

ESTIMATIVAS DE CONSTANTES GENÉTICAS PARA PRODUÇÃO DE GRÃOS PELA ANÁLISE DAS MÉDIAS EM UM CRUZAMENTO DIALÉLICO ENTRE OITO VARIEDADES DE MILHO^{1/}

Luiz Roberto Martins Pinto ^{2/}
José Carlos Silva ^{3/}
Martinho de Almeida e Silva ^{4/}
Carlos Sigueyuki Sediyama ^{2/}

1. INTRODUÇÃO

Muitos pesquisadores têm envidado esforços para conhecer a natureza da ação dos genes envolvidos na herança dos caracteres de interesse e, daí, fazer a elaboração e avaliação de planos de melhoramento (1, 2, 6, 7, 13, 15, 18, 19, 20, 24).

Procura-se, assim, conhecer quanto da variância genética presente em uma variedade, ou nas progêneres de um cruzamento de duas variedades, é devido aos efeitos gênicos aditivos e não aditivos, uma vez que o melhoramento de uma população, por seleção, depende da variação genética aditiva presente nela. Por outro lado, a heterose exibida pelo cruzamento de duas variedades depende não só da porção aditiva de sua variância genética, mas também da porção não aditiva.

^{1/} Parte da tese apresentada, pelo primeiro autor, à Universidade Federal de Viçosa, para obtenção do grau de «Doctor Scientiae».

Recebido para publicação em 6-12-1984.

^{2/} Departamento de Fitotecnia da U.F.V. 36570 Viçosa, MG.

^{3/} Departamento de Biologia Geral da U.F.V. 36570 Viçosa, MG.

^{4/} Departamento de Zootecnia da U.F.V. 36570 Viçosa, MG.

A utilização efetiva da variância genética aditiva existente em cada uma das populações, antes de usada em cruzamentos, dará como resultado um melhoramento não só de seu rendimento individual, como também do rendimento de seus cruzamentos. Isto é evidente no comportamento de cruzamentos dialélicos, em que as variedades de maiores rendimentos são, geralmente, os progenitores dos cruzamentos de mais alto rendimento (7).

Muitas das informações sobre a natureza da ação gênica envolvida na determinação de caracteres quantitativos em variedades e na heterose em seus cruzamentos provêm de parâmetros estimados como funções lineares de variâncias e covariâncias. A magnitude dos erros associados com tais estimativas é, freqüentemente, muito grande, e é comum obter erros-padrão da magnitude de 1/3 a 1/2 das próprias estimativas. Para obter dados confiáveis, são necessários experimentos muito amplos e registros de grande número de dados de plantas individuais e parcelas (7, 10).

As médias das populações, que também fornecem informações genéticas, podem ser estimadas com maior precisão que as das variâncias, e as populações requeridas são de fácil obtenção. A maior desvantagem do estudo genético com médias é o fato de as médias serem funções lineares de efeitos genéticos. Se estes forem positivos em uns e negativos em outros locos, pode haver cancelamento no seu efeito cumulativo sobre as médias. Mesmo assim, as pesquisas com médias de caracteres quantitativos têm-se mostrado úteis, tanto do ponto de vista teórico como aplicado. Quando se analisam as médias de um conjunto de populações (raças, variedades), de seus cruzamentos F₁ (cruzamentos dialélicos) e de populações afins, é possível, por exemplo, estimar a importância dos efeitos epistáticos na expressão das médias. As médias possibilitam ainda analisar a variabilidade genética existente entre populações com a separação da contribuição dos locos homozigotos. Ou, ainda, estimar a magnitude e analisar a variação nas respostas heterotípicas de cruzamentos intervarietais (26).

Segundo GARDNER (7), GARDNER e EBERHART (8) e GARDNER e LONNQUIST (9), vários têm sido os modelos genéticos propostos para caracterizar as médias das variedades, de seus cruzamentos e gerações avançadas. O modelo genético proposto por GARDNER e EBERHART (8) e EBERHART e GARDNER (5) é específico para cruzamentos dialélicos entre variedades em equilíbrio de Hardy-Weinberg. Uma das vantagens desse modelo é a sua flexibilidade. Tendo, por exemplo, um número básico de variedades e seus cruzamentos, qualquer número e tipo de populações delas derivadas (retrocruzamentos, gerações F₂ etc.), pode ser incluído nas análises, sem complicações (26). Se o modelo testado for adequado, o rendimento de populações relacionadas pode ser prevido, mesmo o de populações não incluídas no experimento. Em alguns casos, a variância da média previda pode ser menor que a variância observada (5).

O presente trabalho teve como objetivo obter informações relativas à ação genética aditiva, dominante e epistática aditiva x aditiva, no que se refere à produção de grãos, analisando a importância relativa de cada um desses tipos de ação genética no rendimento de cada uma das populações estudadas e de seus cruzamentos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Foram escolhidas 8 populações de milho com grande diversidade genética, descritas sucintamente por PINTO (16). Neste estudo, essas populações serão denominadas variedades e no decorrer da apresentação do trabalho serão utilizados os números de ordem seguintes: 1) 'Tuxpeño La Posta'; 2) 'Centralmex'; 3) 'Cate-to' (MG II); 4) 'Pérola Piracicaba'; 5) 'Dente Paulista'; 6) 'Eto Blanco'; 7) 'Composto Cubano' e 8) 'Antigua Grupo 2'.

O experimento constou de 100 tratamentos, assim distribuídos: 8 populações originais (y_k), estas 8 populações autofecundadas (y_k^S), 28 híbridos F_1 's ($y_{kk'}$), 28 F_2 's obtidos por autofecundação dos híbridos F_1 's ($y_{kk'}^S$) e 28 F_2 's obtidos por acasalamentos ao acaso dentro dos F_1 's ($y_{kk'}^R$).

