para explicar os dados. Para o primeiro modelo, foram considerados variâncias homogêneas entre progênes dentro de população e dentro de ciclo de seleção recorrente recíproca, modelo rotineiramente usado em análises com modelos fixos. O segundo modelo foi ajustado, considerando variâncias heterogêneas de progênes dentro de ciclo e dentro de populações, ou seja, foi estimado um efeito de variância genética para progênes em cada ciclo para cada população A e B, o que provavelmente seria mais próximo do real, com um maior apelo biológico. Nos dois ambientes estudados, João Candido (JC) e UFLA, o modelo 2 obteve resultados para os critérios de escolha de modelos, AIC (Akaike) e BIC Bayesiano) (TABELA 3), com menores valores, evidenciando que o modelo com variâncias heterogêneas foi superior.

Tabela 3 - Comparando os dois modelos, modelo 1 considerando as variâncias por ciclo de seleção recorrente recíproca (SRR) homogêneas e modelo 2 considerando variância heterogênea por ciclo de SRR.

Modelos	JC		
	AIC	BIC	logLik
Model_2	1765,153	1805,334	-875,576
Model_1	1843,631	1883,813	-914,816
Modelos	UFLA		
	AIC	BIC	logLik
Model_2	1816,418	1856,609	-901,209
Model_1	1915,34	1955,531	-950,67

Fonte: Do autor (2018).

Considerando o modelo ajustado para variâncias heterogêneas, foram então estimados componentes genéticos (variância genética e herdabilidade), para cada população em cada ambiente individual (TABELA 4). Nota-se que, para população A, tanto no ambiente JC quanto na UFLA, a variância genética é reduzida, conforme ocorrem os avanços nos ciclos de seleção. O mesmo ocorre, para esta população, em relação à herdabilidade, visto que, no ambiente JC, houve uma redução de 0,36, para 0,33 e, na UFLA, de 0,31 para 0,26. Enquanto isso, na população B, é visto que este efeito se encontra oposto ao que ocorre na população A, tendo tanto a variância genética quanto a herdabilidade um aumento em suas estimativas. Há de se apresentar que a estimativa de herdabilidade tem um aumento significativo, passando de

0,41 para 0,60, no ambiente JC e de 0,22 para 0,61, no ambiente UFLA. É visto também que, para as duas populações, em todos ambientes, ocorre um decréscimo nas estimativas, principalmente, da variância genética quando se avalia o ciclo 3. Provavelmente isso ocorre em decorrência de problemas de amostragem, fato verificado neste ciclo de seleção e que podemos ver que afetou as estimativas de variância e, posteriormente, a herdabilidade e ganho de seleção.

Tabela 4 - Estimativas de parâmetros genéticos de três ciclos de seleção recorrente recíproca (SRR) em milho. Dados obtidos para os dois ambientes.

Ciclo	Parâmetros	JC		UFLA	
		Pop A	Pop B	Pop A	Pop B
C0	σ_g^2	0,0781	0,0978	0,0861	0,0539
C2	σ_g^2	0,0072	0,0757	0,0144	0,0918
C5	σ_g^2	0,0674	0,2069	0,0675	0,3029
C0	h^2	0,3635	0,4168	0,3163	0,2244
C2	h^2	0,0502	0,3563	0,0719	0,3303
C5	h^2	0,3301	0,6020	0,2660	0,6194
-	σ_b^2		0,0074		0,0070
-	σ_e^2		0,1368		0,1862

Fonte: Do autor (2018).

Para o ganho de seleção por ciclo de SRR (TABELA 5), também ocorrem reduções em suas estimativas, para os dois ambientes, quando se considera a população A, porém ela é maior, quando analisado no ambiente UFLA, diminuindo de 0,31 para 0,27. Em relação à média das progênies selecionadas, essa redução não é sentida, visto que os valores são bem próximos. Na população B, essas estimativas sofrem alterações importantes, tendo um aumento tanto no GS quanto na média das progênies selecionadas, saindo de um GS de 0,40 para 0,53, no ambiente JC e de 0,21 para 0,67 na UFLA. A média, conseqüentemente, também foi afetada, tendo um aumento de, aproximadamente, 0,22 no JC e 0,55 na UFLA.

Tabela 5 - Estimativas do ganho de seleção para cada ciclo de SRR, e as médias EBLUP das progênies selecionadas em cada ciclo, respectivamente, em kg/parcela de espigas despalhadas. Dados obtidos para os dois ambientes.

Ciclo	Parâmetros	JC		UFLA	
		Pop A	Pop B	Pop A	Pop B
C0	G_s	0,3291	0,4018	0,3102	0,2140
C2	G_s	0,0458	0,3147	0,0765	0,3211
C5	G_s	0,3145	0,5314	0,2710	0,6720
C0	\bar{X}_s	2,7317	2,6753	2,7128	2,4874
C2	\bar{X}_s	1,9548	2,3390	1,9854	2,3454
C5	\bar{X}_s	2,7627	2,8929	2,7193	3,0334

Fonte: Do autor (2018).

Como os dados foram obtidos em dois ambientes, também foi realizada uma análise de componentes genéticos para múltiplos ambientes (MET) (TABELA 6). Inicialmente percebe-se que a variância genética da interação genótipos x ambientes foi nula, logo podemos inferir que este componente não tem efeito na estimativa dos dados individuais. Os resultados encontrados corroboram com aqueles vistos quando analisados individualmente em cada ambiente. A variância genética decresce na população A, enquanto na população B ocorre acréscimo. O mesmo ocorre, quando se compara em relação à herdabilidade, já que a população A cai de 0,3462 para 0,2982 e a população B cresce de 0,3160 a 0,6065.

Com relação aos ganhos de seleção e as médias das progênies selecionadas, quando analisados em múltiplos ambientes, é visto que, para a população A, não ocorrem mudanças significativas para ganho de seleção e a média das progênies selecionadas. Porém, na população B, o ganho de seleção tem um salto de 0,34 para 0,58, influenciando também um aumento na média de 2,30 para 2,54. Tais resultados se assemelham com aqueles obtidos nas análises individuais, o que apresenta, a princípio, que existe uma população melhorando em detrimento da outra.

Tabela 6 - Estimativas de parâmetros genéticos em ensaios de múltiplos ambientes (MET) de três ciclos de seleção recorrente recíproca (SRR), em milho.

Ciclo	Parâmetros	POP A	POP B
C0	σ_g^2	0,0853	0,0744
C2	σ_g^2	0,0273	0,0777
C5	σ_g^2	0,0685	0,2485
C0	h^2	0,3462	0,3160
C2	h^2	0,1448	0,32528
C5	h^2	0,2982	0,60659
-	σ_{gxl}^2		0,0000
-	$\sigma_{b/l}^2$		0,0067
-	σ_e^2		0,1612

Fonte: Do autor (2018).

