

ESTIMATIVA DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM CRUZAMENTOS INTERVARIETAIS DE MILHO E SUAS GERAÇÕES AVANÇADAS*

José Carlos Silva**
Ernesto Paterniani***

1. INTRODUÇÃO

BEAL (3), em relatório apresentado em 1877, foi quem primeiro apresentou dados referentes ao aumento de rendimento na geração F_1 de cruzamentos intervarietais de milho. Esse autor conseguiu híbridos que produziam 10 a 50% mais que as variedades paternas. Esse relato de BEAL (3) fez com que fossem conduzidos, naquela época, muitos trabalhos sobre cruzamentos de variedades. Assim é que cruzamentos intervarietais constituíram um método de melhoramento muito utilizado no período de 1877 a 1920, conforme é relatado por SPRAGUE (23).

Uma revisão dos resultados obtidos com cruzamentos intervarietais até 1920 é apresentada por RICHEY (20). Esse autor relata que de 244 comparações entre a primeira geração de híbridos intervarietais e as variedades paternas, 82,4% dos cruzamentos produziram mais que a média dos pais e 55,7% dos cruzamentos, mais que o pai mais produtivo. RICHEY (20) salienta, ainda, que há tendência de os melhores híbridos serem obtidos de cruzamentos entre as variedades mais produtivas e que a maior diversidade entre os pais, quanto ao tipo de endosperma, tem como consequência o maior vigor híbrido.

Entretanto, apesar dos resultados satisfatórios, o uso de sementes F_1 de cruzamentos intervarietais não se difundiu. GARDNER e LONNQUIST (9) apontam como uma das causas a inconsistência dos resultados obtidos. Encontrando-se diversas variantes sob a mesma designação varietal, obtinham-se híbridos acentuadamente diferentes de cruzamentos que envolviam variedades com as mesmas denominações. Em razão disso os fazendeiros não obtiveram êxito quando tentaram obter suas próprias sementes híbridas. Outro ponto citado por GARDNER e LONNQUIST (9) é que a possibilidade de manter e aumentar os estoques que apresentavam bons valores heteróticos, para posterior distribuição, não ocorreu aos pesquisadores daquela época. Deste modo, desde que JONES (13), em 1918, propôs o uso de linhas puras para a obtenção do híbrido duplo, método que se tornou comercial e ainda está em pleno uso, quase todos os recursos e esforços empregados

* Parte da tese apresentada, pelo primeiro autor, à Universidade Federal de Viçosa, como uma das exigências para obtenção do título de «Magister Scientiae» em Fitotecnia.

Recebido para publicação em 18-05-1977.

** Professor Adjunto da Universidade Federal de Viçosa.

*** Professor Titular da Universidade de São Paulo.

nos trabalhos de melhoramento do milho foram dirigidos no sentido de selecionar melhores linhagens para tornar possível a obtenção de melhores híbridos.

O advento do milho híbrido marcou época na história do melhoramento das plantas. Sua introdução representou um acréscimo de rendimento de 15 a 20% em relação às melhores variedades adaptadas de polinização livre que se cultivavam antes e durante sua introdução, conforme considerações de ROBINSON e MOLL (21). Também sua ampla aceitação facilitou a mecanização da cultura, por ser o híbrido, de modo geral, mais uniforme que as variedades de polinização livre.

Apesar do sucesso do milho híbrido, ROBINSON e MOLL (21) ressaltam que em 1945 já se tornara evidente que os progressos obtidos não compensavam o trabalho despendido. Foram consideradas inúmeras variações nos métodos de obtenção do milho híbrido. Com o tempo, evidenciou-se a necessidade da obtenção de melhores populações básicas, e surgiu um renovado interesse pelo estudo das variedades e cruzamentos intervarietais de milho. Esse fato fez com que os melhoristas de milho procurassem novos materiais que pudessem servir, diretamente, para a obtenção de linhagens ou servir de base para a formação de novas populações melhoradas, com alta frequência de genes favoráveis.

Assim, os melhoristas de milho voltaram suas vistas para os *Bancos de Germoplasma* existentes, à procura de materiais promissores. Reconheceu-se logo a necessidade de melhor conhecimento das variedades existentes, de sua capacidade de produção e de seu comportamento nos cruzamentos. Aliado a estes fatos, um renovado interesse a respeito de pontos básicos para o melhoramento, como a natureza da heterose e os tipos de ação gênica envolvidos na herança dos caracteres quantitativos, fez com que os cruzamentos intervarietais voltassem a ser estudados.

Com respeito aos tipos de ação gênica, já em 1949 MATHER (15) desenvolveu testes para detectar a epistasia em função de médias dos progenitores, seus cruzamentos e respectivas gerações avançadas, sendo que ANDERSON e KEMPTHORNE (1) fizeram uma generalização dos testes de escalas («scaling tests») propostos por MATHER (15) para verificar a ausência de epistasia, baseando-se na comparação entre médias de gerações. Mais recentemente, GARDNER e EBERHART (10) propuseram um modelo para representar as médias das variedades, de seus cruzamentos e de suas gerações avançadas em função dos diversos tipos de ação gênica. Este modelo foi aperfeiçoado por EBERHART e GARDNER (7), para incluir epistasia e alelos múltiplos; para o caso em que não são disponíveis todas as populações necessárias, foi apresentado um modelo reduzido por GARDNER e PATERNIANI (11). Para estudar os tipos de ação gênica, um grande número de trabalhos tem utilizado a comparação entre médias de variedades, cruzamentos e gerações avançadas. Assim, CASTRO *et alii* (5) estudaram cinco variedades e 35 outras populações derivadas delas, usando o modelo de GARDNER e EBERHART (10). Tanto para produção de grãos como para dias para o florescimento, altura da planta e número de espigas por 10 plantas, os autores concluíram que não havia evidência de maior importância dos efeitos epistáticos.

Também GARDNER e PATERNIANI (11), estudando a produção em seis variedades de milho, as 15 gerações F_1 , 15 F_2 , bem como os 30 retrocruzamentos correspondentes, igualmente concluíram que um modelo incluindo apenas efeitos gênicos aditivos e dominância era adequado, não sendo significativos os efeitos epistáticos.

GARDNER (8) estudou quatro variedades de milho, as gerações F_1 correspondentes e populações delas derivadas utilizando um modelo com apenas ação gênica aditiva e dominante. Os desvios do modelo, para o caráter produção, não foram significativos, indicando assim que a epistasia não seria de maior importância.

No Brasil, conforme se nota no trabalho de MIRANDA FILHO e RISSI (16), o método de GARDNER e EBERHART (10), que não inclui os efeitos epistáticos, tem sido bastante usado.

De modo geral, os resultados dos trabalhos dissertados representam o que foi encontrado na literatura, indicando, para o caso de variedades, que um modelo considerando apenas ação gênica aditiva e dominante é suficiente, sendo mínima a importância dos efeitos epistáticos. Contudo, especificamente para o caso de variedades usadas no Brasil, outros estudos são indispensáveis.

Assim, o presente trabalho tem como objetivo obter informações relativas à heterose resultante de cruzamentos entre três variedades de milho que apresentam caracteres bem contrastantes. Procura-se estimar a importância da epistasia intervarietal aditiva x aditiva na determinação dos diversos caracteres analisados. Des-

te modo, a produção de grãos, o número de espigas por planta, o número de fileiras de grãos por espiga, o número de grãos por planta, o peso médio de 50 grãos e o número de dias para o florescimento foram estudados de acordo com os propósitos mencionados.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material

Foram escolhidas três variedades de milho, de origem geográfica bastante distinta, com caracteres bem contrastantes, e que, portanto, devem apresentar entre si considerável diversidade genética. Essas três variedades, Piramex, Catete e Lenha, as três gerações F₁ entre elas, além das três gerações F₂ e dos seis retrocruzamentos correspondentes, constituem o material do presente trabalho, totalizando 15 tratamentos.

Nos cruzamentos, todas as polinizações foram feitas planta por planta, obtendo-se cerca de 30 espigas polinizadas representando cada tratamento. Igual número de sementes de cada espiga foi utilizado para representar cada geração, em todas as ocasiões.