Os tratamentos foram plantados em Viçosa-MG, em «lattice» simples duplicado, 10 x 10, com duas repetições do delineamento básico, dando um total de 4 repetições. Cada parcela foi constituída por uma fileira com área útil de 10,50 m², sendo de 1,0 m o espaçamento entre fileiras e de 0,5 m o espaçamento entre covas, dando 21 covas/fileira. Foram semeadas três sementes/cova, desbastando-se, após 40-45 dias de emergência, para duas plantas/cova, o que deu um total de 42 plantas/fileira. A adubação, uniforme, foi efetuada na proporção de 40 kg de N/ha, 40 kg de P₂O₅/ha e 30 kg de K₂O/ha. O adubo nitrogenado foi aplicado parceladamente: um terço no sulco de plantio e o restante em cobertura, após o desbaste.

O peso de grãos, tomado em quilogramas por parcela, foi corrigido, primeiramente para a umidade padrão de 15,5% e, posteriormente, para o «stand» de 42 plantas/parcela, utilizando-se a fórmula de ZUBER (27).

Na análise dos dados foi utilizado o modelo inicialmente proposto por GARDNER e EBERHART (8) (análise I), com as modificações introduzidas por EBERHART e GARDNER (5), para incluir os efeitos da epistasia aditiva x aditiva e os alelos múltiplos. Esse modelo é amplamente discutido por SILVA (20), PINTO (16) e VENCOVSKY (24, 25, 26), entre outros.

Os valores esperados das médias dos tratamentos utilizados podem ser expressos do seguinte modo:

1) Média da variedade k:

$$y_k = u + a_k + d_k$$

2) Média da variedade k autofecundada:

$$y_k^S = u + a_k + 1/2 d_k$$

3) Média do F_1 entre a variedade k e a variedade k':

$$y_{kk'} = u + 1/2 (a_k + d_k) + 1/2 (a_{k'} + d_{k'}) + h_{kk'} + aa_{kk'}$$

4) Média da geração F_2 ($F_1 \times F_1$):

$$y_{kk'}^R = u + 1/2 (a_k + d_k) + 1/2 (a_{k'} + d_{k'}) + 1/2 h_{kk'} + aa_{kk'}$$

5) Média da geração F_2 (F_1 autofecundado):

$$y_{kk'}^S = u + 1/2 (a_k + a_{k'}) + 1/4 (d_k + d_{k'}) + 1/2 h_{kk'} + aa_{kk'}$$

em que

s = corresponde a uma geração de autofecundação

r = corresponde a uma geração de acasalamento ao acaso

u = representa a média estimada das linhagens homozigotas obtidas ao acaso em todas as variedades

a_k e $a_{k'}$ = representam a contribuição dos locos homozigotos para as variedades k e k'. Se as epistasias intravarietais existirem, representam a soma dos efeitos aditivos e epistáticos nestas variedades.

d_k e $d_{k'}$ = representam a contribuição dos locos heterozigotos para as variedades k e k' .

$h_{kk'}$ = representa o parâmetro de heterose, que depende da diferença de freqüências gênicas entre as variedades k e k' e da dominância. Assim, $h_{kk'}$ é expresso quando as variedades k e k' são cruzadas.

$a_{akk'}$ = representa a epistasia aditiva x aditiva intervarietal, que é uma consequência das diferenças gênicas entre as variedades k e k' , quando há interação entre genes não alélicos.

Como foram utilizadas mais de 3 variedades para formar o conjunto de populações, o parâmetro $h_{kk'}$ pode ser decomposto, para dar informações adicionais, do seguinte modo (7, 8, 12):

$$h_{kk'} = \bar{h} + h_k + h_{k'} + s_{kk'}$$

em que

\bar{h} = heterose média do conjunto de variedades utilizadas nos cruzamentos.

h_k = contribuição da variedade k à heterose média, medida como desvio da heterose média ($\sum_k h_k = 0$).

$s_{kk'}$ = heterose específica, que ocorre quando a variedade k é cruzada com a variedade k' ($\sum_k s_{kk'} = \sum_k s_{k'k} = O$).

Com as 8 variedades e as 92 populações anteriormente mencionadas, os parâmetros, definidos em termos genéticos, foram estimados pelo método dos quadrados mínimos (uma vez que o número de equações excede o número de parâmetros) (4, 11). As constantes heteróticas foram subdivididas posteriormente, como indicado, para fornecer informações adicionais acerca das variedades envolvidas.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As médias observadas de peso de grãos, para os diversos tratamentos, ajustadas pela análise do «lattice», encontram-se no Quadro 1. As médias estimadas dos tratamentos, segundo o modelo que inclui os efeitos aditivos e de dominância, também se acham nesse Quadro, para melhor comparação entre os valores observados e estimados.

A análise de variância, conforme o Quadro 2, com base na significância do teste F, mostra que havia diferenças genotípicas entre os tratamentos. No desdobramento da soma de quadrados para tratamentos a epistasia aditiva x aditiva não se mostrou significativa; as epistasias de maior ordem também não foram importantes na expressão das médias dos tratamentos, uma vez que não foi significativo o desvio do modelo. Não obstante, a epistasia poderia estar presente no material em estudo, mas, nesse caso, seria tal, que seus efeitos opostos se cancelariam mutuamente em sua ação sobre as médias, sendo impossível de ser detectada com o uso de médias de tratamentos, como no presente trabalho.