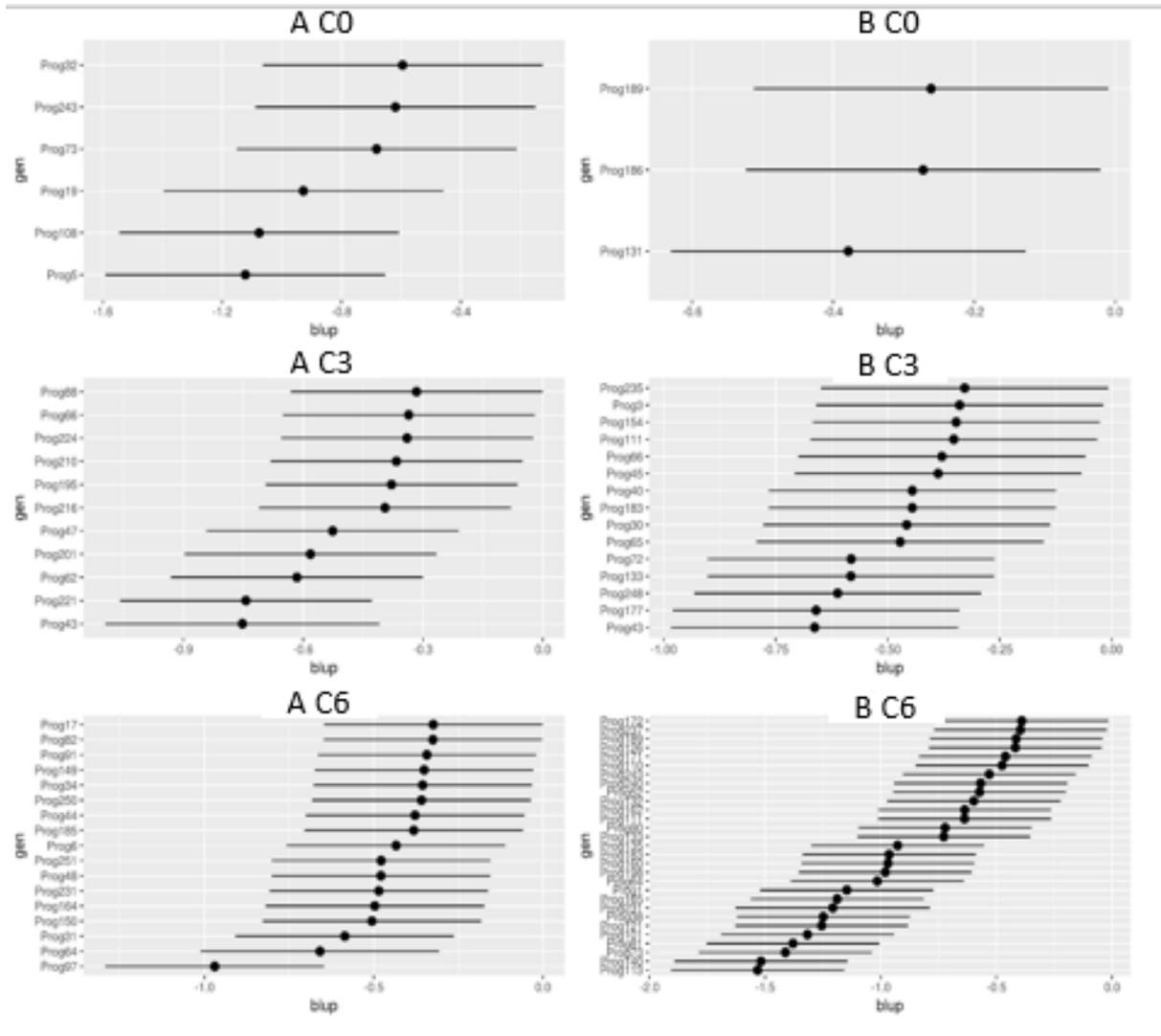
Tabela 7 - Ganho de seleção para cada ciclo de SRR, e as médias EBLUP das progênes selecionadas em cada ciclo, respectivamente, em kg/parcela de espigas despalhadas, para múltiplos ambientes (MET).

Ciclo	Parâmetros	Pop A	Pop B
C0	G_s	0,3442	0,3464
C2	G_s	0,1803	0,3462
C5	G_s	0,3433	0,5847
C0	\bar{X}_s	2,3006	2,3028
C2	\bar{X}_s	2,1367	2,3026
C5	\bar{X}_s	2,2998	2,5411

Fonte: Do autor (2018).

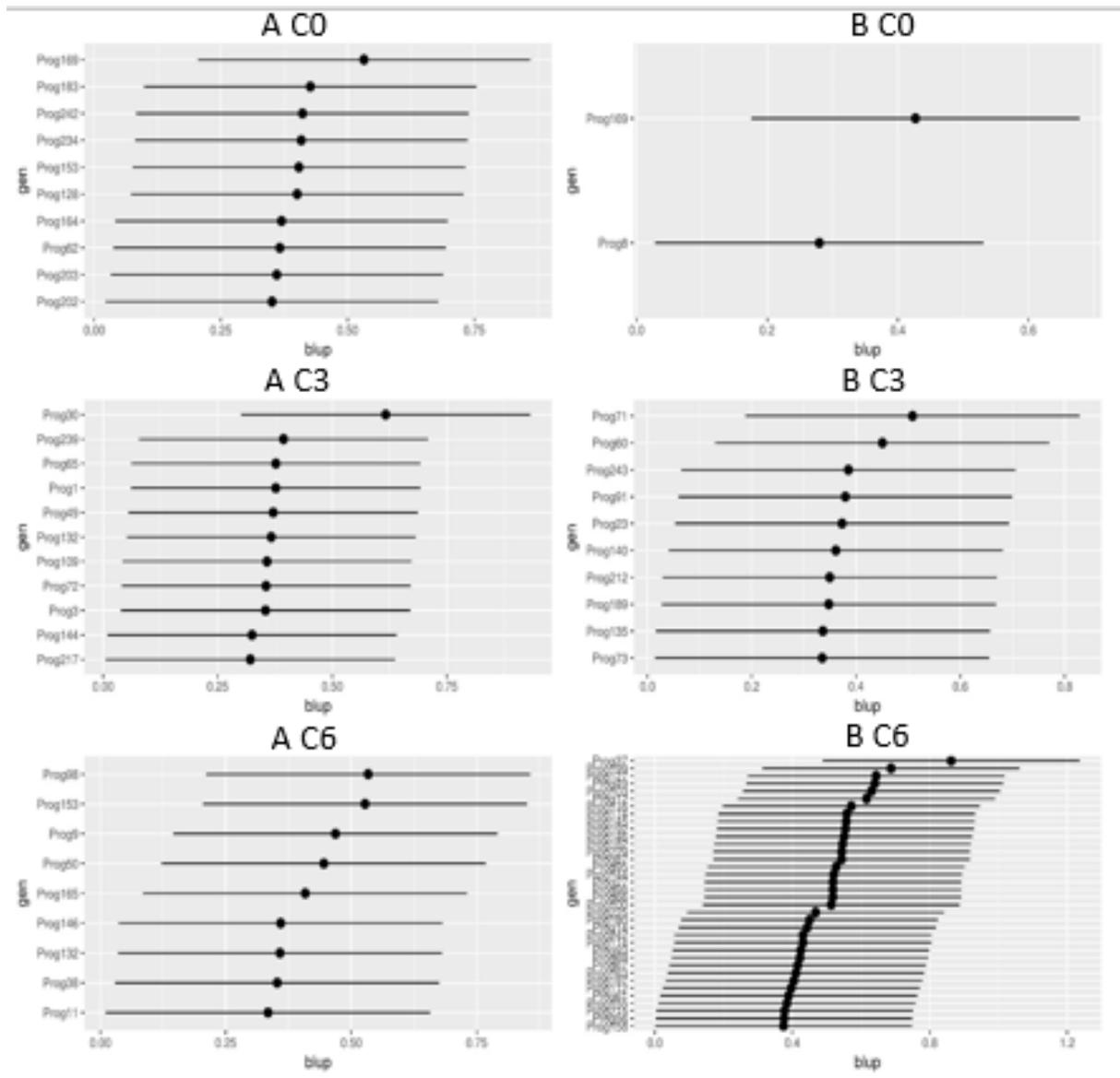
Um cenário mais geral do comportamento dos diferentes ciclos de seleção (independentemente da população) pode ser verificado nos gráficos caterpillar (FIGURAS 2 e 3). Nota-se aumento na capacidade de gerar progênes a serem selecionadas (estimativas blup estatisticamente maior que zero) (FIGURA 3) e também aumento no número de progênes com blups estimados estatisticamente menores que zero (FIGURA 2). Nota-se também por esses gráficos que as melhores progênes (FIGURA 2) tenderiam a apresentar menor dispersão entre si, e o padrão oposto foi observado para as piores progênes (FIGURA 2).

Figura 2 - Gráfico caterpillar das piores progênes considerando as estimativas da análise conjunta.



Fonte: Do autor (2018).

Figura 3 - Gráfico caterpillar das melhores progênies considerando as estimativas da análise conjunta.



Fonte: Do autor (2018).

O uso da abordagem de modelos mistos é vantajoso, em programas de melhoramento, visto que, na maioria dos casos, trabalha-se com efeito de desbalanceamento (PIEPHO et al., 2008). Deste modo, os valores genotípicos preditos são obtidos de forma mais acurada, além disso, possibilita trabalhar com diferentes matrizes de variâncias e covariâncias (VCOV) genéticas e residuais (DIAS et al., 2018). No presente trabalho, o modelo com heterogeneidade de variâncias proporcionou um melhor ajuste no modelo, quando comparado com o modelo considerando homogeneidade. Apesar de não ser o objetivo do trabalho comparar diferentes modelos com estruturas de VCOV, é necessário inferir que essas estimativas demonstram que a utilização de modelos mistos, sob situações de

desbalanceamentos e heterogeneidade de variâncias, permite fazer a seleção com um maior nível de segurança. Além disso, é importante ressaltar que, em programas de melhoramento em escala comercial, normalmente, o número de ambientes avaliados é maior do que o presente trabalho, o que deixa mais evidente a importância da abordagem de modelos mistos utilizada.