A seguir, é apresentada uma descrição resumida das variedades empregadas, podendo-se obter maiores detalhes das variedades Catete e Lenha em BRIEGER *et alii* (4).

Piramex: Trata-se de uma variedade pertencente à raça Tuxpeño, originária da região tropical da costa atlântica do México. A variedade em questão caracteriza-se pela apresentação de grãos dentados amarelos. Foi introduzida em Piracicaba em 1956 e, a partir de 1962, vem sendo melhorada por seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos.

Catete: Trata-se do conhecido milho de grãos duros e alaranjados, que foi muito cultivado, sobretudo ao longo da costa atlântica do Brasil, provavelmente desde épocas pré-colombianas. O material utilizado corresponde a uma população composta de inúmeras amostras provenientes do Estado de Minas Gerais.

Lenha: Corresponde a um milho de endosperma amiláceo, de cor branca, que se caracteriza por apresentar espigas com elevado número de fileiras. Supõe-se tratar de um milho indígena, uma vez que não tem sido encontrado em cultivo comercial e também porque os milhos amiláceos são geralmente próprios das culturas dos índios. O material utilizado provém de uma amostra obtida há vários anos no Estado do Rio Grande do Sul.

2.2. Métodos

2.2.1. Técnica Experimental

Os 15 tratamentos que constituem o presente trabalho foram semeados num experimento em blocos ao acaso, com seis repetições, perfazendo um total de 90 parcelas. Cada parcela foi representada por uma fileira de 10 m, com covas de 30 em 30 cm. Foram semeadas três sementes por cova, desbastando-se depois, a fim de deixar apenas uma planta por cova.

O experimento foi plantado em Piracicaba, aos sete de novembro de 1966. No dia 21 de novembro, nas falhas existentes foi feito o replante com a variedade Pérola-Piracicaba, para que as plantas remanescentes fossem todas igualmente competitivas. Todos os caracteres foram anotados em plantas individuais. Houve cuidado para que fossem utilizadas somente plantas competitivas, ou sejam, plantas sem falhas adjacentes.

Os caracteres computados foram os seguintes: produção de grãos por planta, número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga, número de grãos por planta, peso médio de 50 grãos e número de dias para o florescimento.

Quando havia duas ou mais espigas numa só planta, os dados de peso e número de grãos por planta foram avaliados pela soma dos valores de cada espiga. No entanto, para peso médio de 50 grãos e número de fileiras de grãos por espiga os dados foram avaliados tirando-se a média aritmética dos valores de cada espiga relativos a esses caracteres.

A determinação do número de dias para o florescimento foi feita em dias alternados durante todo o período de floração. Para cada planta, considerou-se como data de florescimento o início do aparecimento dos estiletes estigmatosos

(estigmas). Para cada tratamento, determinou-se a percentagem de umidade dos grãos na colheita. Para isso, tomaram-se, ao acaso, cinco a seis plantas de cada parcela, sendo que a média dos teores de umidade dessas plantas forneceu a média da parcela.

2.2.2. Preparo dos Dados para Análise

Os dados relativos à pesagem foram corrigidos em função das umidades correspondentes. Dessa forma, os dados de *peso* analisados referem-se a *peso seco*. As transformações utilizadas para os caracteres número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga e número de dias para o florescimento foram baseadas em SNEDECOR (22), PIMENTEL GOMES (18), BARTLET (2) e em sugestões pessoais do Dr. Roland Vencovsky (Escola Superior de Agricultura «Luiz de Queiroz»).

2.2.3. Análise Estatística

2.2.3.1. Análise Preliminar

Inicialmente, os dados obtidos para cada caráter foram analisados segundo o esquema usual para blocos ao acaso. Posteriormente, utilizando-se as médias dos tratamentos, procedeu-se à subdivisão da soma de quadrados para tratamentos, de acordo com o modelo genético escolhido.

2.2.3.2. Modelo Geral para Esperança Matemática das Médias de Populações

Vários têm sido os modelos genéticos propostos para caracterizar as médias de variedades, de seus cruzamentos e de suas gerações avançadas. Assim, GARDNER e LONNQUIST (9), GARDNER (8) e GARDNER e EBERHART (10) propuseram modelos relativamente simples, aplicáveis aos casos de variedades diplóides, com dois alelos por loco e na ausência de epistasia.

Os conceitos do modelo originalmente proposto por GARDNER e EBERHART (10) foram ampliados por EBERHART e GARDNER (7) de modo que permitisse a inclusão de alelos múltiplos e epistasia aditiva x aditiva, admitindo-se que os efeitos epistáticos de maior ordem fossem desprezíveis.

A utilização do modelo completo de EBERHART e GARDNER (7) implica a utilização de populações autofecundadas. Para os casos em que não são incluídas populações autofecundadas, como no presente trabalho, GARDNER e PATERNIANI (11) introduziram ligeira modificação no modelo. A modificação consistiu na introdução dos parâmetros u_v (média das variedades paternas) e v_k (efeito genético da variedade k). A relação entre esses novos parâmetros propostos por GARDNER e PATERNIANI (11) e os propostos por EBERHART e GARDNER (7) é a seguinte:

$$u_v = u + \bar{d}, \text{ onde}$$

u = esperança da média das linhagens homozigóticas retiradas ao acaso do conjunto das populações estudadas.

\bar{d} = médias dos d_k s, sendo

d_k = função dos locos heterozigotos na variedade k, estando envolvida na depressão causada pela endogamia.

Ainda,

$$v_k = a_k + (d_k - \bar{d}), \text{ onde:}$$

a_k = função dos locos em homozigose e da epistasia intravarietal aditiva x aditiva, de modo que:

$u + a_k$ = esperança da média das linhagens homizigóticas que poderiam ser desenvolvidas ao acaso na variedade k.

Introduzindo os parâmetros u_v e v_k no modelo de EBERHART e GARDNER

(7), as esperanças para as médias dos diversos tipos de população serão como segue:

1. Média da variedade k

$$y_k = u_v + v_k$$

2. Média do F_1 entre as variedades k e k'

$$y_{kk'} = u_v + 1/2 v_k + 1/2 v_{k'} + h_{kk'} + aa_{kk'}$$

onde:

$h_{kk'}$ = Parâmetro de heterose no cruzamento envolvendo as variedades k e k' , e surge como consequência das diferenças de frequência gênica nas duas variedades e da dominância dos alelos mais favoráveis.

$aa_{kk'}$ = função da epistasia *intervarietal* aditiva x aditiva, sendo consequência das diferenças de frequência gênica nas duas variedades quando há uma interação entre genes não alelos.

3. Média da geração $F_2(F_1 \times F_1)$

$$y_{(kk')} = u_v + 1/2 v_k + 1/2 v_{k'} + 1/2 h_{kk'} + aa_{kk'}$$

4. Retrocruzamento com a variedade $k(F_1 \times \text{variedade } k)$

$$y_{kk'.k} = u_v + 3/4 v_k + 1/4 v_{k'} + 1/2 h_{kk'} + 3/4 aa_{kk'}$$

5. Retrocruzamento com a variedade $k'(F_1 \times \text{variedade } k')$

$$y_{kk'.k} = u_v + 1/4 v_k + 3/4 v_{k'} + 1/2 h_{kk'} + 3/4 aa_{kk'}$$

Com as 15 populações do experimento, têm-se 15 médias e 10 parâmetros no modelo completo, com epistasia. No modelo em que não for levada em consideração a epistasia, as esperanças matemáticas das médias serão dadas pelas mesmas equações, eliminando-se apenas os parâmetros aa_{12} , aa_{13} e aa_{23} , de modo que se forma um novo sistema de equações, constituído de 15 médias e sete parâmetros. Como em ambos os casos o número de médias é maior que o número de parâmetros, o método usual dos quadrados mínimos pode ser aplicado para obtenção das estimativas de todos os parâmetros. Esses sistemas de equações podem ser representados na forma matricial $Y = XB + e$, sendo que já está bem estabelecido, GRAYBILL (12), PIMENTEL GOMES (19), KEMPTHORNE (14), que, num modelo matemático como este ($Y = XB + e$), as equações normais são $X'XB = X'Y$, onde X' representa a transposta da matriz X . Se a matriz $X'X$ for não singular, a resolução do sistema é simples, pois então $B = (X'X)^{-1} X'Y$, onde $(X'X)^{-1}$ representa a inversa da matriz $X'X$. Porém, se $X'X$ for uma matriz singular, como neste trabalho, alguma manipulação preliminar é necessária para a resolução do sistema de equações normais. Existem vários métodos de resolução propostos por KEMPTHORNE (14), GRAYBILL (12) e PIMENTEL GOMES (19). No presente trabalho foi utilizado o método proposto por PIMENTEL GOMES (19), o qual consiste em adicionar restrições diretamente ao sistema de equações normais, sem aumentar a matriz original, de modo que a nova matriz $X'X$ passe a ser uma matriz não-singular. Assim, a restrição empregada ($v_1 + v_2 + v_3 = 0$) foi incorporada diretamente ao sistema de equações normais.