Os resultados da não-significância do efeito da epistasia intervarietal foram consistentes com os obtidos por outros pesquisadores (2, 13, 17, 20), que utilizaram o método descrito por EBERHART e GARDNER e observaram que, colocando a epistasia aditiva x aditiva no modelo, adicionava-se muito pouco à precisão das estimativas das médias das variedades de polinização aberta utilizadas como pais. Segundo GARDNER e PATERNIANI (10), a epistasia pode vir a ser fator de importância se forem intercruzadas variedades de origens bem diversas. CASTRO, GARDNER e LONNQUIST (2) e SILVA (20), no entanto, trabalhando com germoplasmas de origens diversas, observaram que nem mesmo nesse caso a epis-

QUADRO 1 - Médias ajustadas pela análise de "lattice", para os 100 tratamentos (8 variedades, 8 variedades autofecundadas (S_1), 28 híbridos F_1 , 28 F_2^r (acasalamentos ao acaso dentro dos F_1) e 28 F_2^s (autofecundações dos F_1)), para o caráter peso de grãos, e médias estimadas a partir do modelo, incluindo os efeitos aditivos, deviados à dominância e heterose

Tratamentos	Média observada	Média estimada
. Variedades		
Tuxpeño	5,069	5,489
Centralmex	6,106	6,011
Cateto	3,160	3,418
Pérola Piracicaba	5,160	5,152
Dente Paulista	3,552	3,742
Eto Blanco	5,387	5,413
Composto Cubano	4,801	4,733
Antigua Grupo 2	3,428	3,422
. Variedades autofecundadas (S_1)		
Tuxpeño	3,371	2,763
Centralmex	2,965	3,051
Cateto	1,030	1,096
Pérola Piracicaba	2,573	2,545
Dente Paulista	1,351	1,075
Eto Blanco	2,059	2,139
Composto Cubano	1,905	1,967
Antigua Grupo 2	1,490	1,822
. Híbridos F_1		
Tuxpeño x Centralmex	6,986	7,036
Tuxpeño x Cateto	5,670	5,585
Tuxpeño x Pérola	6,772	6,714
Tuxpeño x Dente	5,994	6,047
Tuxpeño x Eto	7,357	7,215
Tuxpeño x C. Cubano	6,359	6,229
Tuxpeño x Antigua	5,116	5,054
Centralmex x Cateto	4,988	5,230
Centralmex x Pérola	6,239	6,029
Centralmex x Dente	5,613	5,479
Centralmex x Eto	6,761	6,857
Centralmex x C. Cubano	5,335	5,284
Centralmex x Antigua	5,441	5,431
Cateto x Pérola	4,859	4,823
Cateto x Dente	3,882	3,872
Cateto x Eto	4,965	5,213
Cateto x C. Cubano	4,559	4,696
Cateto x Antigua	4,231	4,383
Pérola x Dente	5,553	5,629
Pérola x Eto	5,741	5,751

(Continua).

(Continuação).

QUADRO 1

Tratamentos	Média observada	Média estimada
Pérola x C. Cubano	4,657	4,682
Pérola x Antigua	5,653	5,756
Dente x Eto	6,216	6,195
Dente x C. Cubano	5,010	4,897
Dente x Antigua	4,851	4,809
Eto x C. Cubano	6,070	5,885
Eto x Antigua	4,742	4,949
C. Cubano x Antigua	4,721	5,026
 · F_2^r ($F_1 \times F_1$)		
Tuxpeño x Centralmex	6,606	6,393
Tuxpeño x Cateto	4,823	5,019
Tuxpeño x Pérola	6,052	6,017
Tuxpeño x Dente	5,708	5,331
Tuxpeño x Eto	6,423	6,333
Tuxpeño x C. Cubano	5,503	5,670
Tuxpeño x Antigua	4,869	4,755
Centralmex x Cateto	5,140	4,972
Centralmex x Pérola	5,482	5,805
Centralmex x Dente	4,874	5,178
Centralmex x Eto	6,288	6,284
Centralmex x C. Cubano	5,280	5,328
Centralmex x Antigua	5,156	5,074
Cateto x Pérola	4,775	4,554
Cateto x Dente	3,755	3,726
Cateto x Eto	5,119	4,814
Cateto x C. Cubano	4,683	4,385
Cateto x Antigua	4,238	3,901
Pérola x Dente	5,252	5,038
Pérola x Eto	5,490	5,517
Pérola x C. Cubano	4,696	4,812
Pérola x Antigua	4,390	5,021
Dente x Eto	5,270	5,387
Dente x C. Cubano	4,554	4,567
Dente x Antigua	4,219	4,196
Eto x C. Cubano	5,347	5,479
Eto x Antigua	4,827	4,684
C. Cubano x Antigua	4,583	4,552
 · F_2^s (F_1 autofecundado)		
Tuxpeño x Centralmex	3,437	3,550
Tuxpeño x Cateto	2,522	2,495
Tuxpeño x Pérola	3,201	3,351
Tuxpeño x Dente	2,364	2,635
Tuxpeño x Eto	2,959	3,333
Tuxpeño x C. Cubano	2,833	2,924
Tuxpeño x Antigua	2,353	2,591
Centralmex x Cateto	2,648	2,531
Centralmex x Pérola	2,925	3,022

(Continua.).

(Continuação)

QUADRO 1

Tratamentos	Média observada	Média estimada
Centralmex x Dente	2,401	2,366
Centralmex x Eto	3,355	3,167
Centralmex x C. Cubano	2,413	2,465
Centralmex x Antigua	2,692	2,794
Cateto x Pérola	1,796	2,090
Cateto x Dente	1,183	1,232
Cateto x Eto	2,207	2,016
Cateto x C. Cubano	1,818	1,842
Cateto x Antigua	1,907	1,940
Pérola x Dente	2,580	2,401
Pérola x Eto	2,624	2,575
Pérola x C. Cubano	2,292	2,126
Pérola x Antigua	3,216	2,918
Dente x Eto	2,492	2,416
Dente x C. Cubano	1,640	1,851
Dente x Antigua	1,955	2,062
Eto x C. Cubano	2,223	2,459
Eto x Antigua	2,518	2,246
C. Cubano x Antigua	2,947	2,369

tasia parece ser relevante. A epistasia pode tornar-se importante nos cruzamentos de linhagens endogâmicas (6, 14, 22, 23).