Em programas de melhoramento, no geral, preocupa-se com a média, tentando obter, neste caso, o máximo de produção, porém outro componente importante é a variância. Percebe-se que, conforme ocorrem os ciclos de seleção, há um aumento da variância genética para a população B e um leve decréscimo na população A, além disso, para algumas estimativas, a variância genética ainda pode ser considerada nula, podendo ser que quase toda a variação existente esteja no resíduo. Apesar disso, pode-se inferir que ocorreu aumento na variabilidade genética, de modo que são alcançados ganhos genéticos nos ciclos de seleção recorrente. Tal afirmação pode ser vista tanto quando se analisa por ambiente, como quando se analisa de maneira conjunta. Esses resultados respaldam com os vários encontrados na literatura, em que as variabilidades genéticas das populações foram mantidas em níveis adequados, mesmo em programas de seleção de alta intensidade de seleção (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; REIS et al., 2014; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000).

Poder-se-ia pensar que o método utilizado (avaliação de irmãos completos ou meios-irmãos e recombinar S_1) poderia diminuir a variância em razão desses indivíduos S_1 serem mais aparentados, porém isto não foi visto por completo neste trabalho. Apesar de ela diminuir na população, essa queda não foi brusca. Tal razão pode ser explicada, quando se decompõe a variância genética em populações endogâmicas, sendo $\sigma_g = (1 + F)\sigma_a + (1 - F)\sigma_d + 4D1 + FD2 + F(1 - F)H$. Percebe-se que, na estimativa da variância genética, existe o componente F referente à endogamia, além de D1, D2 e H. Tais parâmetros podem inflacionar a estimativa neste caso, logo é necessário tomar cuidado, quando se trabalha com populações endogâmicas. A variância ali existente pode estar superestimada, ou ainda subestimada em virtude de D1 ser uma covariância e ser ainda maior que σ_a e σ_d . Além disso, quando se recombina S_1 , espera-se que os blocos gênicos ali existentes sejam menores, quando comparados com a geração anterior, neste caso, gerando maior variabilidade genética, podendo obter ganhos com a seleção.

Em relação à herdabilidade e aos ganhos com a seleção, novamente, percebe-se que a população B possui maior magnitude para essas estimativas, quando comparada com a população A. Essa redução em uma população e ganho em outra corroboram com os trabalhos

de Souza Júnior (1993, 2011), neste caso, é bem provável que a população B consiga explorar melhor a variância aditiva e, por isso, tem uma maior concentração de alelos favoráveis. É notável que ainda se tenha ganhos com a seleção, conforme se avançam os ciclos na população A. Os resultados de variância genética e herdabilidade auxiliam a explicar esse aumento no ganho de seleção. Vale lembrar que o ganho de seleção é dependente da herdabilidade a qual, por sua vez, da variância genética, sendo assim, como a variância genética apresenta um aumento na população B, conseqüentemente, a herdabilidade aumenta e, por conseguinte, o ganho de seleção. Deve-se advertir ainda que, quando se faz um esquema de avaliar progênies de irmãos completos ou meios-irmãos e se recombina S_1 consegue-se ter um controle de $\frac{1}{2}$ da covariância aditiva entre a unidade de seleção e a de recombinação; além disso, não há problema com D_1 (covariância entre os efeitos aditivos e de dominância dos homozigotos), o que proporciona melhores ganhos. Apesar dessas vantagens, existe um componente de depressão por endogamia, quando se trabalha com populações endogâmicas, porém pode-se minimizar esse efeito com o tamanho efetivo da população. Muito provavelmente esse foi o grande problema, no ciclo 2 de seleção, de modo que a baixa amostragem levou a um tamanho efetivo reduzido, acarretando problemas de deriva e, conseqüentemente, perdas em variância genética, herdabilidade e ganho de seleção.

Corroborando com os resultados anteriormente apresentados, a Figura 3 exibe a dispersão das médias em cada ciclo, independente da população, considerando apenas as progênies selecionadas. Percebe-se que a média das progênies selecionadas do sexto ciclo seletivo é superior às demais, contextualizando a efetividade dos ciclos de seleção recorrente recíproca realizados até o momento. A superioridade do sexto ciclo é decorrência do acúmulo de alelos favoráveis, bem como a complementariedade entre as populações “A” e “B”, incrementada pela metodologia de seleção recorrente recíproca, por meio de sucessivos ciclos seletivos.

Na Tabela 8, estão expressas as médias das progênies selecionadas, em espigas despalhadas (kg/parcela), estratificadas por população e ciclo, bem como o progresso com a seleção (PG), obtido após seis ciclos de seletivos. Analisando as médias das progênies selecionadas em cada ciclo, considerando as duas populações, obteve-se um ganho de 8% para o caráter produtividade de espigas despalhadas, correspondendo a 1,34% ao ano. Esse resultado corrobora com os diversos trabalhos da literatura que comprovam a obtenção de ganho utilizando a seleção recorrente recíproca em milho (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; HALLAUER; RUSSEL; LANKEY, 1988; KEERATINJAKAL; LAMKEY, 1993; REZENDE; SOUZA JÚNIOR, 2000; SANTOS et al., 2007).

Tabela 8 - Média de produtividade de espigas despalhadas (kg/parcela) das progênes selecionadas e progresso genético (PG), para os ambientes UFLA, JC e para múltiplos ambientes (MET).

	Ciclo 0		Ciclo 3		Ciclo 6		PG (%)
	A	B	A	B	A	B	
UFLA	2,94	3,09	2,55	2,96	3,17	3,34	8%
	3,02		2,75		3,26		
JC	2,56	2,67	2,19	2,34	2,80	2,82	7%
	2,62		2,27		2,81		
MET	2,62	2,75	2,28	2,51	2,86	2,96	8%
	2,69		2,40		2,91		

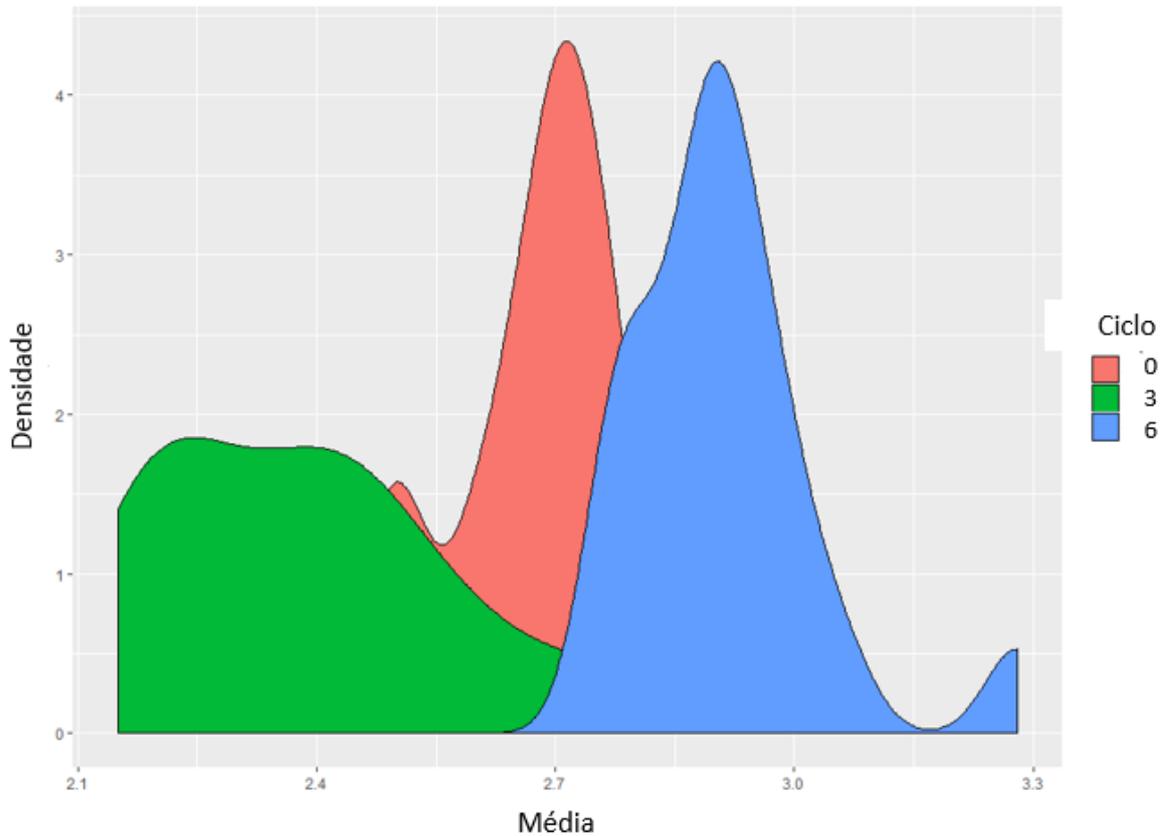
Fonte: Do autor (2018).

