

## Eficiência do Intercruzamento de Plantas da Geração $F_2$

**P:****AABB****X****aabb****F<sub>1</sub>:****AaBb****F<sub>2</sub>:**

	<b>AB</b>	<b>Ab</b>	<b>aB</b>	<b>ab</b>
<b>AB</b>	AABB	AABb	AaBB	AaBb
<b>Ab</b>	AABb	Aabb	AaBb	Aabb
<b>aB</b>	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
<b>ab</b>	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

ISSN 1983-0483

Dezembro, 2012

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Embrapa Amazônia Oriental  
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

# ***Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 79***

## **Eficiência do Intercruzamento de Plantas da Geração $F_2$**

Fábio de Lima Gurgel  
Ana Carolina Soares e Soares  
Daniel Furtado Ferreira

Embrapa Amazônia Oriental  
Belém, PA  
2012

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

**Embrapa Amazônia Oriental**

Tv. Dr. Enéas Pinheiro, s/n.  
Caixa Postal 48. CEP 66095-100 - Belém, PA.  
Fone: (91) 3204-1000  
Fax: (91) 3276-9845  
www.cpatu.embrapa.br  
cpatu.sac@embrapa.br

**Comitê Local de Publicação**

Presidente: *Michell Olívio Xavier da Costa*  
Secretário-Executivo: *Moacyr B. Dias-Filho*  
Membros: *Orlando dos Santos Watrin*  
*Márcia Mascarenhas Grise*  
*José Edmar Urano de Carvalho*  
*Regina Alves Rodrigues*  
*Rosana Cavalcante de Oliveira*

Revisão técnica: *Glauber Henrique de Sousa Nunes – Ufersa*

Supervisão editorial: *Luciane Chedid Melo Borges*  
Revisão de texto: *Narjara de Fátima Galiza da Silva Pastana*  
Normalização bibliográfica: *Luiza de Marillac Pompeu B. Gonçalves*  
Editoração eletrônica: *Euclides Pereira dos Santos Filho*  
Ilustração da capa: *Vitor Trindade Lôbo*

**1ª edição**

Versão eletrônica (2012)

**Todos os direitos reservados**

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

Embrapa Amazônia Oriental

---

Gurgel, Fábio de Lima

Eficiência do inter cruzamento de plantas da geração F2 / por Fábio de Lima Gurgel, Ana Carolina Soares e Soares, Daniel Furtado Ferreira . – Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2013.

42 p. il. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Amazônia Oriental, INSS1983-0483 ; 79).

1. Melhoramento genético vegetal. 2. Variação populacional.  
3. Feijão – Melhoramento genético. 4. Soja – Melhoramento genético. 5. Algodão – Melhoramento genético. 6. Trigo – Melhoramento genético. I. Título. II. Série.

631.53 21. ed.

# Sumário

<b>Resumo .....</b>	<b>5</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>7</b>
<b>Introdução .....</b>	<b>9</b>
<b>Revisão de Literatura.....</b>	<b>10</b>
<b>Material e Métodos .....</b>	<b>15</b>
<b>Resultados e Discussão.....</b>	<b>19</b>
<b>Conclusões .....</b>	<b>38</b>
<b>Referências.....</b>	<b>39</b>



# Eficiência do Intercruzamento de Plantas da Geração $F_2$

---

*Fábio de Lima Gurgel<sup>1</sup>*

*Ana Carolina Soares e Soares<sup>2</sup>*

*Daniel Furtado Ferreira<sup>3</sup>*

## Resumo

Realizou-se este trabalho com o intuito de verificar o efeito da interação não alélica a partir do intercruzamento de plantas  $F_2$  na média e na variância populacional, considerando genes ligados com diferentes frequências de recombinação. Consideraram-se dois genes A e B com frequência de recombinação (fr) variando de 0,00 a 0,50 em atração ou repulsão. A frequência do gameta em atração (AB ou ab) foi u e a de repulsão (Ab ou aB) foi v de modo que  $u = \frac{1}{2} \cdot fr$  e  $v = \frac{1}{2} \cdot (1-fr)$  quando a geração  $F_1$  continha gametas em repulsão e  $u = \frac{1}{2} \cdot (1-fr)$  e  $v = \frac{1}{2} \cdot fr$  quando estava em atração. Em todos os casos a interação alélica foi de dominância completa e utilizaram-se os tipos de interação não alélica: genes duplicados (15 A-B- ou A-bb ou aaB-:1 aabb), genes complementares (9 A-B-: 7 A-bb ou aaB- ou aabb), epistasia dominante (12 A-B- ou A-bb: 3 aaB-:1 aabb) e epistasia recessiva (9 A-B-: 3 A-bb: 4 aaB- ou aabb). Os valores genotípicos para cada genótipo na geração  $F_2$  foram calculados, bem como as médias para cada

---

<sup>1</sup>Engenheiro-agrônomo, doutor em Genética e Melhoramento de Plantas, pesquisador da Embrapa Amazônia Oriental, Belém, PA, fabio.gurgel@embrapa.br

<sup>2</sup>Graduanda em Agronomia pela Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), estagiária da Embrapa Amazônia Oriental, Belém, PA. E-mail: anacarolinassoares@hotmail.com

<sup>3</sup>Engenheiro-agrônomo, doutor em Genética e Melhoramento de Plantas, professor da Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, danielff@dex.ufla.br

genótipo nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$ . Em seguida, obtiveram-se as variâncias de cada genótipo na geração  $F_2$  e  $F_\infty$ . Neste estudo o interesse era no genótipo AABB, para o qual foram calculadas as frequências relativas nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$ , considerando um determinado valor da frequência de recombinação ( $fr$ ), com e sem intercruzamento e em atração ou repulsão. Para a avaliação da eficiência da realização de intercruzamentos foi desenvolvida uma interface de um aplicativo computacional, implementada no ambiente de programação Delphi. Consideraram-se diferentes valores de frequência de recombinação ( $fr$ ), que variaram de 0,00 a 0,50, em intervalos de 0,05, totalizando 11 configurações para cada proporção genotípica selecionada. No total foram avaliadas 55 configurações diferentes. Para cada configuração foram computados os valores da média e variância nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$ . Além disso, as frequências relativas do genótipo AABB nestas mesmas situações também foram obtidas. Com os valores das médias e das variâncias em todas as situações foram calculadas as alterações percentuais das situações sem intercruzamento para com intercruzamento, em cada frequência de recombinação. Estas alterações percentuais também foram calculadas para as frequências relativas do genótipo AABB. Concluiu-se que a realização de intercruzamentos de plantas na geração  $F_2$  e  $F_\infty$  não permite prever se a frequência de indivíduos com os alelos favoráveis em homozigose irá aumentar caso haja epistasia. Os valores da média e da variância populacional, considerando genes ligados com diferentes frequências de recombinação e alguns tipos de interação não alélica apresentaram valores bem distintos para cada caso, dificultando ainda mais qualquer tipo de predição, uma vez que só foram considerados dois genes.

Palavras-chave: interação não alélica, média e variância populacional, ligação gênica.

# Intercrossing Efficiency of $F_2$ Plants

---

## Abstract

This work was done aiming to verify the effect of non-allelic interaction on the population mean and variance from  $F_2$  plants intercrossing, considering linked genes linked with different recombination frequencies. Two genes A and B were considered, with recombination frequency ( $fr$ ) varying from 0.00 to 0.50 in coupling or repulsion. Gametes frequency in coupling (AB or ab) was  $u$  and in repulsion (Ab or aB) was  $v$  so that  $u = \frac{1}{2}.fr$  and  $v = \frac{1}{2}.(1-fr)$  when the  $F_1$  generation was in repulsion, and  $u = \frac{1}{2}.(1-fr)$  and  $v = \frac{1}{2}.fr$  when it was in coupling. In all cases the allelic interaction was of complete dominance and the types of non-allelic interaction were: duplicated genes (15 A-B- or A-bb or aaB-:1 aabb), complementary genes (9 A-B-: 7 A-bb or aaB- or aabb) dominant epistasis (12 A-B- or A-bb: 3 aaB-:1 aabb) and recessive epistasis (9 A-B-: 3 A- bb: 4 aaB- or aabb). The genotypic values for each genotype in  $F_2$  generation were estimated, as well as the average for each genotype in generations  $F_2$  and  $F_\infty$ . In this study the interest was in the genotype AABB to which the relative frequencies in the generations  $F_2$  and  $F_\infty$  were estimated, considering a chosen value for the recombination frequency ( $fr$ ), with and without plants intercrossings and in coupling or repulsion. To evaluate the efficiency of plants intercrossing, it was developed an interface settled

in Delphi's environment. Different recombination frequencies were considered varying from 0.00 to 0.50 in 0.05 intervals totalizing 11 configurations to each selected genotypic proportion. In total, 55 different configurations were evaluated. For each configuration the values of the average and variance in generations  $F_2$  and  $F_\infty$  were computed. Besides, the relative frequencies of the AABB genotype in these same situations were obtained. Having the averages and the variances for all situations, the percent changes without plants intercrossing to plant intercrossing were estimated for each recombination frequency. These percent changes were also estimated for the relative frequencies of the genotype AABB. As a conclusion, the intercrossing of plants in favorable generations  $F_2$  and  $F_\infty$  is not able to predict if the frequency of individuals with the favorable alleles in homozygous will increase in case of epistasis. The population average and variance, considering linked genes with different recombination frequencies and some kinds of non-allelic interaction showed quite distinct values for each case, raising more difficulties to any kind of prediction, since only two genes were considered.