2.2.3.3. Subdivisão da Soma de Quadrados de Tratamentos de Acordo com o Modelo

Para essa análise foram também utilizadas as médias dos tratamentos. A análise foi feita com base em KEMPTHORNE (14), GRAYBILL (12) e em sugestões pessoais do Dr. Roland Vencovsky (Escola Superior de Agricultura «Luiz de Queiroz»). O princípio geral é que a soma de quadrados devida a um grupo particular de parâmetros é dada por $B'X'Y$. Assim, foi estabelecido, inicialmente, um modelo so-

mente com u_v , e calculados os valores de u_v e $\hat{B}_1 X'Y$, a soma de quadrados devida a u_v ou, mais propriamente chamada, fator de correção. Posteriormente, foi estabelecido um modelo com u_v e $v's$, e calculado $\hat{B}_2 X'Y$, sendo que $\hat{B}_2 X'Y - \hat{B}_1 X'Y = SQ_v$ (ajust. p/u_v). Posteriormente, foi estabelecido um modelo com u_v , $v's$ e $h's$, e calculado $\hat{B}_3 X'Y$, sendo que $\hat{B}_3 X'Y - \hat{B}_2 X'Y = SQ_h$ (ajust. $p/u_v, v$). Mais tarde, foi utilizado o modelo completo, com u_v , $v's$, $h's$ e $aa's$, e calculado $\hat{B}_4 X'Y$, o que permitiu fazer $\hat{B}_4 X'Y - \hat{B}_3 X'Y = SQ_{aa}$ (ajust. $p/u_v, v, h$). A soma de quadrados de tratamentos é dada por $Y'Y - \hat{B}_1 X'Y$, e os desvios do modelo por $Y'Y - \hat{B}_4 X'Y$. Esse processo geral foi feito para cada caráter estudado, e acha-se resumido no Quadro 1.

Como essa subdivisão da soma de quadrados de tratamento foi feita utilizando-se a média dos tratamentos, todas essas somas de quadrados foram multiplicadas por seis ao serem colocadas nos quadros usuais das análises das variâncias como blocos ao acaso.

3. RESULTADOS

3.1. Dados Experimentais

No Quadro 2 são apresentados os valores médios obtidos das seis repetições para os 15 tratamentos (três variedades paternas, três gerações F_1 , três gerações F_2 e seis retrocruzamentos). Os dados se referem a produção de grãos, número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga, número médio de grãos por planta, peso médio de 50 grãos e número de dias para o florescimento. A caracterização dos diferentes tratamentos, conforme se encontra na segunda coluna, será utilizada durante todo este trabalho.

3.2. Estimativas dos Parâmetros Envolvidos nas Esperanças Matemáticas, das Médias, para Cada Caráter

Os valores calculados para os parâmetros, nos modelos com e sem epistasia, para cada caráter, são apresentados no Quadro 3. Os valores apresentados entre parênteses representam, para cada cruzamento, as estimativas da heterose, em percentagem dos valores esperados para a média dos pais envolvidos no cruzamento específico. Fazendo-se $h = (h_{12} + h_{13} + h_{23})/3$, tem-se que h é o parâmetro médio de heterose, sendo que h dividido por u_v fornece a heterose média esperada em relação à média de todos os pais, para cada modelo. A presente terminologia será utilizada nos relatos subsequentes.

Para produção de grãos, no modelo sem epistasia, a heterose média é de 17,6%, caindo drasticamente para 0,8% no modelo com epistasia. Deve-se notar que h_{12} , h_{13} e h_{23} , no modelo com epistasia, representam a heterose devida unicamente à dominância e às diferenças de frequências gênicas entre as variedades. Note-se que a heterose devida à dominância é relativamente alta no cruzamento 1×3 (Pirame x Lenha), porém é negativa no cruzamento 1×2 (Pirame x Catete). Os parâmetros sugerem que para esse cruzamento específico (1×2) a epistasia aditiva x aditiva ($aa_{12} = 28,14$) desempenha papel importante na manifestação heterótica.

Para número de espigas por planta ($\sqrt{x} + 1/2$), a heterose média é de -2,4% no modelo com epistasia e de -1,3% no modelo sem epistasia. É interessante notar que no cruzamento 1×2 (Pirame x Catete) a heterose devida à dominância é negativa, sendo que a epistasia ($aa_{12} = 0,080$), como para o caso da produção, desempenha papel importante na manifestação heterótica para esse cruzamento. Apesar de ser o que apresentou valor de heterose mais elevado para produção de grãos, o cruzamento 1×3 (Pirame x Lenha) apresenta valores negativos de heterose, em ambos os modelos, quanto ao número de espigas por planta.

Para número de fileiras de grãos por espiga (\sqrt{x}), a heterose média é de -0,2% no modelo com epistasia e de -0,9% no modelo sem epistasia. Note-se que, neste caso, ao contrário do que acontece com a produção e com o número de espigas por planta, o cruzamento 1×2 (Pirame x Catete) é o que apresenta maior heterose devida à dominância. Nota-se algum efeito epistático desfavorável, principalmente para o caso do cruzamento 2×3 (Catete x Lenha).

Para número médio de grãos por planta, a heterose média é de -4,9% no modelo com epistasia e de 4,4% no modelo sem epistasia. É interessante notar que a heterose devida à dominância é negativa em todos os cruzamentos. Assim, a manifestação heterótica fica na dependência de combinações epistáticas favoráveis. Tanto

QUADRO 1 - Esquema da análise de variância, para cada caráter

| F.V. | G, L. | S, Q. |
|----------------------|-------|--|
| Tratamentos | 14 | $\overline{Y'Y} - \overline{\hat{B}}'_1 \overline{X'Y} = Y'Y - R(u)$ |
| Variedades | 2 | $\hat{B}'_2 X'Y - \hat{B}'_1 X'Y = R(u, v) - R(u)$ |
| Heterose | 3 | $\hat{B}'_3 X'Y - \hat{B}'_2 X'Y = R(u, v, h) - R(u, v)$ |
| Epist. Adit. x Adit. | 3 | $\hat{B}'_4 X'Y - \hat{B}'_3 X'Y = R(u, v, h, aa) - R(u, v, h)$ |
| Desvios do Modelo | 6 | $Y'Y - \hat{B}'_4 X'Y = Y'Y - R(u, v, h, aa)$ |