Ainda, considerando a Figura 4, pode-se constatar a desvantagem exibida pelas médias do terceiro ciclo seletivo quanto aos demais. Este fato foi comentado anteriormente e referenciado nas estimativas de variância genética e, conseqüentemente, nas estimativas de herdabilidade. Uma hipótese que releva a inferioridade deste ciclo incide no problema de amostragem ou afunilamento genético, ocorrido na recomposição das populações S_0 em equilíbrio de Hardy e Weinberg das populações “A” e “B” neste ciclo. As sementes S_1 das populações “A” e “B”, utilizadas na recomposição das populações S_0 , estavam armazenadas em câmara fria, a qual passou por alguns problemas de excesso de umidade e oscilação da temperatura de armazenamento e, ao realizar a semeadura simultânea dos ciclos em estudo, percebe-se que a germinação do ciclo 3 foi inferior às demais.

Verifica-se que o número de indivíduos fundadores de uma população é diretamente relacionado à sua variabilidade genética. Segundo Pinto, Lima Neto e Souza Júnior (2000), o número satisfatório de progênes S_1 , para representar uma população, para o caráter produtividade, seria algo em torno de 200 indivíduos, número bem acima do ocorrido no ciclo 3.

Não obstante, deve-se ressaltar outro ponto que pode ter contribuído para inferioridade das progênes do terceiro ciclo. A condução do segundo ciclo seletivo, a qual culminou na população-base, para a condução do terceiro ciclo seleção recorrente recíproca, foi realizada na região de Ituiutaba-MG. Este município tem condições edafoclimáticas distintas da região de Lavras-MG, onde foram realizadas a avaliação deste experimento e condução dos demais ciclos de seleção (REIS et al., 2009).

Figura 4 - Dispersão das médias (kg de espigas despalhadas/parcela) das progênes selecionadas em cada ciclo, independentemente da população.



Fonte: Do autor (2018).

Como se observa, o ambiente, no qual se realiza a avaliação e, conseqüentemente, a seleção, é de extrema importância, sendo a seleção natural protagonista na preservação ou favorecimento de indivíduos mais adaptados para o ambiente em questão. Assim, quando se objetiva o desenvolvimento de cultivares com direcionamento de cultivo em ambientes diversos, há a necessidade de os melhoristas realizarem a seleção em diferentes ambientes, visando à obtenção de cultivares que associem bom desempenho e maior adaptação aos ambientes de cultivo em que se destacam (RAMALHO; FERREIRA; OLIVEIRA, 2012).

Outro resultado importante deste trabalho é que pode-se inferir que melhoramento de plantas, via seleção recorrente recíproca interpopulacional, tem aumentado as frequências de locos complementares nos ciclos de seleção, corroborando com a eficiência deste método. Além disso, a alternância em avaliar meios-irmãos e recombinar progênes S_1 apresentaram uma estratégia correta, visto que ocorre um aumento da média nos ciclos de seleção. É provável que as populações envolvidas apresentem alta capacidade de combinação, além de

ter uma grande variabilidade, sendo estes componentes suficientes para se ter ganhos satisfatórios com os ciclos de seleção recorrente recíproca.

4 CONCLUSÃO

Com base nos resultados apresentados, a seleção recorrente recíproca se mostra uma valiosa ferramenta no incremento de alelos favoráveis e complementariedade entre as populações, ao longo dos seis ciclos de seleção, sendo essas populações fonte para obtenção de linhagens, as quais culminarão em híbridos superiores.

Com base nas estimativas de variância genética, para as populações “A” e “B”, visualiza-se a melhoria de uma população em detrimento da outra. Contudo as populações apresentam níveis satisfatórios de variabilidade, permitindo a perenidade do processo de seleção recorrente recíproca nos próximos anos.

REFERÊNCIAS

- ALVES, N. B. **Avaliação de progênies do quinto ciclo de seleção recorrente recíproca em milho**. 2014. 57 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.
- ALVES, N. B. et al. Evaluation of progenies from the fifth reciprocal recurrent selection cycle in maize. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 14, n. 3, p. 8236-8243, July 2015.
- 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.
- COVARRUBIAS-PAZARAN, G. Genome-assisted prediction of quantitative traits using the R package sommer. **PLoS One**, San Francisco, v. 11, n. 6, p. e0156744, 2016.
- DIAS, K. O. D. G. et al. Improving accuracies of genomic predictions for drought tolerance in maize by joint modeling of additive and dominance effects in multi-environment trials. **Heredity**, London, v. 121, n. 1, p. 24-37, July 2018.
- EMILIANO, P. C. et al. Critérios de informação de Akaike versus Bayesiano: análise comparativa. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE PROBABILIDADE E ESTATÍSTICA, 19., 2010, São Pedro. **Anais...** São Pedro: Sinape, 2010. p. 1-6.
- HALLAUER, A. R. Compendium of recurrent selection methods and their application. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v. 3, n. 1, p. 1–33, 1985.
- _____. 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.
- _____. Reciprocal full-sib selection in maize. **Crop Science**, Madison, v. 7, p. 55–9, 1984.
- _____. Recurrent selection in maize. **Advance in Agronomy**, Madison, v. 9, n. 6, p. 115-179, Dec. 1992a.
- _____. Recurrent selection in maize. **Plant Breeding Reviews**, Westport, v. 9, n. 2778, p. 115–179, 1992b.
- HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J. Original paper open access recurrent selection methods to improve germplasm in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 57, p. 266–283, 2012.
- HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 3. ed. New York: Springer, 2010. 663 p.

- 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. 468 p.
- 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.
- 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.
- PIEPHO, H. P. et al. BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing. **Euphytica**, Wageningen, v. 161, n. 1/2, p. 209-228, May 2008.
- PINTO, R. D. M. C.; LIMA NETO, F. P.L; SOUZA JÚNIOR, C. L. Estimativa do número apropriado de progênies S1 para a seleção recorrente em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 1, p. 63-73, jan. 2000.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2017.
- RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: Editora UFLA, 2012. 522 p.
- RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 3. ed. Lavras: Editora UFLA, 2012. 305 p.
- REIS, M. C. et al. Progresso genético com a seleção recorrente recíproca para híbridos interpopulacionais de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 12, p. 1667-1672, dez. 2009.
- _____. Reciprocal recurrent selection in maize enhances heterosis and ears yield. **Euphytica**, Wageningen, v. 187, p. 955-965, 2012.
- 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**, Rome, v. 54, n. 1, p. 57-66, Jan. 2000.
- SANTOS, M. F. et al. 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.
- 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.

_____. Cultivar development of allogamous crops. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 11, nesp, p. 8-15, jun. 2011.

_____. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L. et al. **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação-MT, 2001. p. 159-199.

_____. Reciprocal recurrent selection with half-sib progenies obtained alternately from non-inbred (S0) and inbred (S1) plants in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 22, n. 1, p. 19-31, Jan./Mar. 1987.