Key-words: non-allelic interaction, population mean and variance, linkage.

## Introdução

O progresso genético obtido no melhoramento de várias espécies autógamas é frequentemente evidenciado. Com a demanda crescente de alimentos, é necessário que progressos adicionais sejam obtidos em períodos mais curtos do que aqueles ocorridos no passado. Por essa razão, os melhoristas devem procurar alternativas visando à melhoria da eficiência do processo seletivo.

Entre as alternativas que podem ser pesquisadas visando a atingir esse objetivo está o intercruzamento de plantas da geração  $F_2$ . As vantagens e desvantagens de se promover o intercruzamento vêm sendo pesquisadas há algum tempo (HANSON, 1959; MEREDITH; BRIDGE, 1971; PEDERSON, 1974; FUJIMAKI, 1979; ALTMAN; BUSCH, 1984; GUIMARÃES; FEHR, 1989; MARIN- GARAVITO, 1994; CORDEIRO, 2001), porém, os resultados não foram conclusivos.

Utilizando simulação, Hanson (1959) mostrou que seria aconselhável a realização de três a quatro ciclos de intercruzamentos para liberar toda a variabilidade genética existente nos genitores, antes de iniciar a autofecundação em programas de melhoramento de plantas autógamas.

Mais tarde, Pederson (1974), também por meio de simulação, verificou que o intercruzamento anterior à seleção nem sempre é vantajoso em termos de liberação de variabilidade genética dos pais. O referido autor utilizou locos ligados em associação e repulsão, os quais estavam distribuídos em segmentos de cromossomos de tamanho variável. Observou que, somente quando os genes estavam em repulsão, as quebras dos blocos de ligação promoviam aumento na variância genética e na frequência relativa de indivíduos com o genótipo desejado. Nas demais condições, o resultado foi o contrário, ou seja, a frequência dos indivíduos de interesse reduziu. Resultado semelhante a este último foi constatado por Bos (1977).

Posteriormente, foram conduzidos alguns experimentos a campo, com algumas espécies cultivadas, tais como algodão (MEREDITH; BRIDGE, 1971), trigo (ALTMAN; BUSCH, 1984), soja (GUIMARÃES; FEHR, 1989) e arroz (MARIN-GARAVITO, 1994; CORDEIRO, 2001).

De modo geral, os resultados obtidos evidenciaram que o intercruzamento não era favorável. Contudo, em alguns casos observou-se aumento na variância genética (PEDERSON, 1974; BAJAJ et al., 1990) e em outros, na média (CORDEIRO, 2001) após o intercruzamento.

Um dos argumentos para esses resultados contraditórios seria a presença de genes ligados e com epistasia. Assim sendo, considerando que o efeito da epistasia não tinha sido incluído nos modelos estudados anteriormente, foi realizado o presente trabalho com o intuito de verificar o efeito da interação não alélica a partir do intercruzamento de plantas da geração F<sub>2</sub> na média e na variância populacional, considerando genes ligados com diferentes frequências de recombinação.

## **Revisão de Literatura**

A demanda crescente de alimentos na atualidade exige dos melhoristas de plantas autógamias a obtenção de progresso genético nessas espécies em períodos mais curtos do que aqueles obtidos no passado.

No caso de plantas autógamias, como o feijão, para a produtividade de grãos que é um caráter quantitativo, governado por um grande número de genes menores, a probabilidade de encontrar um indivíduo, em qualquer geração segregante que contenha todos os alelos favoráveis é muito pequena, diminuindo à medida que se avança a geração em consideração. Esses alelos geralmente estão dispersos nas famílias em avaliação.

Entre as alternativas que podem ser pesquisadas para aumentar a frequência de alelos favoráveis está a realização de intercruzamentos de plantas da geração  $F_2$  para a formação da população base em programas de seleção recorrente.

A seleção recorrente é um processo cíclico de melhoramento populacional que envolve as seguintes etapas: (a) amostragem de indivíduos ou progênies da população em questão; (b) avaliação destes com relação à característica de interesse; (c) seleção dos superiores; (d) cruzamentos destes entre si. Este último processo é denominado de recombinação e origina a população que passará por essas etapas em um novo ciclo seletivo (BEARZOTI, 1997).

As principais vantagens da seleção recorrente em plantas são as seguintes: (a) obtenção de maior variabilidade genética pelo intercruzamento de múltiplos genitores; (b) maior oportunidade de recombinação genética, em virtude dos cruzamentos ao longo dos ciclos; (c) aumento cumulativo da frequência de alelos favoráveis; (d) maior facilidade de incorporação de germoplasma exótico naquele adaptado (GERALDI, 1995).

A vantagem (c) apontada anteriormente é particularmente importante para as espécies autógamas, uma vez que a maior parte dos programas de melhoramento objetiva a obtenção de linhagens endogâmicas superiores. A probabilidade de reunir em uma única linhagem todos os alelos favoráveis relativos a diversos locos corresponde ao produto das frequências alélicas da população para esses locos.

Com relação aos esquemas de seleção recorrente, os alelos favoráveis precisam estar presentes na população original para que suas frequências sejam aumentadas pela seleção subsequente (FATMI et al., 1992). Dois fatores influenciam a estrutura genética de uma população base: (a) os genótipos usados como pais estabelecem o limite de alelos favoráveis possíveis e (b) o intercruzamento na população base produz as combinações genéticas que serão amostradas para teste de seleção. O propósito de um intercruzamento é assegurar a

manutenção dos alelos favoráveis nos genótipos parentais para permitir uma recombinação completa entre os genitores e assegurar uma contribuição igual de cada pai em um modelo aleatório (STUBER, 1980).

Os programas de seleção recorrente são designados para aumentar a frequência de alelos favoráveis que afetam um caráter quantitativo (EBERHART, 1972; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1981; FEHR, 1987). Geralmente, um caráter é considerado quantitativo quando os efeitos de substituição de um alelo por outro são pequenos e o caráter é afetado pela ação cumulativa de numerosos genes (COMSTOCK, 1979).

O desenvolvimento de populações básicas passa por uma etapa inicial de seleção de pais e, posteriormente, por intercruzamentos repetidos que visam a acumular a maior quantidade possível de alelos favoráveis, ou seja, liberar variabilidade genética adicional para ser aproveitada em ciclos seletivos subsequentes.

Conforme relatam Guimarães e Fehr (1989), vários estudos têm sido conduzidos com o intuito de determinar o relacionamento entre o número de gerações de intercruzamentos com o desempenho de indivíduos e/ou famílias derivadas da população base e a variabilidade liberada.

As vantagens e desvantagens de se promover o intercruzamento em plantas da geração  $F_2$  vêm sendo pesquisadas há algum tempo em experimentos de campo em diversas culturas, como algodão (MEREDITH; BRIDGE, 1971), trigo (ALTMAN; BUSH, 1984), soja (GUIMARÃES; FEHR, 1989), arroz (MARIN-GARAVITO, 1994; CORDEIRO, 2001) e feijão (AGUIAR, 2003) e também em alguns estudos por meio de simulação computacional (HANSON, 1959; PEDERSON, 1974).

Hanson (1959) avaliou a relação teórica entre o número de gerações de intercruzamento e a quebra dos blocos de ligação. A recombinação genética dentro de grupos de ligação é extremamente limitada, especialmente para cromossomos pequenos, a menos que ciclos de intercruzamentos sejam incluídos em um programa de melhoramento. Ele indicou que três ou quatro gerações de intercruzamentos são desejáveis antes de se iniciar a autofecundação da população, para liberar toda a variabilidade genética existente nos genitores. O autor acrescenta que pelo menos quatro ou mais genitores na população aumentam o potencial genético da população e desempenham uma grande redução no comprimento médio dos blocos de ligação em comparação com uma população sintetizada de dois genitores iniciais.

Mais tarde, Pederson (1974) verificou, por meio de simulação, que o intercruzamento anterior à seleção nem sempre é vantajoso em termos de liberação da variabilidade genética dos genitores. Ele utilizou locos ligados em associação e repulsão, os quais estavam distribuídos em cromossomos de tamanho variável. Observou que somente quando os genes estavam em repulsão às quebras dos blocos de ligação promoviam aumento na variância genética e na frequência relativa de indivíduos com o genótipo desejado. Nas demais condições, o resultado foi o contrário, ou seja, a frequência dos alelos favoráveis de interesse reduziu. Resultado semelhante a este último foi constatado por Bos (1977). Tanto Pederson (1974) como Bos (1977) mencionam que a seleção direcional seguida de recombinação é a melhor maneira de incrementar a frequência de alelos favoráveis na população, ainda que a intensidade de seleção e a herdabilidade do caráter sejam de baixa magnitude.