QUADRO 2 - Médias para os 15 tratamentos e símbolos respectivos referentes à produção de grãos, número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga, número de grãos por planta, peso de 50 grãos e número de dias para o florescimento

| Tratamentos | Símbolos para as médias | Produção de grãos (peso seco)g/planta | Número de espigas p/planta | Número de fileiras de grãos por espiga | Número de grãos por planta | Peso de grãos (peso seco) g | Número de dias para o florescimento |
|---------------------------------|-------------------------|---------------------------------------|----------------------------|--|----------------------------|-----------------------------|-------------------------------------|
| Piramex | Y ₁ | 130,61 | 1,16 | 11,38 | 494,81 | 13,77 | 80,46 |
| Catete | Y ₂ | 113,72 | 1,27 | 12,18 | 515,10 | 11,83 | 81,77 |
| Lenha | Y ₃ | 74,22 | 0,98 | 19,05 | 427,71 | 9,43 | 76,06 |
| Piram. x Catete F ₁ | Y ₁₂ | 132,30 | 1,21 | 11,92 | 520,07 | 13,40 | 79,85 |
| Piram. x Lenha F ₁ | Y ₁₃ | 134,28 | 1,01 | 14,61 | 505,39 | 14,04 | 75,03 |
| Catete x Lenha F ₁ | Y ₂₃ | 109,93 | 1,06 | 14,82 | 477,61 | 12,38 | 78,00 |
| (Piram. x Catete).Piram. | Y _{12.1} | 137,42 | 1,25 | 11,70 | 529,59 | 13,72 | 78,89 |
| (Piram. x Catete). Catete | Y _{12.2} | 124,65 | 1,22 | 12,53 | 540,76 | 12,17 | 80,13 |
| (Piram. x Lenha). Piram. | Y _{13.1} | 139,89 | 1,07 | 13,71 | 531,21 | 13,84 | 77,34 |
| (Piram. x Lenha). Lenha | Y _{13.3} | 102,01 | 0,99 | 17,06 | 457,67 | 12,13 | 74,87 |
| (Catete x Lenha). Catete | Y _{23.2} | 115,86 | 1,12 | 13,25 | 499,11 | 12,37 | 79,54 |
| (Catete x Lenha). Lenha | Y _{23.3} | 103,00 | 1,03 | 17,21 | 494,01 | 11,23 | 77,79 |
| Piramex x Catete F ₂ | Y ₍₁₂₎ | 143,28 | 1,33 | 11,71 | 545,67 | 13,48 | 78,53 |
| Piramex x Lenha F ₂ | Y ₍₁₃₎ | 125,34 | 1,03 | 14,65 | 509,80 | 12,98 | 76,36 |
| Catete x Lenha F ₂ | Y ₍₂₃₎ | 106,60 | 1,05 | 14,74 | 475,57 | 11,99 | 77,30 |

QUADRO 3 - Parâmetros genéticos estimados para os seis caracteres em estudo, nos modelos com e sem epistasia. Os números entre parênteses referem-se à heterose em percentagem dos valores esperados para a média dos pais no cruzamento especificado

| Parâme- tros | Produção de grãos (peso seco) | | Número de espigas por planta | | Número de fileiras de grãos por espiga | | Número de grãos por planta | | Peso médio de 50 grãos (peso seco) | | Número de dias para florescimento | |
|-----------------|----------------------------------|----------|---------------------------------|----------|---|----------|-------------------------------|----------|---------------------------------------|----------|--------------------------------------|----------|
| | $\sqrt{x} \pm 1/2$ | | $\sqrt{x} \pm 1/2$ | | \sqrt{x} | | \bar{x} | | \bar{x} | | \sqrt{x} | |
| | C/Epist. | S/Epist. | C/Epist. | S/Epist. | C/Epist. | S/Epist. | C/Epist. | S/Epist. | C/Epist. | S/Epist. | C/Epist. | S/Epist. |
| u_y | 109.18 | 109.88 | 1.275 | 1.278 | 3.757 | 3.751 | 482.63 | 490.69 | 11.66 | 11.78 | 8.913 | 8.888 |
| v_1 | 26.38 | 26.68 | 0.013 | 0.017 | -0.366 | -0.361 | 21.16 | 23.36 | 2.11 | 2.07 | 0.051 | 0.049 |
| v_2 | 5.63 | 6.25 | 0.043 | 0.045 | -0.256 | -0.261 | 30.33 | 30.40 | 0.02 | 0.05 | 0.130 | 0.124 |
| v_3 | -32.00 | -32.93 | -0.055 | -0.062 | 0.624 | 0.622 | -51.48 | -53.75 | -2.12 | -2.11 | -0.181 | -0.172 |
| h_{12} | -19.31 | 10.92 | -0.081 | 0.013 | 0.036 | 0.023 | -54.56 | 19.51 | 0.06 | 0.57 | 0.148 | -0.088 |
| | (-15.81) | (8.61) | (-6.21) | (1.01) | (1.01) | (0.71) | (-10.81) | (3.81) | (0.53) | (4.41) | (1.61) | (-1.01) |
| h_{13} | 18.55 | 29.15 | -0.014 | -0.021 | -0.058 | -0.031 | -6.71 | 37.71 | 2.10 | 2.36 | -0.140 | -0.179 |
| | (17.91) | (27.31) | (-1.11) | (-2.51) | (-1.51) | (-0.81) | (-1.41) | (7.91) | (18.01) | (20.11) | (-1.61) | (-2.01) |
| h_{23} | 3.31 | 17.49 | 0.004 | -0.030 | 0.005 | -0.006 | -9.17 | 8.24 | 0.78 | 1.89 | 0.054 | -0.037 |
| | (3.61) | (18.41) | (0.31) | (-2.41) | (0.11) | (-2.41) | (-1.91) | (1.71) | (7.41) | (17.61) | (0.61) | (-0.41) |
| aa_{12} | 25.14 | - | 0.080 | - | -0.016 | - | 68.94 | - | 0.52 | - | -0.215 | - |
| aa_{13} | 12.00 | - | -0.015 | - | 0.018 | - | 44.58 | - | 0.32 | - | -0.053 | - |
| aa_{23} | 15.28 | - | -0.026 | - | -0.088 | - | 22.39 | - | 1.02 | - | -0.096 | - |

no cruzamento 1×2 ($aa_{12} = 68,94$) como no cruzamento 1×3 ($aa_{13} = 44,58$) nota-se forte contribuição da epistasia aditiva x aditiva na manifestação heterótica.

Para peso médio de 50 grãos, a heterose média é de 8,4% no modelo com epistasia e de 13,6% no modelo sem epistasia. Note-se que a heterose devida à dominância é alta no cruzamento 1×3 , mas para os cruzamentos 1×2 e 2×3 boa parte da manifestação heterótica está em função de combinações epistáticas favoráveis.

Para número de dias para o florescimento (\sqrt{x}), a heterose média é de 0,2% no modelo com epistasia e de -1,1% no modelo sem epistasia. As interações epistáticas contribuem, decisivamente, para maior precocidade dos híbridos intervarietais estudados. Assim é que apenas no cruzamento 1×3 (Pirame x Lenha) há indicação de dominância dos genes para precocidade; nos outros casos, a maior precocidade dos híbridos em relação aos pais é devida à epistasia intervarietal aditiva x aditiva.

3.3. Análises da Variância

As análises de variância dos seis caracteres em estudo são apresentadas no Quadro 4. Para produção de grãos os desvios do modelo não são significativos, e o modelo com epistasia explica 97,4% da variação entre as médias dos tratamentos, em termos de «somadas de quadrados». A epistasia aditiva x aditiva, com a soma de quadrados ajustada para todos os outros efeitos, não é significativa, indicando que pode ser usado um modelo mais simples. Este é o caso do modelo sem epistasia, onde são levados em consideração apenas a ação gênica aditiva dos genes e os efeitos de dominância. O modelo sem epistasia explica 93,0% da variação entre as médias dos tratamentos, o que indica um modelo adequado para previsões de produção.

Também para número de espigas por planta ($\sqrt{x + 1/2}$) os desvios do modelo não são significativos, e o modelo com epistasia explica 95,4% da variação entre as médias dos tratamentos. A epistasia aditiva x aditiva também não é significativa, sugerindo a possibilidade de utilização de um modelo mais simples. O modelo sem epistasia explica 95,4% da variação entre as médias dos tratamentos, à semelhança do modelo anterior.