**ARTIGO 2 - ANÁLISE DE TRILHA E ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS
GENÉTICOS UTILIZANDO PROGÊNIES DE MEIOS-IRMÃOS E IRMÃOS
COMPLETOS EM SELEÇÃO RECORRENTE RECÍPROCA NO MILHO**

**Artigo redigido conforme a NBR 6022 (ABNT, 2003) e formatado de acordo com o
Manual da UFLA de apresentação de teses e dissertações.**

RESUMO

O milho é uma das culturas mais importantes mundialmente e sua produtividade tem um caráter complexo e controlado por diversos genes. Logo identificar caracteres que contribuem diretamente para aumentar a produção podem auxiliar na seleção de genótipos superiores. Assim, o objetivo deste trabalho foi verificar, por meio da análise de trilha, as relações direta e indireta, entre os componentes do rendimento e identificar os que mais contribuem para o peso de grãos, avaliando progênies de Meio Irmão e Irmão completos obtidas do sexto ciclo do programa de seleção recorrente recíproca de milho da Universidade Federal de Lavras. Para tanto, foram utilizadas 81 progênies de meios-irmãos A e B e 167 progênies de irmãos completos, obtidas a partir do sexto ciclo (C6) de seleção recorrente recíproca (SRR) do Programa de Melhoramento Genético do Milho da UFLA. Os seguintes caracteres foram mensurados: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG). Os dados foram mensurados utilizando cinco espigas colhidas aleatoriamente nas parcelas. As parcelas foram constituídas de uma linha de 3 metros com espaçamento entre linhas de 0,60 metro e 0,25 metro entre plantas, totalizando 12 plantas após desbaste. De posse dos dados, foram realizadas análises de variância e calculadas as herdabilidades e ganho de seleção de cada caractere para todas as populações. Posteriormente foram calculadas as correlações de Pearson entre todos os caracteres e desdobrados em efeitos diretos e indiretos pela análise de trilha. No geral, PG obteve correlações de maior magnitude com CE, NGF e, ainda, para a população de meios-irmãos A e irmãos completos, a correlação entre CG e PG também foi alta. Pela análise de trilha, foi possível concluir que o comprimento médio do grão e o peso médio do sabugo foram as características que mais contribuíram para a heterose, na produção de grãos de milho, no sexto ciclo do programa de seleção recorrente recíproca.

Palavras-chave: Componentes de produção. Heterose. Seleção indireta. *Zea mays*.

Parth analysis and genetic parameter estimates using progenies of half siblings and complete siblings in reciprocal recurrent selection in maize

ABSTRACT

Corn is one of the most important crops worldwide, and its productivity is complex and influenced by several genes. Soon identifying the characters that directly contribute to increase the production can aid in the selection of superior genotypes. Thus, the objective of this work was to verify, through track analysis, the direct and indirect relationships among the components of the yield and to identify those that contribute the most to the average grain weight, evaluating progenies of the complete Half Brother and Brother obtained from sixth cycle of the reciprocal recurrent corn selection program of the Federal University of Lavras. For this, we used 81 progenies of half siblings A and B and 167 progenies of complete siblings, obtained from the sixth cycle (C6) of reciprocal recurrent selection (SRR) of the Program of Genetic Improvement of Corn of the UFLA. The following traits were measured: average length of spikes (CE), mean grain length (CG), number of rows (NF), number of grains in the row (NGF) of grains (PG). The data were measured using five ears harvested randomly in the plots. The plots consisted of a 3 meter line spaced between 0.60 meters and 0.25 meters between plants, totaling 12 plants after thinning. Data were analyzed by variance analysis and the heritabilities and selection gain of each character were calculated for all populations. Subsequently, the Pearson correlations between all the characters and unfolded in direct and indirect effects were calculated through track analysis. In general PG obtained larger correlations with CE, NGF and PS, and for the population of half siblings A and complete siblings the correlation between CG and PG were also high. By track analysis, it was possible to conclude that the average grain length and the average weight of the cob were the characteristics that contributed the most to the heterosis in corn grain production in the sixth cycle of the reciprocal recurrent selection program.

Keywords: Production Components. Heterosis. Indirect Selection. *Zea mays*.

1 INTRODUÇÃO

O milho é o cereal com maior volume de produção mundial, estimado em 1044 milhões de toneladas, para a safra de 2017/18, em uma área de 185 milhões de hectares (UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE – USDA, 2018). Dentre suas finalidades de uso, destaca-se a alimentação humana e animal e como matéria-prima industrial, principalmente, pela quantidade de reservas acumuladas nos grãos (FANCELLI; DOURADO NETO, 2004). Em relação ao aumento na produtividade de grãos de milho, verificado nas últimas décadas, em nível mundial, o mesmo é atribuído igualmente às melhorias de manejo e ao melhoramento genético (BORÉM; MIRANDA, 2009; DUVICK, 2005).

Com o objetivo de aumentar a produtividade do milho, programas de melhoramento, muitas vezes, utilizam o método de Seleção Recorrente Recíproca (SRR) ou interpopulacional, em que duas populações são avaliadas pelos seus recíprocos, sendo cada uma desta população testadora da outra (PINTO, 1995). Tal metodologia auxilia na maximização dos ganhos *per se* concomitante com as performances dos híbridos obtidos pelo intercruzamento entre as populações, sendo esperados maiores ganhos a cada ciclo de seleção. Isso, porque o método explora, além dos efeitos aditivos dos genes, os efeitos de dominância, permitindo a maximização da heterose (REIS et al., 2009; SANTOS; AGUIAR; OLIVEIRA FILHO, 2003).

No melhoramento genético de milho, a seleção de plantas pode ser realizada de modo direto ou de modo indireto, via estudo de relações lineares entre caracteres. A seleção indireta é recomendada, quando a variável de interesse apresenta baixa herdabilidade, dificuldade de mensuração ou quando se deseja a seleção precoce de plantas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Para o estudo de relações lineares entre caracteres, pode-se utilizar o coeficiente de correlação linear de Pearson, que mede o sentido e a intensidade da relação linear entre duas variáveis aleatórias (CRUZ, 2005; FERREIRA, 2009). Contudo, quando um conjunto de variáveis é estudado simultaneamente, recomenda-se a utilização de técnicas complementares aos coeficientes de correlação, sendo a análise de trilha recomendada para esse fim por permitir o desdobramento dos coeficientes de correlação em efeitos diretos e indiretos, sobre a variável principal (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Variáveis com elevados coeficientes de correlação e com efeitos diretos de mesma intensidade e direção são consideradas variáveis de causa e efeito (CRUZ; REGAZZI;

CARNEIRO, 2012). Nesse sentido, a análise de trilha tem sido amplamente utilizada em estudos de relações lineares e na seleção indireta de milho (TEODORO et al., 2014; TOEBE, 2012; WU et al., 2011; ZAREI et al., 2012; ZDUNIĆ et al., 2012).

Embora tenha grande utilidade para o melhoramento de plantas, o estudo de correlação pode causar equívocos na estratégia de seleção, pois uma correlação alta entre dois caracteres pode ser resultado do efeito de um terceiro, ou de um grupo de outros caracteres (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). A fim de melhor se conhecer as causas e efeitos envolvidos nas associações entre caracteres, Wright (1921) propôs um método denominado de análise de trilha, ou “Path analysis”, que desdobra as correlações estimadas em efeitos diretos e indiretos de caracteres sobre uma variável básica, ou principal.

A ocorrência de correlação genética entre dois caracteres pode ser pela pleiotropia ou pela ligação gênica (FALCONER; MACKAY, 1996). A correlação entre caracteres pode assumir valor positivo, negativo ou nulo. Vale salientar que a ligação gênica só é causa de correlação em populações em desequilíbrio de ligação (FALCONER; MACKAY, 1996).

A produtividade do milho tem um caráter complexo, ou seja, influenciada por vários componentes, a saber: o peso médio de espiga, o comprimento médio das espigas, o diâmetro médio do sabugo, o diâmetro médio de espigas, o comprimento do grão, dentre outras (RIBEIRO; RAMALHO; PRADO, 2014). A identificação de componentes de produção de espigas que apresentem maior contribuição sobre a produtividade é interessante e pode auxiliar na seleção de genótipos superiores (LOPES et al., 2007). Destaca-se que a cultura do milho tem alcançado altos níveis de produtividade. Essa evolução deve-se aos crescentes estudos realizados em diversas áreas, sobretudo, ao melhoramento genético.

O objetivo deste trabalho foi verificar, por meio da análise de trilha, as relações direta e indireta entre os componentes do rendimento e identificar os que mais contribuem para o peso médio de grãos, avaliando progênies de Meios-Irmãos e Irmãos completos obtidas do sexto ciclo do programa de seleção recorrente recíproca de milho da Universidade Federal de Lavras - UFLA.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizadas 81 progênies de meios-irmãos A e B e 167 progênies de irmãos completos, obtidas a partir das populações A e B do sexto ciclo (C6) de seleção recorrente recíproca (SRR) do Programa de Melhoramento Genético do Milho da UFLA.