A contribuição dos locos em homozigose (efeitos aditivos) das diversas variedades, medida por a_k , foi significativamente diferente de zero, indicando diferenças na capacidade geral de combinação dessas variedades. Pelo Quadro 2, observa-se que os efeitos aditivos explicaram 16,1% da variação das médias dos tratamentos.

Se uma variedade apresentar freqüências gênicas iguais a 1/2 em todos os locos, seu parâmetro a_k será nulo. Da mesma forma, uma variedade com menor freqüência de genes favoráveis terá a_k com valor negativo; valor positivo de a_k ocorrerá se a variedade tiver maior freqüência de genes favoráveis (26). Sendo assim, pode-se observar, no Quadro 3, que as variedades 'Tuxpeño La Posta' ($\hat{a}_1 = 0,595$), 'Centralmex' ($\hat{a}_2 = 0,649$), 'Pérola Piracicaba' ($\hat{a}_4 = 0,497$) e 'Antigua Grupo 2' ($\hat{a}_8 = 0,778$) apresentaram efeitos aditivos que contribuíram para o aumento das suas médias. Sobressaiu a variedade 'Antigua Grupo 2', seguida das variedades 'Centralmex', 'Tuxpeño La Posta' e 'Pérola Piracicaba'. Quanto às variedades cujos locos em homozigose contribuíram para a redução da média, a de maior participação foi a 'Dente Paulista' ($\hat{a}_5 = -1,033$), seguida da 'Cateto' ($\hat{a}_3 = -6,668$), da 'Eto Blanco' ($\hat{a}_6 = -0,578$) e da 'Composto Cubano' ($\hat{a}_7 = -0,240$).

Os locos em heterozigose (desvios devidos à dominância) foram mais importantes que os locos em homozigose na explicação da variação entre as médias dos tratamentos, o que pode ser verificado pela magnitude das estimativas de \hat{a}_k e \hat{d}_k (Quadro 3), bem como pelas magnitudes das somas de quadrados respectivas e pelas percentagens da variação das médias que cada um explica (Quadro 2). As elevadas estimativas dos efeitos devidos à dominância indicam, indiretamente, a ocorrência de heterogeneidade genética nas populações, visto que, se uma variedade tiver muitos genes fixados (pouca heterogeneidade), o respectivo parâmetro \hat{d}_k será muito próximo de zero.

Com uma geração de autofecundação o rendimento médio da variedade será

QUADRO 2 - Análise de variância de peso de grãos, coeficiente de variação, eficiência do "lattice", coeficiente de determinação — R^2 (modelos com e sem epistasia) e porcentagem da variação entre as médias, devida ao desvio e a cada um dos efeitos indicados no modelo genético (após a SQ)

Fonte de Variância	G.I.	S.Q.	Q.M.	F
Repetições	3	54,8967	18,2989	
Tratamentos	99	981,8840	9,9180	31,17**
Efeitos aditivos (a_k)	7	158,2680 (16,1%)	22,6097	71,06**
Efeitos de dominância (d_{kk})	8	736,6840 (77,1%)	94,5855	297,25**
Efeitos de heterose	28	52,3880 (5,3%)	1,8710	5,88**
Heterose média (\bar{h}_1)	1	26,2400 (2,7%)	26,2450	82,46**
Heterose varietal (h_k)	7	6,1600 (0,6%)	0,8800	2,77**
Heterose específica ($s_{kk'}$)	20	19,9880 (2,0%)	0,9994	3,14**
Epistasia ad x ad ($aa_{kk'}$)	28	6,4680 (0,7%)	0,2310	0,73
Desvio do modelo	28	8,0800 (0,8%)	0,2886	0,91
Blocos/repetições	36	32,9580	0,9155	
Componente A	18	15,1272	0,8404	
Componente B	18	17,4726	0,907	
Resíduo (erro efetivo)	261	83,0502	0,3182	
TOTAL	399			

Coeficiente de variação = 13,40%.

Eficiência do "lattice" = 114,20%.

** Significativo a 1% de probabilidade.

R^2 do modelo sem epistasia = 98,52%.
 R^2 do modelo com epistasia = 99,18%.

reduzido em $1/2 \hat{d}_k$, e, quanto maiores forem as constantes dos efeitos de dominância para uma variedade, maior será a segregação nos locos em que os alelos mais favoráveis tendem a ser dominantes sobre os menos favoráveis (10). Assim, pode-se inferir que a variedade 'Antigua Grupo 2' ($\hat{d}_g = 3,201$) será a que menos sofrerá com a endogamia, apresentando a menor redução da média, quando comparadas as depressões estimadas, obtidas pela diferença entre as médias estimadas das variedades (y_k) e as médias estimadas das variedades autofecundadas (y_k^S) (Quadro 4). Essa variedade apresentou também a menor quantidade de genes favoráveis em segregação e, portanto, menor variabilidade genética favorável para fins de melhoramento. A variedade 'Eto Blanco' ($\hat{d}_6 = 6,549$) apresentou o maior valor para efeito de dominância, sendo, desse modo, aquela com maior quantidade de genes favoráveis em heterozigose; foi a que mais sofreu com a endogamia em valores absolutos, o que pode ser observado nos Quadros 1 e 4: tanto as médias observadas quanto as médias estimadas da variedade autofecundada (S_1) foram reduzidas em 3,3 kg/parcela, aproximadamente. Não obstante, quando se considera o Quadro 4, pode-se observar que essa variedade não apresentou a maior redução percentual, por ser muito produtiva.

No Quadro 3 pode-se ter uma idéia mais geral da contribuição dos efeitos de dominância, considerando a relação \hat{a}_k/\hat{d}_k (constante para o efeito aditivo e de dominância para a variedade k). Quanto maior for essa relação, maior será a importância dos alelos em homozigose que contribuem favoravelmente para a produção, em comparação com os alelos em heterozigose.