Para número de fileiras de grãos por espiga (\sqrt{x}), ao contrário do que acontece com produção e número de espigas por planta, os desvios do modelo são significativos e indicam a existência de tipos de epistasia mais complexos interagindo na produção desse caráter. Na presença da epistasia, a ligação gênica é outro fator que deve ser levado em consideração por influenciar as populações descendentes do F_1 , contribuindo, assim, para um pior ajustamento do modelo. O próprio valor de F para a epistasia aditiva x aditiva quase atinge os níveis de significância. Apesar de os desvios serem significativos, o modelo explica grande parte da variação entre as médias dos tratamentos. Dessa forma, o modelo com epistasia explica 99,1% e o modelo sem epistasia explica 98,7% dessa variação. Assim, apesar de a significância dos desvios indicar a necessidade de um modelo mais complexo, onde sejam levados em conta outros tipos de epistasia de maior ordem e a possível influência dos efeitos de ligação gênica, acredita-se que o modelo sem epistasia é adequado para os casos de previsões.

Quanto ao número médio de grãos por planta, como no caso da produção, os desvios do modelo não são significativos, da mesma forma que a epistasia aditiva x aditiva, o que indica a possibilidade de uso de um modelo sem epistasia. O modelo com epistasia explica 85,7% da variação entre as médias dos tratamentos e o modelo sem epistasia explica 76,8% dessa variação. O caráter em questão parece ser muito influenciado por causas não genéticas, o que é evidenciado pelo alto valor do resíduo. Consequentemente, desvios relativamente grandes do modelo não são detectados estatisticamente.

Para peso médio de 50 grãos, como no caso da produção e de seus componentes, número de espigas por planta e número médio de grãos por planta, os desvios do modelo não são significativos, nem a epistasia aditiva x aditiva. O modelo com epistasia explica 98,8% da variação entre as médias dos tratamentos, mas pode ser utilizado um modelo mais simples, como o modelo sem epistasia, que explica 97,7% dessa mesma variação.

Finalmente, para número médio de dias para o florescimento (\sqrt{x}) os desvios do modelo são significativos, indicam a existência de tipos mais complexos de epistasia e, possivelmente, também algum efeito de ligação gênica. Se bem que a signifi-

QUADRO 4 - Análise da variância das produções, em g por planta, do número de espigas por planta ($\sqrt{x + 1/2}$), do número de fileiras de grãos por espiga (\sqrt{x}), do número médio de grãos por planta, do peso médio de 50 grãos (g) e do número médio de dias para o florescimento (\sqrt{x}), referente às gerações parentais, F_1 , F_2 , e aos retrocruzamentos

| Fontes de Variação | G.L. | Produção planta g | Quadrados Médios | | | | Peso 50 grãos g | Nº dias florescimento \sqrt{x} |
|-----------------------------|------|-------------------------|--|--|-----------------------------|--|-----------------------|--|
| | | | Nº espigas planta $\sqrt{x + 1/2}$ | Nº de fileiras espiga \sqrt{x} | Nº de grãos planta nº | | | |
| Blocos | 5 | 961,15 ⁺⁺ | 0,0036 ⁺ | 0,0014 | 10.661,52 ⁺⁺ | | 1,3220 ⁺ | 0,0250 ⁺⁺ |
| (Tratamentos) | (14) | 2.058,01 ⁺⁺ | 0,0114 ⁺⁺ | 0,5486 ⁺⁺ | 6.211,53 ⁺⁺ | | 9,0743 ⁺⁺ | 0,0787 ⁺⁺ |
| Efeito de variedade | 2 | 11.162,36 ⁺⁺ | 0,0726 ⁺⁺ | 3,7890 ⁺⁺ | 29.760,73 ⁺⁺ | | 45,2750 ⁺⁺ | 0,4230 ⁺⁺ |
| Heterose | 3 | 1.490,98 ⁺⁺ | 0,0024 | 0,0024 | 2.417,96 | | 11,2200 ⁺⁺ | 0,0620 ⁺⁺ |
| Epist. adit. x adit. | 3 | 423,94 | 0,0000 | 0,0098 | 2.570,69 | | 0,4833 | 0,0000 |
| Desvios do Modelo | 6 | 123,52 | 0,0012 | 0,0114 ⁺ | 2.078,86 | | 0,2467 | 0,0150 ⁺ |
| Resíduo | 70 | 160,90 | 0,0014 | 0,0047 | 1.898,06 | | 0,5010 | 0,0057 |
| <hr/> | | | | | | | | |
| Coefficiente de Variação(%) | | 10,6 | 2,94 | 1,84 | 8,7 | | 5,63 | 0,85 |
| Médias Dados Originais | | 119,54 | 1,12 | 14,03 | 501,60 | | 12,58 | 78,13 |
| Medidas Dados Transformados | | - | 1,27 | 3,73 | - | | - | 8,84 |

+ = significativo, ao nível de 5% de probabilidade

++ = significativo, ao nível de 1% de probabilidade

ficância dos desvios do modelo indique a necessidade de um modelo mais complexo, com a inclusão de outros tipos de epistasia, os modelos utilizados são satisfatórios para previsões. Assim é que o modelo com epistasia explica 91,8% da variação entre as médias dos tratamentos — a mesma percentagem explicada pelo modelo sem epistasia. Um fato que chama a atenção para esse caráter é a heterose altamente significativa, que indica maior precocidade dos híbridos em relação aos pais.

3.4. Comparação entre Valores Esperados e Observados

A comparação entre os valores observados e os esperados para produção de grãos, número de espigas por planta e número de fileiras de grãos por espiga é apresentada no Quadro 5. Para número médio de grãos por planta, peso médio de 50 grãos e número de dias para o florescimento esta comparação é apresentada no Quadro 6.

A correlação entre os valores observados e esperados, nos modelos com e sem epistasia, é respectivamente: para a produção, $R = 0,99^{++}$ e $R = 0,96^{++}$; para número de espigas por planta, $R = 0,99^{++}$ e $R = 0,95^{++}$; para número de fileiras de grãos por espiga, $R = 0,99^{++}$ e $R = 0,99^{++}$; para número de grãos por planta, $R = 0,93^{++}$ e $R = 0,88^{++}$; para peso médio de 50 grãos, $R = 0,99^{++}$ e $R = 0,98^{++}$; para número de dias para o florescimento, $R = 0,98^{++}$ e $R = 0,96^{++}$.

Os elevados valores de correlação entre médias observadas e esperadas foram, em todos os casos, altamente significativos ($^{++}$). Confirma-se, assim, que, mesmo para os casos onde foram encontrados desvios significativos (número de fileiras de grãos por espiga e número de dias para o florescimento), os modelos propostos podem ser utilizados para previsões.

4. DISCUSSÃO

Os elevados valores do efeito de variedades (v_k) e heterose ($h_{kk'}$) para produção, ambos altamente significativos, indicam a existência de dominância e diferença de frequências gênicas entre as variedades. A não significância dos desvios do modelo, bem como da epistasia aditiva x aditiva, indica que um modelo mais simples, levando em consideração apenas a ação gênica aditiva e a dominância, pode ser usado para este caráter, o que está de pleno acordo com o relatado na literatura sobre cruzamentos intervarietais. Assim, nos estudos de cruzamentos intervarietais, segundo o método proposto por EBERHART e GARDNER (7), a epistasia parece não desempenhar papel de relevância, ao contrário do que acontece nos cruzamentos entre linhagens. Isto não implica que se possa concluir por uma completa ausência de importância da epistasia na heterose. Assim é que SPRAGUE *et alii* (24) salientam que, mesmo nos casos onde são detectadas estimativas para a epistasia, os valores tendem a ser mínimos, em sentido genético clássico. Isto porque todos os efeitos que podem ser explicados por um modelo aditivo entram no cômputo dos efeitos aditivos estimados. Além disso, EBERHART *et alii* (6) salientam que as estimativas lineares dos efeitos epistáticos, como no caso do presente trabalho, devem ser consideradas com reserva, em vista do possível cancelamento entre efeitos gênicos epistáticos positivos e negativos. Tal não ocorre com as variâncias genéticas, que são funções quadráticas dos efeitos gênicos. Embora se reconheça que um exato conhecimento do tipo de ação gênica envolvido na heterose e na herança dos caracteres quantitativos seja necessário, conforme advogado pelos autores mencionados, deve-se ressaltar que as estimativas médias dos tipos de ação gênica podem ser úteis ao melhorista, conforme são apresentadas neste trabalho. Essas estimativas médias do tipo de ação gênica podem realmente auxiliar o melhorista na escolha do método de melhoramento a ser utilizado. O valor da utilização dessas estimativas na previsão de produções está plenamente confirmado pelos altos coeficientes de correlação entre valores esperados e observados encontrados na literatura e no presente trabalho. Desse modo, acredita-se ser plenamente aconselhável a utilização de delineamentos que utilizem a comparação entre médias de gerações para estimação dos tipos de ação gênica, apesar da existência de restrições reais.