Para a obtenção das progênies, envolveram-se duas populações derivadas de dois híbridos simples (HS) comerciais. Foram inter cruzadas 3000 plantas F1 de cada HS, gerando duas populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg, a partir das quais se iniciou o programa de SRR; o primeiro ciclo (C0) foi semeado, em março de 2003 e avaliado na safra 2003/04. Em maio de 2004, as progênies S1 relacionadas com as progênies de irmãos completos selecionadas em cada população foram recombinadas para obtenção das populações do segundo ciclo (C1). Diferindo do ciclo anterior, no C1, foram geradas progênies de meios-irmãos intrapopulacionais na espiga inferior e de meios-irmãos interpopulacionais na espiga superior, a avaliação foi realizada na safra 2004/05. 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 (C2), em que o procedimento foi o mesmo realizado para a obtenção do C0, gerando novamente progênies S1 e progênies de irmãos completos interpopulacionais. 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. Do mesmo modo, foi obtido o quarto (C3) e o quinto ciclo (C4), este último avaliado na safra 2012/13 (ALVES et al., 2015; REIS et al., 2009).

Os experimentos foram conduzidos em Lavras-MG, na safra 2015/2016, no Centro de Desenvolvimento Científico e Tecnológico em Agropecuária da Universidade Federal de Lavras – UFLA (Fazenda Vitorinha) que está situada a 919 metros de altitude, 21°14' de latitude sul e 45° 59' de longitude oeste. As progênies de irmão germano e meio irmão A e B foram avaliadas em experimentos independentes. Os experimentos foram implementados no delineamento de blocos completos casualizados com duas repetições e 81 progênies para as progênies de meios-irmãos A e 81 progênies de meios-irmãos B. O experimento de avaliação dos irmãos completos foi composto de 167 progênies avaliadas em 3 repetições.

Na colheita foram obtidos dados dos seguintes componentes de produtividade:

- a) Peso médio de grãos (PG) - Média do peso dos grãos de cinco espigas colhidas aleatoriamente na parcela e pesadas individualmente em gramas;

- b) Comprimento médio de espigas em centímetros (CE) - Média do comprimento de cinco espigas colhidas aleatoriamente em cada parcela. Foram medidas individualmente cada espiga em centímetros (cm) da extremidade superior até a extremidade final, mesmo se nesta não houvesse grãos formados;
- c) Número médio de fileiras por espiga (NF) - Número médio de fileiras de cinco espigas colhidas aleatoriamente em cada parcela;
- d) Número médio de grãos por fileira (NGF) - Número médio de grãos por fileira de cinco espigas colhidas aleatoriamente em cada parcela, que não apresentam falhas de polinização e problemas de má conformação;
- e) Peso médio do sabugo em gramas: (PS) - Peso médio (gramas) dos sabugos de cinco espigas colhidas aleatoriamente em cada parcela;
- f) Comprimento de grãos: (CG) - Média da diferença entre o diâmetro da espiga (DE) em mm e o diâmetro do sabugo (DS) de cinco espigas colhidas aleatoriamente em cada parcela, resultando em um índice que remete ao comprimento médios dos grãos, com o seguinte estimador: $CG = \frac{(DE-DS)}{2}$.

Para obtenção de todos os componentes acima citados, foram utilizadas cinco espigas colhidas aleatoriamente nas parcelas. Cada parcela era constituída de uma linha de 3 metros com espaçamento entre linhas de 0,60 metro e 0,25 metro entre plantas, totalizando 12 plantas após desbaste.

Foi realizada análise de variância individual para cada população, sendo utilizado o seguinte modelo: $y_{ij} = \mu + t_i + b_j + e_{ij}$; y_{ij} é o valor observado referente ao tratamento i , no bloco j ; μ : constante associada a todas as observações; t_i : efeito do tratamento; b_j : efeito do bloco j ; e_{ij} : erro experimental associado à observação y_{ij} , assumindo que os erros são independentes e normalmente distribuídos com média zero e com uma variância comum ou seja $e_{ij} \cap N(0, \sigma_2)$. Posteriormente foram obtidas as estimativas dos componentes de variância, conforme descrito por Bernardo (2010). Por meio dos componentes de variância, ainda foram calculadas as estimativas de herdabilidade (h^2) e ganho de seleção para todas as populações, sendo utilizadas as seguintes equações: $h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_f^2}$, em que σ_g^2 é a variância genotípica e σ_f^2 é a variância fenotípica; $GS = ds \cdot h^2$, em que ds é o diferencial de seleção.

Calcularam-se também coeficientes de correlação de Pearson (STELL; TORRIE; DICKEY, 1997) entre todos os caracteres avaliados. Em seguida, a matriz de correlação

fenotípica foi testada para multicolinearidade, pelo número de condição da matriz (NC), proposto por Montgomery e Peck (1981). Por fim, realizou-se a análise de trilha pelas correlações obtidas entre a variável básica PG e as demais variáveis, desdobrando-as em efeito direto e indireto, conforme descrito por Cruz, Regazzi e Carneiro (2012). Todas as análises foram realizadas com o programa computacional Genes (CRUZ, 2016).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resumos das análises da variância para os diferentes caracteres avaliados, na população A e B de meios-irmãos e, também, para a população de irmãos completos, estão apresentados nas Tabelas 1, 2 e 3, respectivamente. Os valores do coeficiente de variação (CV) variaram de 4,91 a 12,83, valores considerados baixos. Já as acurácias obtidas para cada população foram de boa magnitude, todas acima de 67%, indicando uma boa precisão experimental, condição essa que suporta a confiabilidade dos dados. Verifica-se que, para o efeito de tratamentos, ocorreu diferença significativa ($P \leq 0,01$), para todos os caracteres avaliados em todas as populações, indicando variabilidade existente entre as progênes estudadas.

Os valores da herdabilidade foram calculados, com base na média de progênes, sendo as magnitudes encontradas para os coeficientes de herdabilidade oscilando entre 0,45 a 0,71%. Por se tratar de caracteres quantitativos, geralmente, esperam-se estimativas de herdabilidade mais baixas, entretanto os valores encontrados neste trabalho são compatíveis com os encontrados na literatura (ALVES et al., 2015; CUNHA; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; VETTORAZZI, 2016).

Foram estimados também o ganho de seleção, considerando uma intensidade de seleção de 10% (TABELAS 1, 2 e 3). Para a maioria dos caracteres, as populações de meios-irmãos apresentaram maior estimativa de ganho com a seleção, principalmente, a população B. Isso sugere maior heterose e frequência de alelos favoráveis nessa população em analogia à A. Em programas de SSR, é comum observar esse comportamento, ou seja, melhoria do desempenho de uma população em detrimento da outra (SOUZA JÚNIOR, 1993, 2011).

Tabela 1 - Resumos das análises de variâncias referentes à avaliação das progênes de meios-irmãos A, para os caracteres: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG).

FV	GL	CE		CG		NF		NGF		PS		PG	
		QM	Pr > F	QM	Pr > F								
Tratamentos	80	2,23	0,00	4,87	<.0001	1,88	<.0001	12,61	0,00	35,76	<.0001	996,48	<.0001
Erro	80	1,22		1,50		0,55		5,76		10,88		365,52	
Total	161												
R ²		0,66		0,76		0,77		0,69		0,77		0,73	
CV		6,79		6,05		4,99		7,01		10,92		11,40	
Média		16,24		20,23		14,89		34,22		30,22		167,74	
h ²		0,45		0,69		0,71		0,54		0,70		0,63	
Média (10%)		17,86		22,39		16,63		37,88		37,52		199,26	
GS		0,73		1,49		1,23		1,98		5,11		19,86	
Acurácia		0,67		0,83		0,84		0,74		0,83		0,80	

Fonte: Do autor (2018).

Tabela 2 - Resumos das análises de variâncias referentes à avaliação das progênes de meios-irmãos B, para os caracteres: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG).

FV	GL	CE		CG		NF		NGF		PS		PG	
		QM	Pr > F	QM	Pr > F								
Tratamentos	80	2,61	0,00	3,11	0,00	1,80	<.0001	8,60	0,00	39,83	<.0001	791,62	<.0001
Erro	80	1,16		1,58		0,55		4,12		12,23		300,75	
Total	161												
R ²		0,69		0,67		0,77		0,68		0,77		0,73	
CV		6,66		6,26		4,91		5,89		11,69		10,17	
Média		16,20		20,06		15,10		34,42		29,92		170,60	
h ²		0,55		0,49		0,69		0,52		0,69		0,62	
Média (10%)		18,04		22,52		17,02		37,90		7,89		207,82	
GS		1,01		1,21		1,32		1,81		5,44		23,08	
Acurácia		0,74		0,70		0,83		0,72		0,83		0,79	

Fonte: Do autor (2018).