Bos (1977) considerou dois genes A e B com frequência de recombinação  $r$  em atração ou repulsão. A frequência do gameta em atração (AB ou ab) foi de  $u$  e o de repulsão (Ab ou aB) foi de  $v$ , de modo que a frequência de  $u = \frac{1}{2}.r$  e  $v = \frac{1}{2}.(1-r)$  quando a  $F_1$  estava em repulsão e o contrário quando estava em atração.

Cordeiro (2001) concluiu que realizar intercruzamentos na população base não mostrou ser vantajoso na condução do programa de seleção recorrente do arroz irrigado. As estimativas de variâncias genéticas, coeficientes de variação genética e herdabilidade não evidenciaram liberação de maior variabilidade com o incremento dos intercruzamentos. Miller e Rawlings (1967) verificaram que a variância diminuiu para as características que estavam ligadas em associação e aumentou para aqueles em repulsão.

Por outro lado, Aguiar (2003), estudando as implicações do número de intercruzamentos nas propriedades genéticas de uma população segregante de feijoeiro, concluiu que, dentre elas, a média não foi alterada pelo intercruzamento. Porém, a variância genética apresentou pequeno incremento, que pode ter sido devido ao desequilíbrio de ligação da população ou à interação das famílias x ambientes. Porém, esse aumento provavelmente não compensa o tempo e os recursos gastos para o intercruzamento de plantas  $F_2$ .

De modo geral, constata-se que os resultados obtidos evidenciaram que os intercruzamentos não foram favoráveis, mesmo que em alguns casos tenha se observado aumento na variância genética (PEDERSON, 1974; AGUIAR, 2003) e, em outros, na média (CORDEIRO, 2001) após o intercruzamento.

Um dos argumentos para esses resultados contraditórios seria a presença de genes ligados e com epistasia. Silvela e Diez-Barra (1985) afirmam que quando as interações epistáticas alcançam uma vantagem seletiva de novos recombinantes, a superioridade da seleção recorrente é ainda maior e também que esse tipo de seleção é superior em autógamias quando há desequilíbrio de ligação negativo, como ocorre atualmente no melhoramento populacional.

Sabe-se que, na ausência de seleção, a média de uma população de cruzamento ao acaso em desequilíbrio de ligação pode mudar somente se houver epistasia (BOS, 1977). Para a variância genética foi mostrado por Gallais (1974) que ela pode aumentar ou diminuir.

## Material e Métodos

Para a realização da análise considerou-se uma situação semelhante à utilizada por Bos (1977), ou seja, dois genes A e B com frequência de recombinação  $r$  variando de 0,00 a 0,50 em atração ou repulsão. A frequência do gameta em atração (AB ou ab) foi  $u$  e a de repulsão (Ab ou aB) foi  $v$ , de modo que  $u = \frac{1}{2}.r$  e  $v = \frac{1}{2}.(1-r)$  quando a geração  $F_1$  continha gametas em repulsão e  $u = \frac{1}{2}.(1-r)$  e  $v = \frac{1}{2}.r$  quando estava em atração. As frequências dos diferentes genótipos na geração  $F_2$  antes e após o intercruzamento, considerando atração e repulsão dos gametas, são apresentadas na Tabela 1.

**Tabela 1.** Expressões que possibilitam estimar as frequências genotípicas (fg), com diferentes taxas de recombinação (fr), com e sem intercruzamento na geração  $F_2$ , em repulsão e em atração, considerando dois genes, A e B. Adaptado de Bos (1977).

Genótipo	Sem intercruzamento		Com intercruzamento	
	Repulsão <sup>1/</sup>	Atração	Repulsão <sup>2/</sup>	Atração
AABB	$u^2$	$v^2$	$u'^2$	$v'^2$
AABb	$2uv$	$2vu$	$2u'v'$	$2v'u'$
Aabb	$v^2$	$u^2$	$v'^2$	$u'^2$
AaBB	$2uv$	$2vu$	$2u'v'$	$2v'u'$
AbaB	$2v^2$	$2u^2$	$2v'^2$	$2u'^2$
ABab	$2u^2$	$2v^2$	$2u'^2$	$2v'^2$
Aabb	$2uv$	$2vu$	$2u'v'$	$2v'u'$
aaBB	$v^2$	$u^2$	$v'^2$	$u'^2$
aaBb	$2uv$	$2vu$	$2u'v'$	$2v'u'$
aabb	$u^2$	$v^2$	$u'^2$	$v'^2$

<sup>1/</sup>  $u = \frac{1}{2} fr$  e  $v = \frac{1}{2} (1-fr)$ .

<sup>2/</sup>  $u' = \frac{1}{2} fr'$ ,  $v' = \frac{1}{2} (1-fr')$  e  $\frac{1}{2} fr' = \frac{1}{4} fr - \frac{1}{2} fr^2$ .

Em todos os casos, a interação alélica foi de dominância completa e utilizaram-se os tipos de interação não alélica relacionados na Tabela 2, sendo que  $\alpha_A$  e  $\alpha_B$  correspondem aos efeitos médios (ou efeitos

aditivos) para os alelos **A** e **B**, respectivamente;  $-\alpha_A$  e  $-\alpha_B$  correspondem aos efeitos médios (ou efeitos aditivos) para os alelos **a** e **b**, respectivamente, e  $\delta_A$  e  $\delta_B$  correspondem aos desvios de dominância para os locos **A** e **B**, respectivamente. As proporções fenotípicas e os valores genotípicos das interações epistáticas estão apresentados na Tabela 2.

Os valores genotípicos para cada genótipo na geração  $F_2$  foram calculados de acordo com as expressões apresentadas na Tabela 3. A média populacional **m** foi definida como 40.

**Tabela 2.** Proporções fenotípicas e interações para cada caso estudado. Adaptado de Mather e Jinks (1982).

Caso	Proporção Fenotípica	Interação <sup>1/</sup>
Ausência de Epistasia	9 A-B-: 3 A-bb: 3 aaB- 1: aabb	$\alpha_A = \alpha_B = \delta_A = \delta_B = 10$ $i_{AB} = j_{AB} = j_{BA} = l_{AB} = 0$
Genes Complementares	9 A-B-: 7 A-bb ou aaB- OU AABB	$\alpha_A = \alpha_B = \delta_A = \delta_B = i_{AB} = j_{AB}$ $= j_{BA} = l_{AB} = 10$ $\alpha_A = \alpha_B = \delta_A = \delta_B = 10$
Genes Duplicados	15 A-B- ou A-bb ou aaB-: 1 aabb	$-i_{AB} = -j_{AB} = -j_{BA} = -l_{AB} = -10$ $\alpha_A \neq \alpha_B$ $\alpha_A = \delta_A = i_{AB} = j_{AB} = l_{AB} = 10$
Epistasia Recessiva	9 A-B-: 3 A-bb: 4 aaB- ou aabb	$\alpha_B = \delta_B = 20$ $\alpha_A \neq \alpha_B$ $\alpha_A = \delta_A = 10$
Epistasia Dominante	12 A-B ou A-bb: 3aaB-: 1 aabb	$-i_{AB} = -j_{AB} = -l_{AB} = -10$ $\alpha_B = \delta_B = 20$

<sup>1/</sup> $\alpha_A$ : valor genotípico (vg) do homocigoto no gene A;  $\alpha_B$ : vg do homocigoto no gene B;  $\delta_A$ : vg do heterocigoto no gene A;  $\delta_B$ : vg do heterocigoto no gene B;  $i_{AB}$ : vg da interação dos homocigotos nos genes A e B;  $j_{AB}$ : vg da interação do homocigoto no gene A e o heterocigoto do gene B;  $j_{BA}$ : vg da interação do homocigoto no gene B e o heterocigoto do gene A;  $l_{AB}$ : vg da interação dos heterocigotos nos genes A e B.

As médias das gerações  $F_2$  e  $F_\infty$  foram calculadas por meio da seguinte expressão:

$$m_{F_i} = \sum_{j=1}^g f_j \cdot vg_j \quad (I)$$

Em que:

$m_{F_i}$ : média da geração  $F_i$ .

$i$ : 2 ou  $\infty$ .

$f_j$ : frequência do  $j$ -ésimo genótipo ( $j = 1, \dots, g$ ).

$vg_j$ : valor genotípico do  $j$ -ésimo genótipo.