Um ponto que se deve levar em consideração é que a obtenção dessas estimativas de primeira ordem não implica delineamentos complexos, que exigem grandes esforços e recursos, como no caso da obtenção das covariâncias entre os parentes ou variâncias genéticas. Além disto, as variâncias, que são estatísticas de segunda

QUADRO 5 - Comparações entre valores observados e esperados para produção de grãos, número de espigas por planta e número de fileiras de grãos por espiga, nos modelos com e sem epistasia

| Populações | Produção de grãos (peso seco) | | | Número de espigas | | | Número de fileiras de grãos | | |
|-------------------|-------------------------------|----------------|--------------------|---------------------------------|----------------|--------------------|-----------------------------|----------------|--------------------|
| | g/planta | | | por planta ($\sqrt{x + 1/2}$) | | | por espiga (\sqrt{x}) | | |
| | Esper. c/Epist. | Observa- do | Esper. s/Epist. | Esper. c/Epist. | Observa- do | Esper. s/Epist. | Esper. c/Epist. | Observa- do | Esper. s/Epist. |
| Y ₁ | 132,56 | 130,61 | 136,56 | 1,288 | 1,285 | 1,295 | 3,391 | 3,372 | 3,390 |
| Y ₁ | 111,81 | 113,72 | 116,13 | 1,318 | 1,329 | 1,323 | 3,501 | 3,490 | 3,490 |
| Y ₃ | 74,18 | 74,22 | 76,95 | 1,220 | 1,216 | 1,216 | 4,381 | 4,364 | 4,373 |
| Y ₁₂ | 131,02 | 132,30 | 137,26 | 1,302 | 1,306 | 1,322 | 3,466 | 3,452 | 3,463 |
| Y ₁₃ | 133,92 | 134,28 | 135,91 | 1,227 | 1,229 | 1,225 | 3,846 | 3,822 | 3,851 |
| Y ₂₃ | 111,59 | 109,93 | 114,43 | 1,247 | 1,247 | 1,240 | 3,858 | 3,849 | 3,836 |
| Y _{12.1} | 138,82 | 137,42 | 136,91 | 1,315 | 1,321 | 1,309 | 3,425 | 3,419 | 3,427 |
| Y _{12.2} | 128,45 | 124,65 | 126,70 | 1,330 | 1,310 | 1,323 | 3,480 | 3,540 | 3,477 |
| Y _{13.1} | 136,24 | 139,89 | 136,23 | 1,254 | 1,252 | 1,260 | 3,623 | 3,702 | 3,620 |
| Y _{13.3} | 107,05 | 102,01 | 106,43 | 1,220 | 1,221 | 1,220 | 4,118 | 4,130 | 4,112 |
| Y _{23.2} | 115,52 | 115,86 | 115,28 | 1,276 | 1,273 | 1,281 | 3,658 | 3,640 | 3,663 |
| Y _{23.3} | 96,70 | 103,00 | 95,69 | 1,227 | 1,236 | 1,228 | 4,098 | 4,148 | 4,104 |
| Y(12) | 140,67 | 143,28 | 131,81 | 1,343 | 1,351 | 1,316 | 3,448 | 3,421 | 3,452 |
| Y(13) | 124,65 | 125,34 | 121,33 | 1,234 | 1,238 | 1,240 | 3,875 | 3,828 | 3,866 |
| Y(23) | 109,93 | 106,60 | 105,49 | 1,245 | 1,243 | 1,255 | 3,856 | 3,838 | 3,884 |

QUADRO 6 - Comparação entre valores observados e esperados para número médio de grãos por planta, peso médio de 50 grãos e número de dias para o florescimento, nos modelos com e sem epistasia

| Populações | Número de grãos | | | | Peso seco de 50 grãos | | | | Número de dias para o | | | |
|-------------------|--------------------|----------------|--------------------|-------|-----------------------|----------------|--------------------|--|-----------------------------|----------------|--------------------|--|
| | por planta | | | | g | | | | florescimento(\sqrt{x}) | | | |
| | Esper. c/Epist. | Observa- do | Esper. s/Epist. | | Esper. c/Epist. | Observa- do | Esper. s/Epist. | | Esper. c/Epist. | Observa- do | Esper. s/Epist. | |
| Y ₁ | 502,79 | 494,81 | 514,05 | 13,77 | 13,77 | 13,77 | 13,85 | | 8,964 | 8,969 | 8,937 | |
| Y ₂ | 511,96 | 515,10 | 521,09 | 11,68 | 11,68 | 11,83 | 11,83 | | 9,043 | 9,042 | 9,012 | |
| Y ₃ | 430,15 | 427,71 | 436,94 | 9,54 | 9,54 | 9,43 | 9,67 | | 8,732 | 8,721 | 8,716 | |
| Y ₁₂ | 521,76 | 520,07 | 537,08 | 13,31 | 13,31 | 13,40 | 13,41 | | 8,937 | 8,935 | 8,887 | |
| Y ₁₃ | 504,34 | 505,39 | 513,21 | 14,08 | 14,08 | 14,04 | 14,12 | | 8,655 | 8,662 | 8,648 | |
| Y ₂₃ | 484,28 | 477,61 | 487,26 | 12,41 | 12,41 | 12,38 | 12,64 | | 8,846 | 8,830 | 8,827 | |
| Y _{12.1} | 529,51 | 529,59 | 525,57 | 13,67 | 13,67 | 13,72 | 13,63 | | 8,897 | 8,882 | 8,912 | |
| Y _{12.2} | 534,09 | 540,76 | 529,09 | 12,62 | 12,62 | 12,17 | 12,62 | | 8,936 | 8,951 | 8,949 | |
| Y _{13.1} | 514,71 | 531,21 | 513,63 | 14,00 | 14,00 | 13,84 | 13,99 | | 8,796 | 8,794 | 8,792 | |
| Y _{13.3} | 478,39 | 457,67 | 475,07 | 11,89 | 11,89 | 12,13 | 11,90 | | 8,680 | 8,652 | 8,682 | |
| Y _{23.2} | 503,72 | 499,11 | 504,17 | 12,30 | 12,30 | 12,37 | 12,24 | | 8,920 | 8,919 | 8,920 | |
| Y _{23.3} | 462,81 | 494,01 | 462,20 | 11,23 | 11,23 | 11,23 | 11,16 | | 8,765 | 8,820 | 8,772 | |
| Y ₍₁₂₎ | 549,04 | 545,67 | 527,33 | 13,28 | 13,28 | 13,48 | 13,13 | | 8,863 | 8,862 | 8,931 | |
| Y ₍₁₃₎ | 507,70 | 509,80 | 494,35 | 13,03 | 13,03 | 12,98 | 12,94 | | 8,725 | 8,738 | 8,737 | |
| Y ₍₂₃₎ | 488,86 | 475,57 | 483,14 | 12,02 | 12,02 | 11,99 | 11,70 | | 8,819 | 8,792 | 8,946 | |

ordem, sofrem fortemente a ação dos erros de amostragem, sendo frequentemente elevado o valor dos desvios-padrão associados a tais estimativas. São comuns os desvios-padrão que atingem 1/3 a 1/2 dos próprios valores estimados, conforme apontado por GARDNER (8). Já as médias das populações são mais fáceis de determinar e podem ser estimadas com maior precisão. Assim, conclui-se que, para produção, nas condições do presente trabalho e com as variedades utilizadas, é adequado um modelo que leve em consideração apenas a ação gênica aditiva e a dominância. Isso está de acordo com o que a literatura relata sobre o assunto. Contudo, não está excluída a possibilidade de que a epistasia possa ter certa importância em alguns casos específicos. É possível que seja este o caso do cruzamento 1 x 2 (Pirame x Catete).