As estimativas de correlação para as populações de meios-irmãos e irmãos completos estão apresentadas nas Tabelas 4 e 5, respectivamente. Nota-se que, em sua maioria, as

correlações sempre foram positivas, exceto entre comprimento médio do grão (CG) e comprimento médio das espigas (CE) para a população de meio irmão B, que foi de -0,01. No geral, o peso médio de grãos (PG) obteve correlações de maior magnitude com comprimento médio de espiga, número de grãos por fileira e peso médio de sabugo, visto que, ainda, para a população de meio irmão A e irmãos completos, a correlação entre comprimento médio de grãos e PG também foram altas. Porém extrai-se ainda que, dentro dessas características, peso médio de sabugo (PS) foi aquela que obteve as maiores estimativas de herdabilidade, para todas as populações avaliadas, 0,70, 0,69 e 0,69 para as populações de meio irmão A B e irmãos completos, respectivamente. Deste modo, PS poderia auxiliar no processo de seleção de genótipos superiores, podendo permitir uso de estratégias como a seleção indireta, mesmo sendo uma característica de final de safra, tendo ela uma maior herdabilidade que peso médio dos grãos (BORÉM; MIRANDA, 2009; ENTRINGER et al., 2014). Nessas condições, essas características apresentam um enorme potencial de utilização para seleção, empregando modelos multivariados, como já observado por outros autores na cultura do sorgo, por exemplo (FERNANDES et al., 2018). Ainda, segundo Cruz, Regazzi e Carneiro (2012), em alguns casos, essa estratégia pode incrementar o ganho de seleção mais rápido, principalmente, se o caráter desejado possuir baixa herdabilidade.

Tabela 3 - Resumo das análises de variâncias referentes à avaliação das progênie de Irmão Germano, para os caracteres: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e peso médio de grãos (PG).

FV	GL		CE		CG		NF		NGF		PS		PG	
	QM	Pr > F	QM	Pr > F	QM	Pr > F	QM	Pr > F	QM	Pr > F	QM	Pr > F	QM	Pr > F
Tratamentos	166	4,09	<.0001	9,34	<.0001	3,93	<.0001	19,62	<.0001	48,42	<.0001	909,35	<.0001	
Erro	332	2,21		4,96		1,73		9,15		15,18		387,64		
Total	500													
R ²		0,48		0,49		0,53		0,52		0,62		0,55		
CV		9,10		11,12		8,92		8,79		12,83		12,00		
Média		16,32		20,03		14,74		34,43		30,38		164,03		
h ²		0,46		0,47		0,56		0,53		0,69		0,57		
Média (10%)		17,99		22,90		16,75		38,22		36,88		191,47		
GS		0,77		1,35		1,13		2,01		4,48		15,64		
Acurácia		0,68		0,69		0,75		0,73		0,83		0,76		

Fonte: Do autor (2018).

Verifica-se ainda que, no geral, as correlações para meios-irmãos foram de maiores magnitudes quando comparadas com a população de irmãos completos. Poder-se-ia pensar, no número de progênies avaliadas para cada população, pois essas foram diferentes, sendo 81 progênies para meios-irmãos e 167 para irmãos germanos. Porém, segundo Souza Junior (2001), o número mínimo para cada população seria de 50 progênies para meios-irmãos, de 100 progênies para irmãos completos, neste trabalho, o número de progênies foi até maior. Provavelmente esta diferença ocorreu em razão dos desvios fenotípicos, pois, em progênies de meios-irmãos, os desvios são maiores e, portanto a resposta à seleção também é superior (HALLAUER; CARENA, 2009; SOUZA JUNIOR, 2001).

Tabela 4 - Estimativa das correlações de Pearson entre as variáveis explicativas: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e a variável básica peso médio de grãos (PG) para as populações A de meio irmão (acima da diagonal) e B de meio irmão (abaixo da diagonal).

	PG	CE	CG	NF	NGF	PS
PG	1	0,74	0,79	0,40	0,78	0,67
CE	0,62	1	0,36	0,13	0,72	0,60
CG	0,39	-0,01	1	0,53	0,57	0,39
NF	0,52	0,03	0,19	1	0,12	0,20
NGF	0,67	0,59	0,31	0,06	1	0,44
PS	0,76	0,60	0,02	0,30	0,53	1

Fonte: Do autor (2018).

Tabela 5 - Estimativa das correlações de Pearson entre as variáveis explicativas: comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS) e a variável básica peso médio de grãos (PG), para população de Irmãos Completos.

	PG	CE	CG	NF	NGF	PS
PG	1	0,53	0,61	0,40	0,63	0,49
CE		1	0,20	0,25	0,63	0,53
CG			1	0,32	0,37	0,14
NF				1	0,16	0,21
NGF					1	0,38
PS						1

Fonte: Do autor (2018).

Em geral, as correlações nem sempre apresentam uma medida de causa e efeito, podendo produzir alguns equívocos, não se tendo informação dos verdadeiros efeitos destes caracteres avaliados (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Em estudos de caracteres complexos como estes apresentados, a análise de trilha tem-se mostrado mais informativa, desdobrando os coeficientes de correlação e estudando em efeitos diretos e indiretos a associação de caracteres com a variável básica. Para este trabalho, o diagrama causal utilizado explicou 0,904, 0,870 e 0,660 da variação encontrada no peso médio de grãos, para meio irmão A, B e irmão completo, respectivamente (TABELA 6). Dentre os caracteres avaliados, apenas o comprimento médio dos grãos, na população de meios-irmãos A e peso médio de sabugo na B, apresentaram efeito direto no peso médio do grão, estimados em 0,438 e 0,394, respectivamente; estes valores também se encontram acima da variação residual para suas respectivas populações. Além disso, esses caracteres também apresentam, no geral, efeitos indiretos elevados, o que mostra a importância de considerar estes caracteres em um programa de melhoramento. Nota-se ainda que, na população de meios-irmãos B, o efeito indireto de CG via PS ou o inverso foram de valores extremamente baixos, provavelmente, isso se deve à baixa correlação entre esses caracteres para essa população ($r=0,02$) (TABELA 4). Em geral, nos programas de melhoramento, o objetivo é encontrar caracteres correlacionados com causa e efeito sobre a variável básica (OLIVEIRA et al., 2010). Portanto tanto CG quanto PS destacam-se como as mais associadas à produção sendo de grande importância na obtenção de resposta correlacionada em PG, podendo ser utilizadas em processo de seleção.

Para a população de irmãos completos, nenhum dos caracteres apresentou efeitos diretos ou indiretos maiores que a variação residual (TABELA 6). Uma possível explicação pode ser pelo coeficiente de determinação, encontrado para esta população, 0,660, podendo ser considerado de magnitude média para explicar a variação no peso médio dos grãos.

Com estes resultados, percebe-se a complexidade de estudar a produção de grãos, principalmente, em relação à heterose. É visível que não existe apenas uma característica que possa influenciar o aumento da heterose e, sim, um acúmulo nas manifestações de outras características e tais resultados corroboram com os encontrados por Ribeiro, Ramalho e Prado (2014). Segundo a autora e também Schnell e Cockerham (1992), há um efeito multiplicativo dos componentes primários, de modo que o produto de diversos caracteres se manifesta na produtividade.

Por fim, podemos perceber neste estudo que, dependendo do caso, o estudo de correlação pode trazer resultados equivocados. Para este trabalho, apesar de vários caracteres apresentarem correlações altas com a variável básica peso médio dos grãos, o seu efeito direto

não supera o efeito da variável residual, sendo, na maioria dos casos, determinada pelo efeito indireto de algum outro caractere. Um exemplo é o que ocorreu na estimativa entre número de grãos na fileira (NGF) e a variável básica peso médio dos grãos (PG) para a população de meio irmão A. Nota-se que a correlação foi de 0,781, sendo considerada de alta magnitude, porém, quando se desdobra seu efeito, pode-se visualizar que essa associação é explicada pelo efeito indireto do comprimento médio da espiga (CE) e comprimento médio dos grãos (CG), 0,204 e 0,252, respectivamente. Assim, apesar de terem uma elevada correlação com o peso médio dos grãos, pode não ser a principal explicação para as variações encontradas em PG, podendo não ser uma boa estratégia a seleção destas características para ganhos futuros na produção (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; ENTRINGER et al., 2014).

Tabela 6 - Estimativas dos efeitos diretos e indiretos das variáveis comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS), consideradas como primárias sobre a variável principal peso médio de grãos (PG), realizadas com os dados de MI-A, MI-B e IG.