**Tabela 3.** Valores genotípicos para cada genótipo.

J	Genótipo	Valores genotípicos <sup>1/</sup> (vg <sub>j</sub> )
1	AABB	$m + \alpha_A + \alpha_B + i_{AB}$
2	AABb	$m + \alpha_A + \bar{\delta}_B + j_{AB}$
3	AAbb	$m + \alpha_A - \alpha_B - i_{AB}$
4	AaBB	$m + \bar{\delta}_A + \alpha_B + j_{BA}$
5	AbaB	$m + \bar{\delta}_A + \bar{\delta}_B + j_{BA}$
6	Abab	$m + \bar{\delta}_A + \bar{\delta}_B + l_{AB}$
7	Aabb	$m + \bar{\delta}_A - \alpha_B - j_{BA}$
8	aaBB	$m - \alpha_A + \alpha_B - i_{AB}$
9	aaBb	$m - \alpha_A + \bar{\delta}_B - j_{AB}$
10	aabb	$m - \alpha_A - \alpha_B + i_{AB}$

<sup>1/</sup> $m = 40$ ;  $\alpha_A$ : valor genotípico (vg) do homocigoto no gene A;  $\alpha_B$ : vg do homocigoto no gene B;  $\bar{\delta}_A$ : vg do heterocigoto no gene A;  $\bar{\delta}_B$ : vg do heterocigoto no gene B;  $i_{AB}$ : vg da interação dos homocigotos nos genes A e B;  $j_{AB}$ : vg da interação do homocigoto no gene A e o heterocigoto do gene B;  $j_{BA}$ : vg da interação do homocigoto do gene B e o heterocigoto do gene A;  $j_{AB}$ : vg da interação dos heterocigotos nos genes A e B.

Em seguida, foram obtidas as variâncias das gerações  $F_2$  e  $F_\infty$  por meio da expressão:

$$V_{F_i} = \sum_{j=1}^g f_j \cdot (vg_j - m_{F_i})^2 \quad (II)$$

Em quem:

$V_{F_i}$  : variâncias da geração  $F_i$ .

$m_{F_i}$  : média.

i: 2 ou  $\infty$ .

$f_j$  : frequência do j-ésimo genótipo.

$vg_j$  : valor genotípico do j-ésimo genótipo.

Quando se realiza um cruzamento, deseja-se que um indivíduo possua todos os alelos favoráveis em homozigose. Neste estudo, o interesse era focado no genótipo AABB, para o qual foram calculadas as frequências relativas nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$ , considerando um determinado valor da frequência de recombinação (fr), com e sem intercruzamento e em atração ou repulsão (Tabela 1).

Para a avaliação da eficiência da realização de intercruzamentos foi desenvolvida uma interface de um aplicativo computacional implementada no ambiente de programação Delphi (BORLAND..., 1999).

Foram considerados diferentes valores de frequência de recombinação (fr), que variou de 0,00 a 0,50 em intervalos de 0,05, totalizando 11 configurações para cada proporção genotípica selecionada. No total, foram avaliadas 55 configurações diferentes.

Para cada configuração foram computados os valores da média e variância nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$ , em função da frequência de recombinação (fr), com e sem intercruzamento, em atração e repulsão. Além disso, as frequências relativas do genótipo AABB nessas mesmas situações também foram obtidas.

Com os valores das médias e das variâncias, com e sem intercruzamento, tanto em atração e repulsão, foram calculadas as alterações percentuais das situações sem intercruzamento para com intercruzamento, em cada frequência de recombinação. Estas alterações percentuais também foram calculadas para as frequências relativas do genótipo AABB.

## Resultados e Discussão

É frequentemente questionado se é vantajoso inter cruzar as plantas  $F_2$  para ampliar a variabilidade gerada no cruzamento. Esse é um ponto controvertido que há muito tempo desperta a atenção dos pesquisadores (RAMALHO, 2003). Por meio de estudos teóricos, Hanson (1959) avaliou o número de intercruzamentos e a redução no tamanho dos blocos de ligação. Concluiu que seria vantajoso pelo menos um ou preferencialmente três a quatro intercruzamentos antes do início da condução da população segregante. Por outro lado, Pederson (1974) e Bos (1977), também por meio de simulação, mostraram que o intercruzamento nem sempre é vantajoso em termos de liberação da variabilidade genética.

Os valores das médias na geração  $F_2$  para os modelos epistasia recessiva, epistasia dominante, genes duplicados e genes complementares estão apresentados nas Tabelas 4 a 7 e nas Tabelas 8 a 11 para a geração  $F_\infty$ . As alterações percentuais da média destes modelos nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$  são apresentadas nas Figuras 1 e 2, respectivamente.

**Tabela 4.** Médias para o modelo epistasia recessiva na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	57,50	57,50	0,00	57,50	57,50	0,00
0,45	58,03	57,78	-0,43	57,03	57,23	0,35
0,40	58,60	58,14	-0,79	56,60	56,94	0,60
0,35	59,23	58,57	-1,13	56,23	56,62	0,69
0,30	59,90	59,10	-1,35	55,90	56,30	0,72
0,25	60,63	59,73	-1,51	55,63	55,98	0,63
0,20	61,40	60,48	-1,52	55,40	55,68	0,51
0,15	62,23	61,36	-1,42	55,23	55,41	0,33
0,10	63,10	62,40	-1,12	55,10	55,20	0,18
0,05	64,03	63,60	-0,68	55,03	55,05	0,04

**Tabela 5.** Médias para o modelo epistasia dominante na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	52,50	52,50	0,00	52,50	52,50	0,00
0,45	51,98	52,22	0,46	52,98	52,77	-0,40
0,40	51,40	51,86	0,89	53,40	53,06	-0,64
0,35	50,78	51,43	1,28	53,78	53,38	-0,75
0,30	50,10	50,90	1,60	54,10	53,70	-0,74
0,25	49,38	50,27	1,80	54,38	54,02	-0,67
0,20	48,60	49,52	1,89	54,60	54,32	-0,52
0,15	47,78	48,64	1,80	54,78	54,59	-0,35
0,10	46,90	47,60	1,49	54,90	54,80	-0,18
0,05	45,98	46,40	0,91	54,98	54,95	-0,05

**Tabela 6.** Médias para o modelo genes duplicados na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	47,50	47,50	0,00	47,50	47,50	0,00
0,45	46,98	47,22	0,51	47,98	47,77	-0,44
0,40	46,40	46,86	0,99	48,40	48,06	-0,71
0,35	45,78	46,43	1,42	48,78	48,38	-0,83
0,30	45,10	45,90	1,77	49,10	48,70	-0,82
0,25	44,38	45,27	2,01	49,38	49,02	-0,73
0,20	43,60	44,52	2,11	49,60	49,32	-0,57
0,15	42,78	43,64	2,01	49,78	49,59	-0,38
0,10	41,90	42,60	1,67	49,90	49,80	-0,20
0,05	40,98	41,40	1,02	49,98	49,95	-0,06

**Tabela 7.** Médias para o modelo genes complementares na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	52,50	52,50	0,00	52,50	52,50	0,00
0,45	53,03	52,78	-0,47	52,03	52,23	0,38
0,40	53,60	53,14	-0,87	51,60	51,94	0,66
0,35	54,23	53,57	-1,23	51,23	51,62	0,76
0,30	54,90	54,10	-1,48	50,90	51,30	0,79
0,25	55,63	54,73	-1,64	50,63	50,98	0,69
0,20	56,40	55,48	-1,66	50,40	50,68	0,56
0,15	57,23	56,36	-1,54	50,23	50,41	0,36
0,10	58,10	57,40	-1,22	50,10	50,20	0,20
0,05	59,03	58,60	-0,73	50,03	50,05	0,04

**Tabela 8.** Médias para o modelo epistasia recessiva na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	40,00	40,00	0,00	40,00	40,00	0,00
0,45	40,53	40,29	-0,60	39,47	39,71	0,61
0,40	41,11	40,67	-1,08	38,89	39,33	1,13
0,35	41,76	41,15	-1,48	38,24	38,85	1,60
0,30	42,50	41,75	-1,80	37,50	38,25	2,00
0,25	43,33	42,50	-1,95	36,67	37,50	2,26
0,20	44,29	43,43	-1,98	35,71	36,57	2,41
0,15	45,38	44,58	-1,79	34,62	35,42	2,31
0,10	46,67	46,00	-1,46	33,33	34,00	2,01
0,05	48,18	47,77	-0,86	31,82	32,23	1,29

**Tabela 9.** Médias para o modelo epistasia dominante na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	40,00	40,00	0,00	40,00	40,00	0,00
0,45	39,47	39,71	0,61	40,53	40,29	-0,60
0,40	38,89	39,33	1,13	41,11	40,67	-1,08
0,35	38,24	38,85	1,60	41,76	41,15	-1,48
0,30	37,50	38,25	2,00	42,50	41,75	-1,80
0,25	36,67	37,50	2,26	43,33	42,50	-1,95
0,20	35,71	36,57	2,41	44,29	43,43	-1,98
0,15	34,62	35,42	2,31	45,38	44,58	-1,79
0,10	33,33	34,00	2,01	46,67	46,00	-1,46
0,05	31,82	32,23	1,29	48,18	47,77	-0,86

**Tabela 10.** Médias para o modelo genes duplicados na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	40,00	40,00	0,00	40,00	40,00	0,00
0,45	39,47	39,71	0,61	40,53	40,29	-0,60
0,40	38,89	39,33	1,13	41,11	40,67	-1,08
0,35	38,24	38,85	1,60	41,76	41,15	-1,48
0,30	37,50	38,25	2,00	42,50	41,75	-1,80
0,25	36,67	37,50	2,26	43,33	42,50	-1,95
0,20	35,71	36,57	2,41	44,29	43,43	-1,98
0,15	34,62	35,42	2,31	45,38	44,58	-1,79
0,10	33,33	34,00	2,01	46,67	46,00	-1,46
0,05	31,82	32,23	1,29	48,18	47,77	-0,86