Nota-se, ainda, no Quadro 3, que as variedades 'Tuxpeño La Posta', 'Pérola Piracicaba', 'Dente Paulista' e 'Composto Cubano' apresentaram constantes, para efeitos de dominância, muito semelhantes, em torno de 5,3, ao passo que as variedades 'Centralmex' e 'Eto Blanco' apresentaram-se também semelhantes entre si, com valores próximos a 6,2. As variedades 'Cateto' e 'Antigua Grupo 2' apresentaram os menores valores de \hat{d}_k (4,644 e 3,201, respectivamente).

Quando se introduziram os efeitos de dominância no modelo, a estimativa da média das linhagens obtidas ao acaso de todas as variedades (u) apresentou valor negativo (-0,558) (Quadro 3). Isso pode ser explicado pela grande importância dos efeitos da dominância (que explica 77,1% da variação das médias dos tratamentos, conforme o Quadro 2), talvez como resultado de uma superestimação desses efeitos (em geral, o efeito da endogamia nos S_1 's foi muito grande). O modelo pressupõe que, continuando com a endogamia, a produção continuará caindo proporcionalmente, e isto, provavelmente, não é verdade. É possível, no entanto, que a endogamia inicial cause, proporcionalmente, maior depressão na média das variedades em processo endogâmico, resultando numa estimativa negativa da média ' u ' e da média da produção para algumas linhagens endogâmicas.

A depressão devida à endogamia na geração S_1 , conforme se vê no Quadro 4, foi, em média, igual a 56%, o que evidencia a importância da dominância no caráter estudado, sobretudo quando se observa que esse percentual médio corresponde às depressões observadas e estimadas. SILVA e PINTO (21) também encontraram elevada depressão devida à endogamia (55,4%), para produção de grãos, quando trabalharam com seis variedades de milho opaco-2 em gerações S_1 . Nota-se que a correlação entre as depressões observadas e estimadas foi de 0,67. Contudo, ao excluir as variedades 1 e 5, com valores mais destoantes entre os valores observados e estimados, essa correlação foi para 0,98.

Os efeitos de heterose, para produção de grãos, também se apresentaram significativamente diferentes de zero, sendo importantes na explicação das médias dos tratamentos: participaram com 5,3% da soma de quadrados de tratamentos e foram significativos, a 1% de probabilidade (Quadro 2). Baixos valores \hat{d}_{hk} e

QUADRO 3 - Estimativas das constantes genéticas, no modelo sem epistasia, para o caráter peso de grãos

	Constantes genéticas	Peso de grãos	Constantes genéticas	Peso de grãos	Constantes genéticas	Peso de grãos
u	-0,558	h_{27}	-0,087	s_{12}	0,201	
a ₁	0,595	h_{28}	0,715	s_{13}	0,008	
a ₂	0,649	h_{34}	0,538	s_{14}	0,206	
a ₃	-0,668	h_{35}	0,282	s_{15}	-0,052	
a ₄	0,497	h_{36}	0,797	s_{16}	0,260	
a ₅	-1,033	h_{37}	0,621	s_{17}	0,169	
a ₆	-0,578	h_{38}	0,963	s_{18}	-0,792	
a ₇	-0,240	h_{45}	1,182	s_{23}	0,075	
a ₈	0,778	h_{46}	0,469	s_{24}	-0,057	
d ₁	5,452	h_{47}	-0,260	s_{25}	-0,197	
d ₂	5,920	h_{48}	1,469	s_{26}	0,324	
d ₃	4,644	h_{56}	1,618	s_{27}	-0,354	
d ₄	5,213	h_{57}	0,660	s_{28}	0,008	
d ₅	5,353	h_{58}	1,227	s_{34}	-0,005	
d ₆	6,549	h_2	0,812	s_{35}	-0,547	
d ₇	5,531	h_{68}	0,532	s_{36}	-0,062	
d ₈	3,201	h_{78}	0,948	s_{37}	0,315	
h _{1,2}	1,286	h_4	0,855	s_{38}	0,216	
h _{1,3}	1,132	h_1	0,457	s_{45}	0,280	
h _{1,4}	1,394	h_2	-0,226	s_{46}	-0,454	
h _{1,5}	1,431	h_3	-0,187	s_{47}	-0,629	
h _{1,6}	1,764	h_4	-0,124	s_{48}	0,659	
h _{1,7}	1,119	h_5	0,172	s_{56}	0,399	
h _{1,8}	0,598	h_6	0,192	s_{57}	-0,005	
h _{2,3}	0,516	h_7	-0,362	s_{58}	0,122	
h _{2,4}	0,448	h_8	0,078	s_{67}	0,125	
h _{2,5}	0,605			s_{68}	-0,592	
h _{2,6}	1,144			s_{78}	0,379	

QUADRO 4 - Redução da produtividade, em kg/parcela e em percentagem, em cada variedade, após uma geração de autofecundação, para o caráter peso de grãos, e coeficiente de correlação entre a depressão observada e a estimada, envolvendo todas as 8 variedades e apenas as variedades 2, 3, 4, 6 e 7

Variedade	Depressão			
	Observada		Estimada	
	kg/parcela	%	kg/parcela	%
1) Tuxpeño La Posta	1,698	33%	2,726	50%
2) Centralmex	3,141	51%	2,960	49%
3) Cateto	2,130	67%	2,322	68%
4) Pérola Piracicaba	2,587	50%	2,607	51%
5) Dente Paulista	2,201	62%	2,667	71%
6) Eto Blanco	3,328	62%	3,274	60%
7) Composto Cubano	2,896	60%	2,766	58%
8) Antigua Grupo 2	1,938	57%	1,600	47%
Média	2,489	55,25%	2,093	56,75%

$$R_{O, E(1,2,3,4,5,6,7,8)} = 0,67$$

$$R_{O, E(2,3,4,6,7)} = 0,98$$

a_{kk} ' não indicam, necessariamente, falta de diversidade genética, uma vez que, se os efeitos de dominância não forem unidirecionais em grande parte dos locos, os efeitos dos diferentes locos podem compensar-se e, consequentemente, tornar nulos os valores de \hat{d}_k e \hat{h}_{kk} (3). Não obstante, valores altos para essas constantes (Quadro 3) indicam, conclusivamente, a ocorrência de variabilidade genética (10).