(Continua)

	CE	Coeficiente de Trilha		
		MI-A	MI-B	IG
EFEITO DIRETO SOBRE	PG	0,284	0,259	0,095
EFEITO INDIRETO VIA	CG	0,156	-0,004	0,078
EFEITO INDIRETO VIA	NF	0,008	0,011	0,038
EFEITO INDIRETO VIA	NGF	0,157	0,119	0,198
EFEITO INDIRETO VIA	PS	0,136	0,235	0,123
TOTAL		0,741	0,620	0,532
CG				
EFEITO DIRETO SOBRE	PG	0,438	0,267	0,389
EFEITO INDIRETO VIA	CE	0,101	-0,004	0,019
EFEITO INDIRETO VIA	NF	0,034	0,064	0,049
EFEITO INDIRETO VIA	NGF	0,125	0,062	0,116
EFEITO INDIRETO VIA	PS	0,087	0,006	0,033
TOTAL		0,786	0,395	0,606
NF				
EFEITO DIRETO SOBRE	PG	0,064	0,330	0,153
EFEITO INDIRETO VIA	CE	0,036	0,009	0,023
EFEITO INDIRETO VIA	CG	0,231	0,051	0,126
EFEITO INDIRETO VIA	NGF	0,026	0,012	0,049
EFEITO INDIRETO VIA	PS	0,045	0,117	0,049
TOTAL		0,402	0,520	0,401

Tabela 6 - Estimativas dos efeitos diretos e indiretos das variáveis comprimento médio das espigas (CE), comprimento médio do grão (CG), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos na fileira (NGF), peso médio do sabugo (PS), consideradas como primárias sobre a variável principal peso médio de grãos (PG), realizadas com os dados de MI-A, MI-B e IG.

(Conclusão)

		Coeficiente de Trilha		
NGF				
EFEITO DIRETO SOBRE	PG	0,218	0,201	0,315
EFEITO INDIRETO VIA	CE	0,204	0,153	0,060
EFEITO INDIRETO VIA	CG	0,252	0,082	0,143
EFEITO INDIRETO VIA	NF	0,008	0,020	0,024
EFEITO INDIRETO VIA	PS	0,099	0,211	0,088
TOTAL		0,781	0,667	0,630
PS				
EFEITO DIRETO SOBRE	PG	0,227	0,394	0,233
EFEITO INDIRETO VIA	CE	0,170	0,155	0,050
EFEITO INDIRETO VIA	CG	0,169	0,004	0,055
EFEITO INDIRETO VIA	NF	0,013	0,098	0,032
EFEITO INDIRETO VIA	NGF	0,096	0,107	0,119
TOTAL		0,674	0,758	0,489
COEFICIENTE DE DETERMINAÇÃO		0,904	0,870	0,660
EFEITO DA VARIÁVEL RESIDUAL		0,310	0,361	0,583

Fonte: Do autor (2018).

4 CONCLUSÃO

Estudos como a análise de trilha facilitam o trabalho dos melhoristas, desdobrando em efeitos diretos e indiretos as correlações encontradas, dando maior entendimento na relação de causa e efeito dessas características. O comprimento médio do grão e o peso médio do sabugo foram as características que mais contribuíram para incremento na produção de grãos de milho no sexto ciclo do programa de seleção recorrente recíproca.

REFERÊNCIAS

- ALVES, N. B. et al. Evaluation of progenies from the fifth reciprocal recurrent selection cycle in maize. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 14, n. 3, p. 8236-8243, July 2015.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2. ed. Woodbury: Stemma, 2010. 390 p.
- BORÉM, A; MIRANDA G. V. **Melhoramento de plantas**. 4. ed. Viçosa: Editora UFV, 2009. 525 p.
- CRUZ, C. D. Genes Software – extended and integrated with the R, Matlab and Selegen. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringá, v. 38, n. 4, p. 547-552, Oct./Dec. 2016.
- _____. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa: Editora UFV, 2005. 394 p.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 4. ed. Viçosa: Editora UFV, 2012. 479 p.
- CUNHA, K. S. et al. Full-sib reciprocal recurrent selection in the maize populations Cimmyt and Piranão. **Genetics and molecular research**. Ribeirão Preto, v. 11, n. 3, p. 3398-3408, Sept. 2012.
- DUVICK, D. N. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 50, n. 3/4, p. 193-202, Jan. 2005.
- ENTRINGER, G. C. et al. Correlação e análise de trilha para componentes de produção de milho superdoce. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 61, n. 3, 2014, p. 356-361, maio/jun. 2014.
- FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4. ed. New York: Pearson, 1996. v. 4, 480 p.
- FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. **Produção de milho**. 2. ed. Guaíba: Agropecuária, 2004. 360 p.
- FERNANDES, S. B. et al. Efficiency of multi-trait, indirect, and trait-assisted genomic selection for improvement of biomass sorghum. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 131, n. 3, p. 747-755, Mar. 2018.
- FERREIRA, D. F. **Estatística básica**. 2. ed. ampl. E rev. Lavras: Editora UFLA, 2009. 664 p.
- HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J. Maize. In: CARENA, M. J. (Ed.). **Cereals**. New York: Springer, 2009. p. 3-98.
- HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 3. ed. New York: Springer, 2010. 663 p.

LOPES, S. J. et al. Relações de causa e efeito em espigas de milho relacionadas aos tipos de híbridos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 37, n. 6, p. 1536–154, nov./dez. 2007.

MONTGOMERY, D. C.; PECK, E. A. **Introduction to linear regression analysis**. New York: John Wiley, 1981. 504 p.

OLIVEIRA, E. J. et al. Correlações genéticas e análise de trilha para número de frutos comerciais por planta em mamoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 45, n. 8, p. 855-862, ago. 2010.

PINTO, R. J. B. **Introdução ao melhoramento genético de plantas**. Maringá: Eduem, 1995. 275 p.

REIS, M. C. et al. Progresso genético com a seleção recorrente recíproca para híbridos interpopulacionais de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 12, p. 1667-1672, dez. 2009.

RIBEIRO, C.; RAMALHO, M. A. P.; PRADO, P. E. R. Contribuição dos caracteres vegetativos e reprodutivos da planta de milho para a heterose na produção de grãos. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 13, n. 1, p. 59-68, 2014.

SANTOS, M. F.; AGUIAR, A. M.; OLIVEIRA FILHO, N. Efeitos da seleção recorrente recíproca em um programa de melhoramento de milho. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS, 2., 2003, Porto Seguro. **Anais...** Porto Seguro: [s.n.], 2003.

SCHNELL, F. W.; COCKERHAM, C. C. Multiplicative vs. arbitrary gene action in heterosis. **Genetics**, Austin, v. 131, n. 2, p. 461-469, June 1992.

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.

_____. Cultivar development of allogamous crops. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 11, nesp, p. 8-15, jun. 2011.

_____. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L. et al. **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação-MT, 2001. p. 159-199.

STELL, R. G. D.; TORRIE, J. H.; DICKEY, D. A. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 3. ed. New York: McGraw, 1997. 666 p.

TEODORO, P. E. et al. Path analysis and correlation of two genetic classes of maize (*Zea mays* L.). **Journal of Agronomy**, Faisalabad, v. 13, n. 1, p. 23–28, Jan. 2014.

TOEBE, M. **Não-normalidade multivariada e multicolinearidade em análise de trilha na cultura de milho**. 2012. 107 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2012.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE – USDA. **World Agricultural Production**. Washington: USDA, 2018. 32 p.

VETTORAZZI, J. C. F. **Seleção recorrente recíproca em milho (*Zea Mays L.*) monitorada por marcadores SSR–EST’s associados a produtividade**. 2016. 90 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes, 2016.

WRIGHT, S. Correlation and causation. **Journal of Agriculture Research**, Washington, v. 20, p. 557–585, 1921.

WU, Y. et al. Low-nitrogen stress tolerance and nitrogen agronomic efficiency among maize inbreds: comparison of multiple indices and evaluation of genetic variation. **Euphytica**, Wageningen, v. 180, p. 281–290, July 2011.

ZAREI, B. et al. Correlation and path coefficient analysis for determining interrelationships among grain yield and related characters in corn hybrids (*Zea mays L.*). **International Journal of Agriculture and Crop Sciences**, Amsterdam, v. 4, p. 1519–1522, Jan. 2012.

ZDUNIC, Z. et al. Genetic analysis of grain yield and oil content in two maize populations. **Periodicum Biologorum**, Zagreb, v. 114, n. 1, p. 67–72, 2012.