**Tabela 11.** Médias para o modelo genes complementares na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	40,00	40,00	0,00	40,00	40,00	0,00
0,45	40,53	40,29	-0,60	39,47	39,71	0,61
0,40	41,11	40,67	-1,08	38,89	39,33	1,13
0,35	41,76	41,15	-1,48	38,24	38,85	1,60
0,30	42,50	41,75	-1,80	37,50	38,25	2,00
0,25	43,33	42,50	-1,95	36,67	37,50	2,26
0,20	44,29	43,43	-1,98	35,71	36,57	2,41
0,15	45,38	44,58	-1,79	34,62	35,42	2,31
0,10	46,67	46,00	-1,46	33,33	34,00	2,01
0,05	48,18	47,77	-0,86	31,82	32,23	1,29

Verificou-se, nos quatro modelos estudados, que as alterações percentuais são ora positivas, ora negativas. Quando esta é positiva na fase de atração será negativa na fase de repulsão. Contudo, nota-se que essa alteração será negativa quando as médias para um determinado modelo aumentam, à medida que os genes apresentem uma ligação mais estreita, seja em atração ou em repulsão. Da mesma forma para as alterações percentuais positivas, ou seja, ocorrerão com a diminuição das médias ao se reduzir o valor de  $fr$ , nas duas fases de ligação.

Dessa maneira, torna-se impraticável sugerir a realização de intercruzamentos de plantas na geração  $F_2$ , no intuito de aumentar o valor médio na população que está sendo melhorada. Estas afirmações podem ser verificadas para a geração  $F_2$  nas Tabelas 4 a 7.

Para os modelos epistasia recessiva e genes complementares ocorreu um aumento na média à medida que os genes apresentavam uma ligação mais estreita em atração, na geração  $F_2$  (Tabelas 4 e 7). Esse aumento na média foi observado nos modelos epistasia dominante e genes duplicados quando os genes estavam ligados em repulsão (Tabelas 5 e 6). Nesses quatro casos, a alteração percentual foi negativa, reduzindo a variabilidade genética na população.

Na geração  $F_2$ , a alteração percentual nas médias foi superior quando os genes estão ligados em atração (Figura 1). A maior alteração percentual na média foi encontrada a uma frequência de recombinação ( $fr$ ) de 0,20, tanto no sentido de reduzir como no de aumentar a média. Para os modelos epistasia recessiva (-1,52%) e genes complementares (-1,60%) houve uma redução, enquanto nos modelos epistasia dominante (1,89%) e genes duplicados (2,11%) houve um aumento na média, com a realização do intercruzamento na geração  $F_2$ .

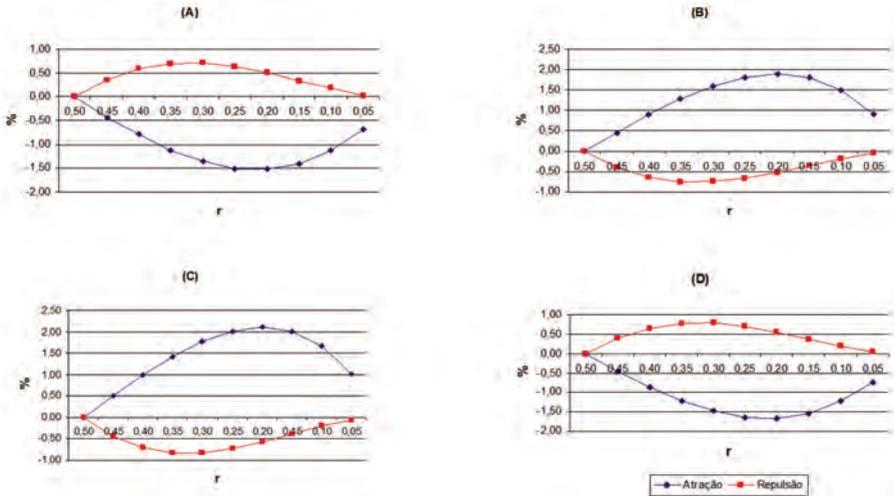
Quando os genes estavam ligados em repulsão, a maior alteração percentual na média foi constatada a uma frequência de recombinação de 0,30 para os modelos epistasia recessiva (0,72%) e genes

complementares (0,79%) no sentido de aumentar a média, e um  $fr = 0,35$  para os modelos epistasia dominante (-0,75%) e genes duplicados (-0,83%) no sentido de reduzi-la.

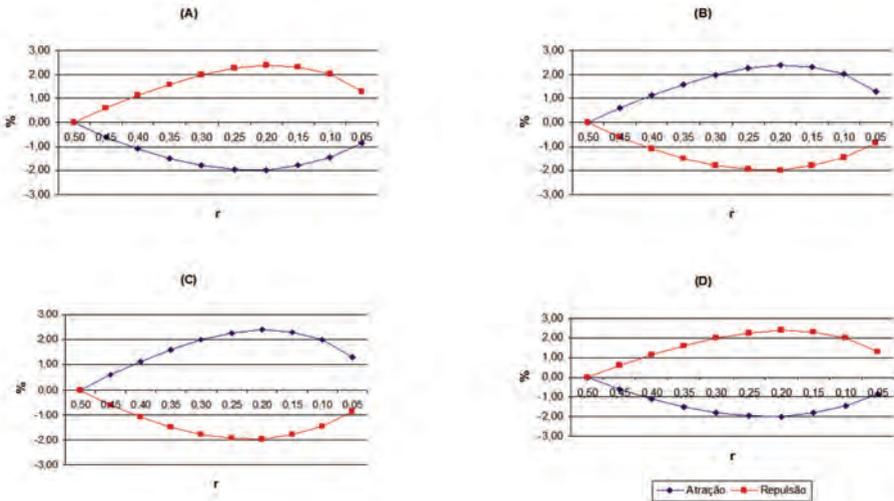
Nas Tabelas 8 a 11 se confirmam, para a geração  $F_{\infty}$ , as observações feitas a partir das Tabelas 4 a 7 para a geração  $F_2$ , com relação ao aumento das médias, bem como das frequências de recombinação em que foram constatadas as maiores alterações percentuais.

Na geração  $F_{\infty}$  (Figura 2), os modelos epistasia recessiva e genes complementares apresentaram maiores alterações percentuais nas médias quando os genes estavam ligados em repulsão, e o máximo foi obtido a uma frequência de recombinação de 0,20. Para os outros dois modelos estudados (epistasia dominante e genes duplicados), quando os genes estavam ligados em atração é que se constatou uma maior alteração percentual. Também nesses dois casos a alteração percentual máxima ocorreu para o valor da frequência de recombinação  $fr$  igual a 0,20 (2,41%).

Trabalhando com a cultura do arroz, Cordeiro (2001) questionou a razão pela qual o intercruzamento contribuiria para o incremento na média do caráter produtividade de grãos. Considerando o mesmo conjunto gênico e a ausência de seleção, não são esperadas alterações nas frequências alélicas, sendo o fator responsável considerado como possivelmente a ocorrência de novas combinações genotípicas. Isso poderia acarretar aumento na expressão fenotípica do caráter se no controle genético do mesmo estivessem, por exemplo, envolvidas interações epistáticas. Não há muitas informações a esse respeito com a cultura do arroz, mas as informações disponíveis apontam que há predominância do efeito aditivo (MORAIS, 1992). Se esta afirmação é verdadeira, não é possível explicar o aumento na produtividade média devido, apenas, ao intercruzamento.



**Figura 1.** Alterações percentuais da média nos modelos (A) epistasia recessiva, (B) epistasia dominante, (C) genes duplicados, (D) genes complementares na geração  $F_2$  em atração e repulsão.



**Figura 2.** Alterações percentuais da média nos modelos (A) epistasia recessiva, (B) epistasia dominante, (C) genes duplicados, (D) genes complementares na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão.

Os valores das variâncias na geração  $F_2$  para os modelos sem epistasia, epistasia recessiva, epistasia dominante, genes duplicados e genes complementares estão apresentados nas Tabelas 12 a 15 e, na geração  $F_\infty$ , nas Tabelas 17 a 21, respectivamente.