A significância dos efeitos heteróticos é, portanto, mais uma garantia da ocorrência de variação genética nas populações segregantes obtidas das variedades estudadas, uma vez que a heterose depende das diferenças nas freqüências gênicas entre duas variedades, da dominância e da interação de genes não-alelos. Quando a epistasia está presente no modelo, as estimativas das constantes de heterose dependem apenas da dominância e das diferenças entre as freqüências gênicas (10).

As constantes heteróticas, nos modelos com e sem epistasia, e a heterose observada estão relacionadas no Quadro 5. Nesse mesmo quadro encontram-se os valores percentuais das heteroses estimadas e observadas. As constantes epistáticas aditivas x aditivas são também relacionadas, para melhor entendimento das alterações que ocorrem nas constantes heteróticas e em seus percentuais quando a epistasia está presente ou ausente do modelo.

QUADRO 5 - Constantes heteróticas nos modelos com (C) e sem (S) epistasia e respectivas porcentagens, em relação à média dos países (acima da diagonal). A porcentagem de heterose observada e as constantes epistáticas aditiva x aditiva estão abaixo da diagonal

		Variiedades							
		1	2	3	4	5	6	7	8
1 C	-	1,134 (19,6%)	1,453 (32,8%)	1,678 (31,4%)	1,283 (27,6%)	2,357 (43,2%)	1,684 (32,8%)	0,828 (18,7%)	
S	-	1,286 (22,4%)	1,132 (25,4%)	1,394 (26,2%)	1,431 (31,0%)	1,704 (32,4%)	1,119 (21,9%)	0,598 (13,4%)	
2 C	25,0%	-	-0,506 (-10,9%)	1,306 (23,4%)	1,166 (23,9%)	0,752 (13,1%)	0,126 (2,3%)	0,700 (15,0%)	
S	0,077	-	0,516 (10,9%)	0,448 (-8,0%)	0,603 (12,4%)	1,144 (20,0%)	-0,087 (-1,6%)	0,715 (15,2%)	
3 C	37,8%	7,7%	-	0,634 (15,0%)	0,293 (8,3%)	-0,271 (-6,2%)	0,019 (0,4%)	0,235 (-7,1%)	
S	-0,211	0,832	-	0,538 (11,4%)	0,292 (8,2%)	0,797 (22,3%)	0,621 (15,2%)	0,963 (28,2%)	
4 C	32,4%	10,8%	16,8%	-	0,831 (18,6%)	0,422 (8,0%)	-0,543 (-6,9%)	1,008 (23,8%)	
S	-0,255	-0,650	-0,012	-	1,182 (26,6%)	0,469 (8,9%)	-0,260 (-5,3%)	1,469 (34,3%)	
5 C	39,1%	16,2	15,7%	27,0%	-	1,704 (37,3%)	1,137 (26,8%)	1,356 (38,3%)	
S	0,059	-0,438	0,050	0,242	-	1,618 (35,3%)	0,060 (15,6%)	1,277 (34,3%)	
6 C	40,7%	17,7%	16,2%	8,9%	39,1%	-	1,559 (50,5%)	-0,376 (-8,7%)	
S	-0,458	0,317	0,890	0,052	-0,057	-	0,812 (16,0%)	0,532 (12,0%)	
7 C	28,8%	-0,1%	14,5%	-0,1%	20,0%	19,2%	-	-0,326 (-9,1%)	
S	-0,460	-0,160	0,518	0,056	-0,373	-0,522	-	0,948 (21,5%)	
8 C	20,4%	14,1%	28,4%	31,6%	39,0%	7,6%	14,7%	-	
S	-0,142	0,078	0,679	0,407	-0,045	0,770	1,023	-	

Variiedades

As estimativas da heterose, em porcentagem, variaram de -5,3%, para o cruzamento 'Pérola Piracicaba' x 'Composto Cubano', a 35,3%, para o cruzamento 'Dente Paulista' x 'Eto Blanco', no modelo sem epistasia; no modelo com epistasia, variaram de -10,9%, para o cruzamento 'Centralmex' x 'Cateto', a 43,2%, para o cruzamento 'Tuxpeño La Posta' x 'Eto Blanco'. Embora não tenham sido significativos, os efeitos epistáticos ocasionaram alterações nas estimativas das porcentagens de heterose em alguns cruzamentos (sobretudo os que envolveram as variedades 'Cateto' e 'Antigua Grupo 2'), de modo que a correlação entre as porcentagens estimadas de heterose na presença e ausência de epistasia foi igual a 0,59. Observa-se que a epistasia foi favorável em alguns casos (aumentando a heterose) e desfavorável em outros. A correlação entre a porcentagem de heterose observada e a porcentagem estimada a partir do modelo sem epistasia foi igual a 0,92, ao passo que a correlação entre a porcentagem de heterose observada e a porcentagem estimada a partir do modelo com epistasia foi de 0,79, indicando, mais uma vez, que um modelo sem epistasia é adequado para estimar as constantes em consideração.

A partir da não-significância dos efeitos epistáticos aditivos x aditivos, e após as considerações anteriores, deduz-se que a heterose foi, no presente estudo, basicamente, uma expressão dos efeitos de dominância e da diferença nas freqüências gênicas entre as variedades.