Na ausência de epistasia, a heterose observada é função das diferenças de frequências gênicas entre as variedades e da dominância. Assim, pode ser tomada como medida do grau de diversidade genética entre as variedades, o que é um ponto importante quando se trata da utilização de germoplasma exótico. A heterose média, estimada neste trabalho, foi de 17,6%, valor inferior ao encontrado por PATERNIANI (17), mas que é altamente significativo, indicando a presença de dominância e diferenças de frequências gênicas entre as variedades.

Os valores de v_k (efeito de variedade) obtidos neste experimento, para cada variedade, são função não só do comportamento das variedades em si como também do seu comportamento nos cruzamentos. Assim é que na formação de populações básicas devem ser utilizadas variedades que apresentem altos valores esperados de produção de grãos, bem como considerável heterose nos cruzamentos. No presente trabalho, Pirame x Catete foram as duas variedades mais produtivas, sendo que o cruzamento apresenta 8,6% de heterose sobre a média dos pais. Contudo, a heterose devida à dominância foi negativa (-15,8%), indicando a importância da epistasia para este cruzamento. Um método de melhoramento recomendado para essas duas variedades seria a seleção recorrente recíproca. Tal esquema é considerado teoricamente efetivo, independentemente do tipo de ação gênica predominante, aproveitando mesmo certos tipos de epistasia. Para o caso dessas duas variedades, poder-se-ia pensar também na fixação das frequências gênicas, mediante autofecundações, para preservar as combinações epistáticas favoráveis.

Um resultado que também pede atenção neste trabalho é o elevado valor de heterose estimado para o cruzamento 1 x 3 (Pirame x Lenha), em ambos os modelos, evidenciando as divergências genéticas entre essas populações. Supõe-se que a variedade Lenha, de baixa produção, apresente alguns genes dominantes favoráveis, não encontrados na variedade Pirame. Com a obtenção das gerações subsequentes desse cruzamento, especialmente o F_2 , muitos genes da variedade Lenha tiveram oportunidade de atingir homozigose. Isto redundou em baixa produção, apesar de o cruzamento 1 x 3 (Pirame x Lenha) ter sido mais produtivo.

Para número de espigas por planta, o efeito de variedade (v_k) foi altamente significativo, evidenciando as diferenças entre as variedades para esse caráter. A heterose não foi significativa. No presente estudo não se pôde calcular o grau médio de dominância, e o resultado obtido não indica a presença de dominância para o caráter em questão. Não se pode, contudo, concluir pela ausência de dominância, na determinação desse caráter, diante da possibilidade de cancelamento entre os efeitos positivos e negativos da dominância. A epistasia aditiva x aditiva não foi significativa no cômputo geral; contudo, para o cruzamento 1 x 2 (Pirame x Catete), a heterose, como no caso da produção, depende de combinações epistáticas favoráveis. Para os outros cruzamentos, o efeito da epistasia intervarietal aditiva x aditiva foi reduzir o valor da geração F_1 quanto a esse caráter. Deve ser ressaltado, entretanto, que o efeito médio da epistasia para a determinação do número de espigas por planta, no conjunto das populações estudadas, não foi significativo. Isto está de pleno acordo com a literatura, no que diz respeito a cruzamentos intervarietais.

Para número de fileiras de grãos por espiga, o efeito de variedades (v_k) foi também altamente significativo, evidenciando as grandes diferenças entre as variedades quanto a esse caráter. A heterose, porém, não foi significativa. Aplicam-se, assim, para esse caráter, quanto à presença de dominância, os mesmos comentários feitos para número de espigas por planta. O efeito médio da epistasia intervarietal aditiva x aditiva na determinação desse caráter não foi significativo. Os desvios do modelo são, porém, estatisticamente significativos. Contudo, a fração residual é de apenas 0,9% no modelo com epistasia e de 1,3% no modelo sem epistasia, sendo, portanto, praticamente sem importância biológica. Assim, admite-se que um modelo apenas com ação gênica aditiva e dominância é adequado para previ-

visões quanto a esse caráter, apesar de os desvios do modelo terem sido estatisticamente significativos.

Para número médio de grãos por planta, o efeito de variedade (v_k) foi também altamente significativo, evidenciando as diferenças entre as variedades quanto a esse caráter. A heterose, da mesma forma que para número de espigas por planta e número de fileiras grãos por espiga, não foi significativa. Deste modo, não se pode chegar a uma conclusão de maior valor quanto à importância da dominância na determinação desse caráter. É interessante notar que, apesar de a epistasia não ser significativa, a heterose, em todos os cruzamentos, está na dependência de combinações epistáticas favoráveis. Assim é que a heterose devida à dominância é negativa em todos os cruzamentos. Os desvios do modelo, como a epistasia intervarietal aditiva x aditiva, não foram significativos. Isso indica a utilização de um modelo com apenas ação gênica aditiva e dominância no estudo desse caráter.

Para peso médio de 50 grãos, da mesma forma que para produção, os valores do efeito de variedades (v_k) e heterose ($h_{kk'}$) foram altamente significativos. Isso indica diferença de frequências gênicas entre as variedades e dominância na determinação desse caráter. Os desvios do modelo, bem como a epistasia intervarietal aditiva x aditiva, não foram significativos, indicando o uso de um modelo sem epistasia para o estudo desse caráter, como no caso da produção.

Para número médio de dias para o florescimento, como acontece com produção e com peso médio de 50 grãos, os valores do efeito de variedades (v_k) e heterose ($h_{kk'}$) são altamente significativos, aplicando-se os mesmos comentários. Se bem que o valor da heterose mostre que os híbridos obtidos foram significativamente mais precoces que as variedades, não é possível concluir que haja uma dominância dos genes para precocidade. Assim, os valores dos parâmetros permitem observar que nos cruzamentos 1x2 (Pirame x Catete) e 2 x 3 (Catete x Lenha) a maior precocidade dos híbridos teve como causa as combinações epistáticas favoráveis. Contudo, os efeitos médios da epistasia intervarietal aditiva x aditiva não foram significativos. Como no caso do número de fileiras de grãos por espiga, os desvios do modelo foram estatisticamente significativos. A fração residual é, entretanto, de apenas 8,2% para os dois modelos. CASTRO *et alii* (5) encontraram resultados semelhantes, apenas com uma fração residual menor. Sem dúvida, a significância dos desvios do modelo indica a presença de tipos de epistasia mais complexos que o considerado e/ou efeito de ligações gênicas. Provavelmente, para uma análise completa dos tipos de ação gênica envolvidos na determinação do caráter em estudo, será possível indicar um modelo mais complexo. Entretanto, do ponto de vista prático, para previsões, em vista dos altos coeficientes de correlação encontrados entre valores observados e esperados e diante da fração residual relativamente pequena, um modelo que leve em consideração apenas a ação gênica aditiva e a dominância poderá também ser utilizado para esse caráter.

Em resumo, é possível afirmar que os resultados desse experimento concordam plenamente com os encontrados na literatura sobre cruzamentos intervarietais. Assim é que não foi encontrada evidência de maior importância da epistasia na determinação dos caracteres: produção de grãos, número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga, número de grãos por planta, peso médio de 50 grãos e número médio de dias para o florescimento. Deste modo, no estudo desses caracteres podem ser usados modelos considerando apenas ação gênica aditiva e dominância. O valor de modelos desse tipo para previsão dos valores médios desses caracteres é demonstrado pela alta correlação entre valores observados e esperados encontrada neste trabalho e na literatura.