**Tabela 12.** Variâncias para o modelo sem epistasia na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem inter cruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	150,00	150,00	0,00	150,00	150,00	0,00
0,45	160,50	155,65	-3,12	140,50	144,65	2,95
0,40	172,00	162,72	-5,70	132,00	138,72	5,09
0,35	184,50	171,40	-7,64	124,50	132,40	6,35
0,30	198,00	181,92	-8,84	118,00	125,92	6,71
0,25	212,50	194,53	-9,24	112,50	119,53	6,25
0,20	228,00	209,52	-8,82	108,00	113,52	5,11
0,15	244,50	227,20	-7,61	104,50	108,20	3,54
0,10	262,00	247,92	-5,68	102,00	103,92	1,88
0,05	280,50	272,05	-3,11	100,50	101,50	1,00

**Tabela 13.** Variâncias para o modelo epistasia recessiva na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem inter cruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	693,75	693,75	0,00	693,75	693,75	0,00
0,45	696,10	695,08	-0,15	691,15	692,34	0,17
0,40	698,04	696,53	-0,22	688,44	690,61	0,32
0,35	699,40	697,96	-0,21	685,75	688,58	0,41
0,30	699,99	699,18	-0,12	683,19	686,28	0,45
0,25	699,61	699,93	0,05	680,86	683,81	0,43
0,20	698,04	699,77	0,25	678,84	681,30	0,36
0,15	695,05	698,15	0,45	677,20	678,93	0,26
0,10	690,39	694,26	0,56	675,99	676,92	0,14
0,05	683,80	687,02	0,47	675,25	675,52	0,04

**Tabela 14.** Variâncias para o modelo epistasia dominante na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	243,75	243,75	0,00	243,75	243,75	0,00
0,45	277,60	262,04	-5,94	212,65	226,30	6,42
0,40	314,04	284,69	-10,31	184,44	206,77	12,11
0,35	352,90	312,16	-13,05	159,25	185,78	16,66
0,30	393,99	344,94	-14,22	137,19	164,04	19,57
0,25	437,11	383,52	-13,97	118,36	142,41	20,32
0,20	482,04	428,33	-12,54	102,84	121,86	18,49
0,15	528,55	479,75	-10,17	90,70	103,54	14,16
0,10	576,39	538,02	-7,13	81,99	88,68	8,16
0,05	625,30	603,18	-3,67	76,75	78,68	2,51

**Tabela 15.** Variâncias para o modelo genes duplicados na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	93,75	93,75	0,00	93,75	93,75	0,00
0,45	111,85	103,56	-8,01	76,90	84,32	9,65
0,40	131,04	115,61	-13,35	61,44	73,69	19,94
0,35	151,15	130,06	-16,22	47,50	62,18	30,91
0,30	171,99	147,06	-16,95	35,19	50,16	42,54
0,25	193,36	166,72	-15,98	24,61	38,11	54,86
0,20	215,04	189,05	-13,75	15,84	26,58	67,80
0,15	236,80	213,95	-10,68	8,95	16,23	81,34
0,10	258,39	241,14	-7,15	3,99	7,80	95,49
0,05	279,55	270,10	-3,50	1,00	2,10	110,00

**Tabela 16.** Variâncias para o modelo genes complementares na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração
0,50	393,75	393,75	0,00	393,75	393,75	0,00
0,45	390,85	392,26	0,36	395,90	395,02	-0,22
0,40	387,04	390,17	0,81	397,44	396,25	-0,30
0,35	382,15	387,25	1,33	398,50	397,38	-0,28
0,30	375,99	383,22	1,92	399,19	398,32	-0,22
0,25	368,36	377,66	2,52	399,61	399,05	-0,14
0,20	359,04	370,01	3,06	399,84	399,54	-0,08
0,15	347,80	359,55	3,38	399,95	399,83	-0,03
0,10	334,39	345,30	3,26	399,99	399,96	-0,01
0,05	318,55	326,00	2,34	400,00	400,00	0,00

**Tabela 17.** Variâncias para o modelo sem epistasia na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração
0,50	200,00	200,00	0,00	200,00	200,00	0,00
0,45	210,53	205,79	-2,30	189,47	194,21	2,50
0,40	222,22	213,33	-4,17	177,78	186,67	5,00
0,35	235,29	222,94	-5,54	164,71	177,06	7,50
0,30	250,00	235,00	-6,38	150,00	165,00	10,00
0,25	266,67	250,00	-6,67	133,33	150,00	12,50
0,20	285,71	268,57	-6,38	114,29	131,43	15,00
0,15	307,69	291,54	-5,54	92,31	108,46	17,50
0,10	333,33	320,00	-4,17	66,67	80,00	19,99
0,05	363,64	355,45	-2,30	36,36	44,55	22,52

**Tabela 18.** Variâncias para o modelo epistasia recessiva na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração
0,50	600,00	600,00	0,00	600,00	600,00	0,00
0,45	620,78	611,50	-1,52	578,67	588,34	1,67
0,40	643,21	626,22	-2,71	554,32	572,89	3,35
0,35	667,47	644,57	-3,55	526,30	552,80	5,04
0,30	693,75	666,94	-4,02	493,75	526,94	6,72
0,25	722,22	693,75	-4,10	455,56	493,75	8,38
0,20	753,06	725,39	-3,81	410,20	451,10	9,97
0,15	786,39	762,13	-3,18	355,62	395,97	11,35
0,10	822,22	804,00	-2,27	288,89	324,00	12,15
0,05	860,33	850,49	-1,16	205,79	228,68	11,12

**Tabela 19.** Variâncias para o modelo epistasia dominante na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração
0,50	600,00	600,00	0,00	600,00	600,00	0,00
0,45	620,78	611,50	-1,52	578,67	588,34	1,67
0,40	643,21	626,22	-2,71	554,32	572,89	3,35
0,35	667,47	644,57	-3,55	526,30	552,80	5,04
0,30	693,75	666,94	-4,02	493,75	526,94	6,72
0,25	722,22	693,75	-4,10	455,56	493,75	8,38
0,20	753,06	725,39	-3,81	410,20	451,10	9,97
0,15	786,39	762,13	-3,18	355,62	395,97	11,35
0,10	822,22	804,00	-2,27	288,89	324,00	12,15
0,05	860,33	850,49	-1,16	205,79	228,68	11,12

**Tabela 20.** Variâncias para o modelo genes duplicados na geração  $F_{\infty}$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração
0,50	300,00	300,00	0,00	300,00	300,00	0,00
0,45	310,25	305,71	-1,49	289,20	294,13	1,70
0,40	320,99	312,89	-2,59	276,54	286,22	3,50
0,35	332,18	321,63	-3,28	261,59	275,74	5,41
0,30	343,75	331,94	-3,56	243,75	261,94	7,46
0,25	355,56	343,75	-3,44	222,22	243,75	9,69
0,20	367,35	356,82	-2,95	195,92	219,67	12,12
0,15	378,70	370,59	-2,19	163,31	187,51	14,82
0,10	388,89	384,00	-1,27	122,22	144,00	17,82
0,05	396,69	395,04	-0,42	69,42	84,13	21,19

**Tabela 21.** Variâncias para o modelo genes complementares na geração  $F_{\infty}$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração	Sem intercruzamento	Com intercruzamento	Alteração
0,50	300,00	300,00	0,00	300,00	300,00	0,00
0,45	310,25	305,71	-1,49	289,20	294,13	1,70
0,40	320,99	312,89	-2,59	276,54	286,22	3,50
0,35	332,18	321,63	-3,28	261,59	275,74	5,41
0,30	343,75	331,94	-3,56	243,75	261,94	7,46
0,25	355,56	343,75	-3,44	222,22	243,75	9,69
0,20	367,35	356,82	-2,95	195,92	219,67	12,12
0,15	378,70	370,59	-2,19	163,31	187,51	14,82
0,10	388,89	384,00	-1,27	122,22	144,00	17,82
0,05	396,69	395,04	0,00	69,42	84,13	21,19

Da mesma forma que ocorreu para os valores das médias apresentados nas tabelas anteriores, não se pode prever a eficiência do intercruzamento, pois as variâncias e suas alterações percentuais aumentam ou diminuem a variabilidade genética da população, considerando as fases de recombinação e valores de  $r$  diferentes.

Nas Figuras 3 e 4, são apresentadas, respectivamente, as alterações percentuais da variância nos modelos nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$ . Nas duas gerações estudadas verificam-se diferenças nas alterações percentuais entre os modelos estudados.

Considerando a geração  $F_2$  (Figura 3), as maiores alterações percentuais da variância foram observadas na fase de repulsão para os modelos sem epistasia (6,71%) quando  $fr = 0,30$ , epistasia dominante (20,32%) quando  $r = 0,25$  e genes duplicados (110,00%) quando  $fr = 0,05$ , no sentido de ampliar a variabilidade genética existente. Para o modelo epistasia recessiva esse aumento ocorreu na fase de atração e sua maior alteração percentual (0,56%) quando  $r = 0,10$ , da mesma forma que para genes complementares (3,38%),  $fr = 0,15$ .

Já na geração  $F_\infty$  (Figura 4), foram observadas as maiores alterações percentuais na fase de repulsão, para todos os modelos estudados. No modelo sem epistasia esta foi de 22,55%, para os modelos epistasia recessiva e epistasia dominante foi de 12,15%, para genes duplicados e genes complementares foi de 21,19% quando  $fr = 0,05$ , no sentido de ampliar a variabilidade existente na população.

Os valores das frequências relativas do genótipo AABB nas gerações  $F_2$  e  $F_\infty$ , são descritos nas Tabelas 22 e 23, respectivamente.