No desdobramento da heterose (Quadros 2 e 3), todos os seus componentes (heterose média, heterose varietal e heterose específica) foram significativamente diferentes de zero, a 1% de probabilidade. A significância dos efeitos de heterose varietal e heterose específica indicam que a heterose não foi a mesma nos diversos cruzamentos (25).

A heterose média, calculada segundo SILVA (20), foi de 18,3% no modelo sem epistasia e de 16,7% no modelo com epistasia. Na ausência de efeitos epistáticos importantes a heterose média manifestada por um conjunto de cruzamentos F_1 é função linear da dominância e da diferença de freqüências gênicas entre as variedades, em cada loco. Desse modo, contribuirão mais para a heterose média os locos que apresentarem maior dominância e para os quais as variedades diferirem mais nas freqüências gênicas (26). A significância do efeito da heterose média indica, portanto, a ocorrência de variabilidade genética entre as variedades, quando se consideram todos os cruzamentos em conjunto.

O parâmetro h_k representa a heterose varietal, sendo a média da heterose de todos os cruzamentos de que a variedade k participa, e está relacionado, portanto, com sua capacidade geral de combinação. A significância do quadrado médio referente ao parâmetro h_k indica, portanto, que, na escolha das variedades, quanto à capacidade geral de combinação, deve-se basear no seu comportamento em cruzamentos. Caso o quadrado médio para h_k fosse não-significativo, as variedades poderiam ser selecionadas para capacidade geral de combinação com base no seu comportamento 'per se' (26).

A significância do parâmetro s_{kk} (heterose específica) sugere que cada cruzamento tem efeito heterótico. Contudo, parece que apenas para a variedade 'Antigua Grupo 2' o efeito heterótico específico é importante e, algumas vezes, promove redução do efeito heterótico h_{kk} (Quadro 3). Isso ocorre, provavelmente, pela importância da epistasia nessa variedade, como mencionado anteriormente. A maior constante de heterose específica foi observada no cruzamento 'Cateto' x 'Antigua Grupo 2' ($\hat{s}_{48} = 0,659$) e a menor no cruzamento 'Tuxpeño La Posta' x 'Antigua Grupo 2' ($\hat{s}_{18} = -0,792$).

4. RESUMO E CONCLUSÕES

Estudou-se a importância da ação gênica aditiva, dominante e epistática adi-

tiva x aditiva na determinação da produção de grãos em 8 variedades de milho e 92 populações delas derivadas (8 variedades autofecundadas, 28 híbridos F₁'s, 28 F₂'s obtidos por autofecundação nos F₁'s e 28 F₂'s obtidos por acasalamento ao acaso dentro dos F₁'s).

Utilizou-se o modelo proposto por GARDNER e EBERHART (8), análise I, a partir das médias ajustadas de um experimento em «lattice» simples duplicado, 10 x 10, com duas repetições do delineamento básico, num total de 4 repetições.

O efeito da heterose foi desdobrado em heterose média, varietal e heterose específica, segundo HAYMAN (12).

O desdobramento da soma de quadrados de tratamento mostrou significância dos efeitos aditivos, da dominância e da heterose, não tendo sido significativos os efeitos epistáticos aditivos x aditivos, nem os de maior ordem. Desse modo, pode-se utilizar um modelo que inclua apenas os efeitos aditivos e de dominância para explicar a variação entre médias de tratamentos, conclusão esta reforçada pelo fato de tal modelo ter explicado 98,5% da variação entre as médias dos tratamentos.

Considerando o desdobramento da heterose, a significância dos seus efeitos, a baixa porcentagem da variação entre as médias de tratamentos explicada pela soma de quadrados da heterose (5,3%) e o baixo valor das constantes heterotícas estimadas, pode-se concluir que a significância dos efeitos heterotícos ocorreu como consequência do elevado número de tratamentos e do elevado número de graus de liberdade do resíduo, tornando significativo algo que biologicamente não é muito relevante. Entre os efeitos da heterose, a heterose média foi a mais importante; a heterose varietal, que fornece informações sobre a capacidade geral de combinação da variedade, também foi significativa. A heterose específica não foi importante, uma vez que a maioria das variedades não apresentou efeito heterotíco relevante, à exceção da variedade 'Antigua Grupo 2', quando cruzada com as variedades 'Tuxpeño La Posta', 'Pérola Piracicaba' e 'Eto Blanco'.

Apesar da significância dos parâmetros heterotícos, como os valores estimados foram de pequena magnitude, conclui-se que as variedades usadas devem ser avaliadas não só pelo seu comportamento nos cruzamentos (como indicado por essa significância), mas também pelo seu comportamento 'per se'.

No presente trabalho as variedades 'Tuxpeño La Posta' e 'Eto Blanco' mostraram-se altamente produtivas e apresentaram alta heterose nos cruzamentos. As variedades 'Centralmex' e 'Pérola Piracicaba' são recomendadas sobretudo pela sua produtividade e como fonte de genes desejáveis, mas não apresentaram heterose elevada nos cruzamentos, como as duas primeiras.

5. SUMMARY

(ESTIMATES OF GENETIC CONSTANTS IN GRAIN YIELD BY THE ANALYSIS OF MEANS OF A DIALLEL CROSS AMONG EIGHT VARIETIES OF CORN (*Zea mays* L.))

The importance of additive gene action, dominance and additive x additive epistasis in grain yield for eight corn varieties and 92 other related populations (the eight varieties selfed, the 28 F₁ hybrids among them; 28 F₂'s obtained by selfing the F₁'s, and 28 F₂'s obtained by random mating within each F₁) was studied.

The analysis I of Gardner and Eberhart's model was used. The data consisted of 100 means from a 10 x 10 simple lattice experiment, with two replications of the basic design, giving a total of 4 replications.

The heterosis effect was partitioned into mean heterosis and varietal and specific heterosis, following Hayman's methodology.