Os baixos valores de $h_{kk'}$ e $a_{akk'}$ encontrados para número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga e número médio de grãos não indicam, necessariamente, falta de variação genética, uma vez que os efeitos genéticos estimados podem ser positivos ou negativos, cancelando-se mutuamente. Contudo, os altos valores de $h_{kk'}$ encontrados para produção, peso médio de 50 grãos e número médio de dias para o florescimento indicam claramente as diferenças de frequências gênicas entre as variedades para esses caracteres. Indicam também dominância, visto que a epistasia intervarietal aditiva x aditiva não foi de maior importância.

Finalmente, deve-se salientar que os dados obtidos neste experimento devem ser encarados com as restrições inerentes a experimentos deste tipo, conduzidos em um só local, durante um só ano. Não se pode, assim, detectar as interações genótipo x locais e genótipo x anos. Contudo, essas interações são mais acentuadas para linhagens do que para variedades. Como foram utilizadas, neste estudo, populações

de base genética bem ampla, acredita-se que essas interações sejam menores e que se possam tomar os valores deste experimento como representativos dos valores reais.

5. RESUMO

Foram estudadas gerações paternas, F_1 e F_2 , e retrocruzamentos envolvendo três variedades de milho de origens geográficas diferentes e com caracteres bem contrastantes. Analisou-se a importância da epistasia intervarietal na determinação dos valores médios de produção de grãos, número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga, número de grãos por planta, peso médio de 50 grãos e número de dias para o florescimento. Utilizou-se, na análise desses caracteres, o modelo proposto por EBERHART e GARDNER, modificado por GARDNER e PATERNIANI. Os valores encontrados permitiram concluir pela ausência de importância da epistasia intervarietal na determinação dos valores médios de todos os caracteres estudados. É sugerida, assim, a utilização de um modelo mais simples, considerando apenas a ação gênica aditiva e a dominância no estudo dos cruzamentos intervarietais.

Foram obtidos valores elevados para o efeito de variedades (v_k) e heterose ($h_{kk'}$) com relação a produção de grãos, peso médio de 50 grãos e número de dias para o florescimento. Concluiu-se, assim, que há grande diversidade genética entre as variedades estudadas (grandes diferenças de frequências gênicas), bem como dominância na determinação desses caracteres. Para número de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga e número de grãos por planta, os baixos valores de heterose ($h_{kk'}$) não permitiram qualquer conclusão a respeito da importância da dominância na determinação desses caracteres.

Os altos coeficientes de correlação entre valores observados e esperados, aliados às frações residuais diminutas, para todos os caracteres, permitiram concluir que os modelos utilizados têm valor para previsão.

Aconselhou-se, assim, maior utilização das médias dos cruzamentos intervarietais e de suas gerações avançadas para estimativas dos efeitos gênicos médios.

6. SUMMARY

The importance of intervarietal additive by additive epistatic effects in determining the mean values for grain yield, number of ears per plant, number of kernel rows per ear, number of kernels per plant, average weight of 50 kernels and number of days to silking was evaluated in experiments with three varieties of corn (*Zea mays* L.) of widely separated geographic origins. Piramex, Catete and Lenha, the varieties studied, show great phenotypic differences in these characteristics. The three parent populations, three, F_1 's, three F_2 's and six backcrosses ($F_1 \times$ variety) were used, giving a total of 15 populations.

The data were analyzed according to the Eberhart and Gardner model with modifications proposed by Gardner and Paterniani. The estimates of the genetic effects suggested that inter-variety epistatic effects are unimportant in determining the mean values of the characters under study. The authors suggest that a simpler model, taking into account only additive and dominance effects be used in the study of intervarietal crosses.

The estimates of variety effects (v_k) and heterosis ($h_{kk'}$) were high for grain yield, average weight of 50 kernels and number of days to silking. This reflected the great differences in gene frequencies among the varieties, as well as dominance for these characters. For number of ears per plant, number of kernel rows per ear and number of kernels per plant, the low value of heterosis did not permit any conclusion about the importance of dominance effects in the determination of the mean values. A high correlation was found between observed and expected values for both models, with and without epistasis, indicating the possible value of the models for predictions.

7. LITERATURA CITADA

1. ANDERSON, V.L. & KEMPTHORNE, O. A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics*, 39:883-898. 1954.

2. BARTLET, M.S. The use of transformations. *Biometrics*, 3:39-52. 1947.
3. BEAL, W.J. Report of the professor of Botany and Horticulture. *Rept Mich Bd Agr.*, p. 41-59. 1877.
4. BRIEGER, F.G., GURGEL, J.T.A., PATERNIANI, E., BLUMENSCHIEIN, A., & ALLEONI, M.R. *Races of maize in Brasil and Other Eastern South America Countries*. Washington, D.C., National Academy of Sciences - National Research Council, 1958. 242 p. Publication 593.
5. CASTRO, G.M., GARDNER, C.O., & LONNQUIST, J.H. Cumulative gene effects and the nature of heterosis in maize crosses involving genetically diverse races. *Crop Science*, 8:97-101. 1968.
6. EBERHART, S.A., MOLL, R.H., ROBINSON, H.F., & COCHERHAM, C.C. Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize. *Crop Science*, 6:275-280. 1966.
7. EBERHART, S.A. & GARDNER, C.O. The general model for genetic effects. *Biometrics*, 22:864-881. 1966.
8. GARDNER, C.O. Teoria de Genética Estatística Aplicável a las médias de variedades, sus cruces e poblaciones afines. *Fitotecnia Latinoamericana* 2:11-22. 1965.
9. GARDNER, C.O. & LONNQUIST, J.H. Statistical genetic theory and procedures useful in studying varieties and intervarietal crosses in maize. In: *Heterosis in intervarietal crosses of maize*, Mexico, CIMMYT, 1966. p. 7-34.
10. GARDNER, C.O. & EBERHART, S.A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22:439-452. 1966.
11. GARDNER, C.O. & PATERNIANI, E. genetic model used to evaluate the breeding potential of open pollinated varieties of corn. *Ciência e Cultura*, 19:95-101. 1967.
12. GRAYBILL, F.A. *An Introduction to Linear Statistical Models* Vol. 1 New York, MacGraw-Hill Book Company, Inc., 1961. 463 p.
13. JONES, D.F. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. *Connecticut Agr. Expt. Sta. Bull.* 207:5-100. 1968.
14. KEMPTHORNE, O. *Design and analysis of experiments* New York, John Wiley and Sons, Inc., 1953. 631 p.
15. MATHER, K. *Biometrical Genetics* New York, Dover Publications, 1949. 162 p.
16. MIRANDA FILHO, J.B. & RISSI, R. Interação de efeitos genéticos com anos em um cruzamento dialéctico intervarietal em milho. *Relatório Científico*, Instituto de Genética, Piracicaba, n.º 9:102-114. 1975.
17. PATERNIANI, E. *Cruzamentos inter-raciais de milho* Piracicaba, Escola Superior de Agricultura «Luiz de Queiroz», 1961. 46 p. (Tese para obtenção do título de Livre Docente).
18. PIMENTEL GOMES, F. *Curso de Estatística Experimental* 3.ª ed. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura «Luiz de Queiroz», Universidade de São Paulo, 1966. 404 p.
19. PIMENTEL GOMES, F. The solution of normal equations of experimental design models. *Ciência e Cultura*, 19:567-573. 1967.
20. RICHEY, F.D. The experimental basis for the present status of corn breeding. *J. Am. Soc. Agron.*, 14:1-17. 1922.

21. ROBINSON, H.F. & MOLL, R.H. Procedimientos útiles para mejorar el comportamiento de cruces intervarietales. *Fitotecnia Latinoamericana*, 2:39-56. 1965.
22. SNEDECOR, G.W. *Statistical Methods*. 5nd. ed. Ames, Iowa, the Iowa State College Press, 1956. 534 p.
23. SPRAGUE, G.F. Corn breeding. In: Sprague, G.F. *Corn and corn improvement* New York, Academic Press, 1955. pp. 221-292.
24. SPRAGUE, G.F., RUSSEL, W.A., PENNY, L.H., HORNER, T.W. & HANSON, W.D. Effect of epistasis on grain yield in maize. *Crop Science*, 2:205-208. 1962.