**Tabela 22.** Frequências relativas do genótipo AABB na geração  $F_2$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	0,06	0,06	0,00	0,06	0,06	0,00
0,45	0,08	0,07	-8,01	0,05	0,06	9,30
0,40	0,09	0,08	-12,89	0,04	0,05	17,36
0,35	0,11	0,09	-15,50	0,03	0,04	24,39
0,30	0,12	0,10	-16,41	0,02	0,03	30,56
0,25	0,14	0,12	-15,97	0,02	0,02	36,00
0,20	0,16	0,14	-14,44	0,01	0,02	40,83
0,15	0,18	0,16	-11,97	0,01	0,01	45,13
0,10	0,20	0,18	-8,69	0,00	0,00	48,98
0,05	0,23	0,22	-4,68	0,00	0,00	52,44

**Tabela 23.** Frequências relativas do genótipo AABB na geração  $F_{\infty}$  em atração e repulsão, com e sem intercruzamento, e sua alteração percentual.

fr	ATRAÇÃO			REPULSÃO		
	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração	Sem inter-cruzamento	Com inter-cruzamento	Alteração
0,50	0,25	0,25	0,00	0,25	0,25	0,00
0,45	0,26	0,26	-2,25	0,24	0,24	2,44
0,40	0,28	0,27	-4,00	0,22	0,23	4,76
0,35	0,29	0,28	-5,25	0,21	0,22	6,98
0,30	0,31	0,29	-6,00	0,19	0,21	9,09
0,25	0,33	0,31	-6,25	0,17	0,19	11,11
0,20	0,36	0,34	-6,00	0,14	0,16	13,04
0,15	0,38	0,36	-5,25	0,12	0,14	14,89
0,10	0,42	0,40	-4,00	0,08	0,10	16,67
0,05	0,45	0,44	-2,25	0,05	0,06	18,37

As alterações percentuais nessas frequências são apresentadas na Figura 5. Observa-se que, tanto na geração  $F_2$  quanto na geração  $F_\infty$ , as maiores alterações percentuais das frequências relativas para o genótipo desejado ocorrem quando os genes estão ligados em repulsão, no sentido de ampliar a variabilidade existente na população que está sendo melhorada. A maior alteração ocorreu quando  $fr = 0,05$  tanto para a geração  $F_2$  (52,44%) quanto para a  $F_\infty$  (18,37%).

Na fase de atração, em ambas as gerações, as alterações atuam no sentido de reduzir essa variabilidade. Os maiores valores foram de -16,41% a um  $fr = 0,30$  para a geração  $F_2$  e de -6,25% a um  $fr = 0,25$  para a geração  $F_\infty$ .

As alterações percentuais das variâncias em todos os modelos estudados nas gerações  $F_2$  (Figura 3) e  $F_\infty$  (Figura 4) são bastante diferentes entre si, pois ocorrem ora no sentido de diminuir e ora no sentido de aumentar as médias e variâncias. Não há garantias de um aumento na frequência de indivíduos com os alelos favoráveis em homozigose (AABB).

De acordo com Stuber (1980), dois fatores influenciam a estrutura genética de uma população básica, sendo (a) os genótipos usados como pais, que estabelecem o limite de alelos favoráveis possíveis, e (b) o intercruzamento, que na população base produz as combinações genéticas que serão amostradas para teste de seleção. Ocorrendo a distribuição independente nesta população base, a frequência de genótipos com alelos favoráveis não iria mudar e, portanto, caso houvesse alguma variação, esta seria devida ao acaso.

O intercruzamento entre plantas corresponde à última etapa do processo de seleção recorrente. Para que haja sucesso, os alelos favoráveis devem estar presentes na população original, para que as suas frequências sejam aumentadas. Uma dentre várias alternativas propostas pelos autores, para aumentar a chance de se obter linhagens com um maior número de alelos favoráveis, é o intercruzamento de plantas da geração  $F_2$ .

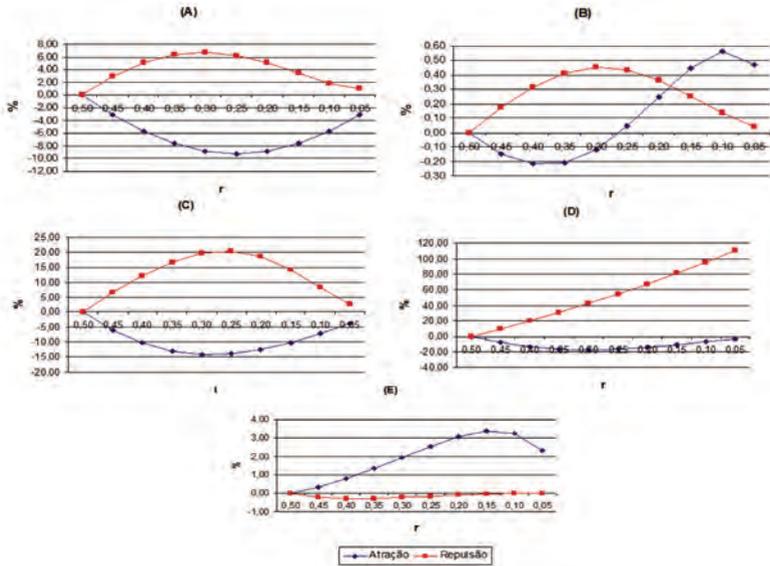


Figura 3. Alterações percentuais da variância nos modelos (A) sem epistasia, (B) epistasia recessiva, (C) epistasia dominante, (D) genes duplicados, (E) genes complementares na geração  $F_2$  em atração e repulsão.

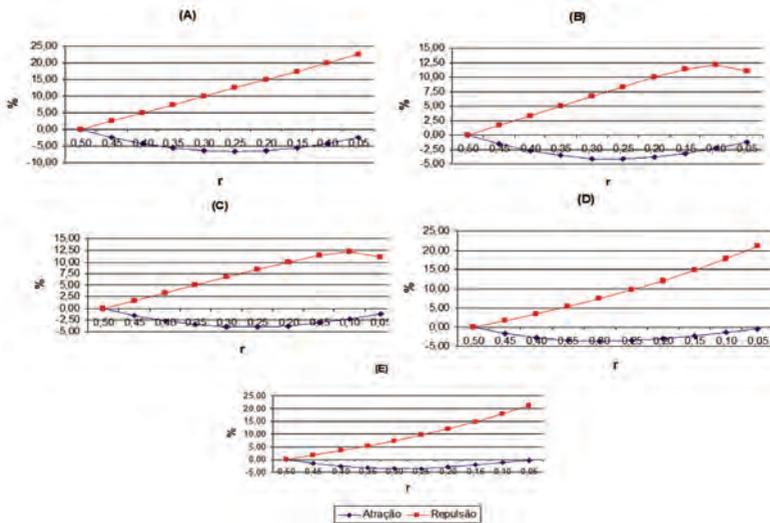


Figura 4. Alterações percentuais da variância nos modelos (A) sem epistasia, (B) epistasia recessiva, (C) epistasia dominante, (D) genes duplicados, (E) genes complementares na geração  $F_\infty$  em atração e repulsão.

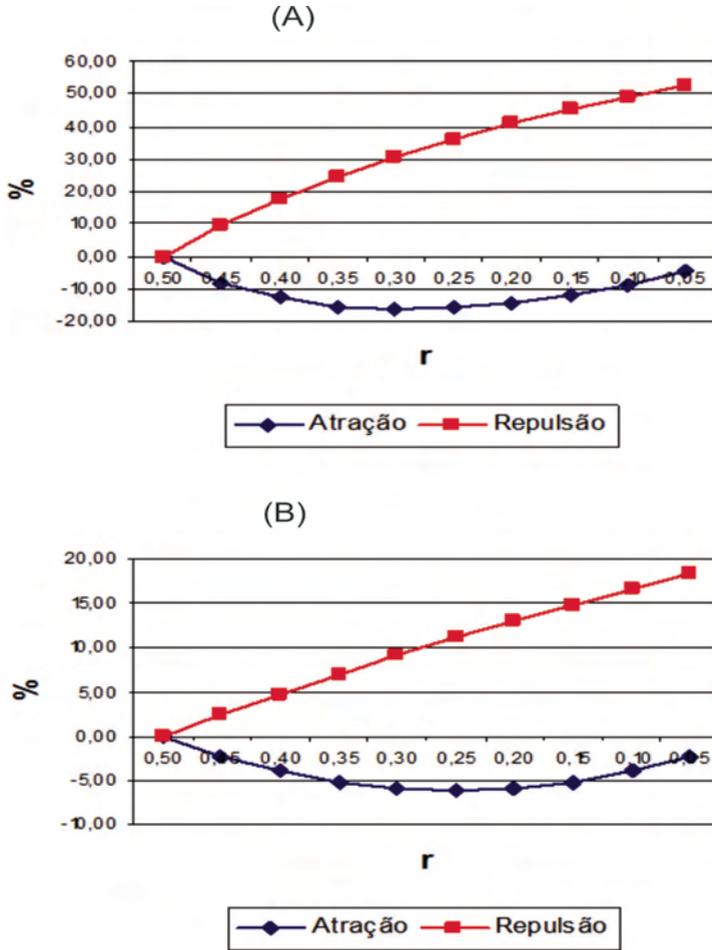


Figura 5. Alterações percentuais nas frequências relativas do genótipo AABB nas gerações (A)  $F_2$  e (B)  $F_\infty$  em atração e repulsão.