The treatments sum of squares showed significance for the additive, dominance and heterosis effects, with no significance for the additive x additive or higher order epistasis effects. These results indicated the possibility of using a model including only additive and dominance effects. This conclusion was reinforced by the fact that such a model explained 98.5% of the variation among the means of the treatments.

Although the heterosis effect showed statistical significance, it explained only 5.3% of the variation among the means of the treatments, showing it to be of little biological importance. In the partition of the heterosis, the mean heterosis was the most important. The varietal heterosis, which is an indication of the general combining ability, was also significant. The specific heterosis was not important for most varieties, except for the 'Antigua Grupo 2' variety when crossed to 'Tuxpeño La Posta', 'Pérola Piracicaba' and 'Eto Blanco' varieties.

In spite of the significance of the heterosis, there were evidences showing that the varieties should be evaluated not only by their performance in the crosses, but also as to their performance «per se».

Among the varieties used, 'Tuxpeño La Posta' and 'Eto Blanco' were notable as evidenced by their yield and heterosis in crosses. The varieties 'Centralmex' and 'Pérola Piracicaba' were recommended for their yield ability and as a good source of genes, but they did not show great heterosis as did the first two.

6. LITERATURA CITADA

1. BARRIGA, P. & VENCOVSKY, R. Heterose da produção de grãos e de outros caracteres agronômicos em cruzamentos intervariaetais em milho (*Zea mays* L.). *Ciência e Cultura*, 25:880-885. 1973.
2. 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 Sci.*, 8:97-101. 1968.
3. CRESS, C.E. Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. *Genetics*, 53:269-274. 1966.
4. EBERHART, S.A. Least squares method for comparing progress among recurrent selection methods. *Crop Sci.*, 4:230-231. 1964.
5. EBERHART, S.A. & GARDNER, C.O. A general model for genetic effects. *Biometrics*, 22:864-881. 1966.
6. GARDNER, C.O. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: HANSON, W.E. & ROBINSON, H. F. *Statistical genetics and plant breeding*. Washington, D.C. National Academy of Sciences — National Research Council, 1963. p. 225-252. (Publication 982).
7. GARDNER, C.O. Teoria de genética estadística aplicable a las medias de variedades, sus cruces y poblaciones afines. *Fitotecnia Latinoamericana*, 2:11-22. 1965.
8. GARDNER, C.O. & EBERHART, S.A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22:439-452. 1966.

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*. México, CIMMYT, 1966. p. 7-34 (CIMMYT Research Bull. n.º 2).
10. GARDNER, C.O. & PATERNIANI, E. A genetic model used to evaluate the breeding potential of open-pollinated varieties of corn. *Ciência e Cultura*, 19: 95-101. 1967.
11. GRAYBILL, F.A. *Theory and application of the linear model*. Massachusetts, Dusbury Press, 1976. 704 p.
12. HAYMAN, B.I. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, 10: 235-244. 1954.
13. MOCHIZUKI, N. Theoretical approach for the choice of parents and their number to develop a highly productive synthetic variety in maize. *Japan J. Breeding*, 20:105-109. 1970.
14. PATERNIANI, E. *Estudos recentes sobre heterose*. São Paulo, Fundação Cargill, 1974. 36 p. (Boletim n.º 1).
15. PATERNIANI, E. & LONNQUIST, J.H. Heterosis in interracial crosses of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, 3:504-507. 1963.
16. PINTO, L.R.M. *Avaliação de oito variedades de milho em cruzamentos dialélicos, com análise das médias dos híbridos, suas gerações avançadas e autofecundações*. Viçosa, U.F.V. 1982. 83 p. (Tese de doutoramento).
17. ROBINSON, H.F. & COCKERHAM, C.C. Heterosis and inbreeding depression in populations involving two open-pollinated varieties of maize. *Crop Sci.*, 1: 68-71. 1961.
18. ROBINSON, H.F. & COCKERHAM, C.C. Estimación y significado de los parámetros genéticos. *Fitotecnia Latinoamericana*, 2:23-38. 1965.
19. ROBINSON, H.F. & MOLL, R.H. Procedimientos útiles para mejorar el comportamiento de cruces intervarietales. *Fitotecnia Latinoamericana*, 2:39-56. 1966.
20. SILVA, J.C. *Estimativas de parâmetros genéticos, com especial ênfase à epistasia, em cruzamentos intervariaais de milho*. Viçosa, U.F.V. 1969. 61 p. (Tese de mestrado).
21. SILVA, J.C. & PINTO, L.R.M. Depressão causada pela endogamia em seis variedades de milho (*Zea mays* L.) opaco-2. *Revista Ceres*, 29:164-175. 1982.
22. SPRAGUE, G.F.; RUSSEL, W.A.; PENNY, L.H.; HORNER, T.W. & HANSON, W.D. Effects of epistasis on grain yield in maize. *Crop Sci.*, 2:205-208. 1962.
23. SPRAGUE, G.F. & THOMAS, W.I. Further evidence of epistasis in single and three-way cross yields of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, 7:355-356. 1967.

24. VENCOVSKY, R. O significado genético dos parâmetros utilizados na análise de cruzamentos dialélicos entre populações. *Relatório Científico, Inst. Gen. ESALQ*, 2:74-78. 1968.
25. VENCOVSKY, R. Análise de cruzamentos dialélicos entre variedades pelo método de Gardner e Eberhart. *Relatório Científico, Inst. Gen. ESALQ*, 3:99-111. 1969.
26. VENCOVSKY, R. *Alguns aspectos teóricos e aplicados relativos a cruzamentos dialélicos de variedades*. Piracicaba, ESALQ, 1970. 59 p. (Tese de Livre-Docência).
27. ZUBER, M.S. Relative efficiency of incomplete block designs using corn uniformity trial data. *J. Am. Soc. Agron.* 34:30-47. 1942.