Este trabalho corrobora com os resultados encontrados na literatura, que relatam não haver vantagens na realização de intercruzamentos entre plantas  $F_2$  na população base, antes dos processos de autofecundação e avaliação, em programas de seleção recorrente (BOS, 1977).

As interações epistáticas sugeridas por Cordeiro (2001) não promoveram, de modo geral, um maior incremento nas médias com a realização do intercruzamento, o que não oferece garantias de um aumento na frequência de indivíduos com os alelos favoráveis em homozigose. Deve-se, porém, observar que neste estudo foram considerados apenas dois genes, e, como os caracteres de importância econômica são de natureza quantitativa, ou seja, envolvem mais de dois genes, seria interessante considerar um estudo mais amplo e aprofundado dessas interações epistáticas nessas condições. As razões para tal sugestão são enumeradas: a) as interações epistáticas são possivelmente diferentes para cada par de genes; b) muitos pares de genes podem ser obtidos, mesmo com um número reduzido de locos; c) a expressão genotípica final é resultante dos efeitos genéticos individuais de cada loco, dos efeitos epistáticos de todos os pares de locos, do modelo de ligação (repulsão e atração), o qual pode ser diferente para cada par, das frequências gênicas e da distância de ligação. Assim, para simples modelos como esse não se conseguiu claramente deduzir uma forma geral para o modelo do efeito do intercruzamento em função das diferentes situações consideradas. Inferiu-se, assim, que o efeito geral do cruzamento não pode ser predito a priori, pois não se conhece o número de genes envolvidos no controle da característica, as fases de ligação, a distância de ligação entre os genes e o modelo ou modelos de interação epistáticas que estão atuando.

Aguiar (2003) discute que, em função do tempo despendido no intercruzamento, isto é, uma safra por intercruzamento na cultura do feijão, é questionável se esse tempo adicional gasto é mais vantajoso do que a avaliação mais extensiva das famílias em uma ou mais safras adicionais.

Guimarães e Fehr (1989) mostraram que foi mais vantajoso avaliar as famílias em duas safras, recombinando uma vez apenas, do que proceder dois intercruzamentos e avaliarem apenas uma safra. O mesmo comentário foi emitido para outras espécies, como arroz

(MARIN-GARAVITO, 1994; CAVEZAS-SANTACRUZ, 1995; OSPINA et al., 1997), milho (LIMA NETO, 1998), trigo (ALTMAN; BUSCH, 1984) e algodão (MEREDITH; BRIGDE, 1971). Nestes trabalhos, o intercruzamento adicional não contribuiu para o incremento nas médias nem nas variâncias genéticas.

Assim, em função do tempo e recursos dispendidos, este estudo não recomenda a realização de intercruzamentos entre plantas da geração  $F_2$ , uma vez que não é possível quantificar a frequência de indivíduos com os alelos favoráveis em homozigose, sob a hipótese de epistasia válida.

## **Conclusões**

A realização de intercruzamentos de plantas na geração  $F_2$  e  $F_\infty$  não permite prever se a frequência de indivíduos com os alelos favoráveis em homozigose irá aumentar, caso haja epistasia.

Os valores da média e a da variância populacional, considerando genes ligados com diferentes frequências de recombinação e alguns tipos de interação não alélica, apresentaram valores bem distintos para cada caso, dificultando qualquer tipo de predição para um sistema mais complexo envolvendo mais de dois genes.

## Referências

- AGUIAR, M. S. de. **Implicações do número de intercruzamentos nas propriedades genéticas de uma população segregante de feijoeiro.** 2003. 53 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- ALTMAN, D. W.; BUSCH, R. W. Random intermating before selection in spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 24, n. 6, p. 1085-1089, Nov./ Dec. 1984.
- BAJAJ, R. K.; BAINS, K. S.; CHAHAL, G. S.; KHBHRA, A. S. Effect of intermating and selection in barley. **Crop Improvement**, Ludhiana, v. 17, n. 1, p. 54-58, 1990.
- BEARZOTI, E. **Simulação de seleção recorrente assistida por marcadores moleculares em espécies autógamas.** 1997. 230 p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.
- BORLAND Delphi Enterprise.** Version 5. 0. São Paulo: Inprise Corporation 1999. 1 CD-ROM.
- BOS, I. More arguments against intermating  $F_2$  plants of a self-fertilizing crop. **Euphytica**, Wagenigen, v. 26, n. 1, p. 33-46, Feb. 1977.

CAVEZAS-SANTA CRUZ, J. D. **Análisis de la variabilidad genética entre líneas de arroz (*Oryza sativa* L.) derivadas de la población CNA – IRAT 2, em diferentes ciclos de recombinación.** Palmira: Universidad Nacional de Colombia, 1995. 63 f. (Monografía de Graduação) – Facultad de Ciências Agropecuárias de Palmira, Palmeira.

COMSTOCK, R. E. Quantitative genetics in maize breeding. In: WALDEN, D. B. (Ed.) **Maize breeding and genetics.** New York: J. Wiley, 1979. p. 191-206.

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

EBERHART, S. A. Techniques and methods for more efficient population improvement in sorghum. In: RAO, N. G. P.; HOUSE, L. R. (Ed.) **Sorghum in Seventies.** New Delhi: IBH, 1972. p. 197-213.

FATMI, A.; WAGNER, D. B.; PFEIFFER, T. W. Intermating schemes used to synthesize a population are equal in genetic consequences. **Crop Science**, Madison, v. 32, n. 1, p. 89-94, Jan./Feb. 1992.

FEHR, W. R. **Principles of cultivar development: theory and technique.** London: Collier Macmillan, 1987.. 525 p. v. 1.

FUJIMAKI, H. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. **Journal Agricultural Research Quarterly**, Tsukuba, v. 13, n. 3, p. 153-156, Oct. 1979.

GALLAIS, A. Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. **Biometrics**, Washington, v. 30, n. 3, p. 429-446, Sept. 1974.

GERALDI, I. O. Seleção recorrente no melhoramento de plantas. In: TALLER INTERNACIONAL SOBRE SELEÇÃO RECORRENTE EM ARROZ, 1., 1995, Goiânia. **Resumos...** Goiânia: CNPAF-EMBRAPA, 1995. p. 6..

GUIMARÃES, E. P.; FEHR, W. R. Alternatives strategies of recurrent selection for seed yield of soybean. **Euphytica**, Wagenigen, v. 40, n. 1/2, p. 111-119, Jan. 1989.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. Ames: Iowa State University Press, 1981. 468 p.

HANSON, W. D. The breakup of initial linkage blocks under selected mating systems. **Genetics**, Baltimore, v. 44, n. 5, p. 857-868, Sep. 1959.

LIMA NETO, F. P. **Efeito de uma geração adicional de recombinação sobre a resposta à seleção recorrente em milho (*Zea Mays* L.)** 1998. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, MG.

MARIN-GARAVITO, J. M. **Efecto do numero de ciclos de recombinación em la variabilidad de poblaciones de arroz (*Oryza sativa* L.)** 1994. 50 f. (Monografia). , Facultad de Ciências Agropecuárias de Palmira, Universidade Nacional de Colômbia Palmeira.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics: the study of continuous variation**. London: Chapman and Hall, 1982. 396 p.

MEREDITH JUNIOR., W. R.; BRIDGE, R. R. Breakup of linkage blocks in cotton, *Gossypium hirsutum* L. **Crop Science**, Madison, v. 11, n. 5, p. 695-698, sept./Oct. 1971.

MILLER, P. A.; RAWLINGS, J. O. Breakup of initial linkage blocks through intermating in a cotton breeding population. **Crop Science**, Madison, v. 7, n. 3, p. 199-204, May/June 1967.

MORAIS, O. P. **Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriunda de intercruzamentos, usando macho-esterelidade.** 1992. 251 f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

OSPINA, Y.; BORRERO, J.; GUIMARÃES, E. P.; CHATEL, M. Ciclos de intercruzamiento y variabilidad genética em plobaciones de arroz. In: GUIMARÃES E. P. (Ed.). **Selección recurrente en arroz.** Cali: CIAT, 1997. 240 p. (CIAT. Publicacion, 267).

PEDERSON, D. G. Arguments against intermating before selection in self-fertilizing species. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 45, n. 4, p. 157-162, 1974.

RAMALHO, M. A. P. **Melhoramento de plantas autógamias.** Lavras: UFLA, FAEPE, 2003. 66 p.

SILVELA, L.; DIEZ-BARRA, R. Recurrent selection in autogamous species under forced random mating. **Euphytica**, Wageningen, v. 34, n. 3, p. 817-832, Nov. 1985.

STUBER, C. W. Mating designs, field nursery layouts, and breeding records. In: FEHR, W. R.; HADLEY, H. H. (Ed.). **Hybridization of crop plants.** Madison: ASA/CSSA, 1980. p. 83-104.

**Embrapa**

---

*Amazônia Oriental*

Ministério da  
**Agricultura, Pecuária  
e Abastecimento**

GOVERNO FEDERAL  
**BRASIL**  
PAÍS RICO É PAÍS SEM POBREZA

CGPE 10138