

ALTERAÇÕES NAS PROPRIEDADES GENÉTICAS DA POPULAÇÃO CMS-39 SUBMETIDA À SELEÇÃO MASSAL PARA PROLIFICIDADE

GEOVANI FERREIRA ALVES¹, MAGNO ANTONIO PATTO RAMALHO², JOÃO CÂNDIDO DE SOUZA²

¹Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas, Rua Dr. João Sampaio, 2638, CEP. 13418-340 Piracicaba, SP. E-mail: gfalves@esalq.usp.br (autor para correspondência).

²Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras. Caixa Postal 37, CEP. 37200-000 Lavras, MG.

Revista Brasileira de Milho e Sorgo, v.1, n.3, p.89-101, 2002

RESUMO - A seleção recorrente tem por finalidade aumentar a frequência dos alelos favoráveis. Entretanto, deve ser mantida a variabilidade, para se ter contínuos ganhos com o processo seletivo. Para atingir esse objetivo, existem inúmeras opções de métodos de melhoramento. Um deles é a seleção massal para prolificidade, fundamentada na correlação genética positiva e alta entre o número de espigas por planta (prolificidade) e a produtividade de grãos e a maior herdabilidade do caráter sob seleção. Na avaliação de seis ciclos de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39, ao contrário de alguns resultados relatados na literatura, não ficaram evidenciados ganhos para a produtividade de grãos, embora tenha sido detectado ganho para prolificidade. Uma das possíveis causas do insucesso seria devido à ausência de variabilidade genética dos caracteres envolvidos na seleção. Para comprovar a hipótese formulada e verificar se houve alterações nos componentes da variância genética da população CMS-39, do ciclo original (C0) e do quinto ciclo (CV) seletivo, foi realizado o presente trabalho. Para isso, foram avaliadas 200 famílias S_1 e as correspondentes 100 famílias de meios-irmãos e 100 de irmãos germanos, para o C0 e CV, perfazendo um total de 400 famílias para cada ciclo seletivo. Essas avaliações foram realizadas em duas localidades no sul de Minas Gerais, Lavras e Ijaci, utilizando o delineamento látice triplo 10 x 10. As características avaliadas foram produtividade de espigas despalhadas e prolificidade. As estimativas dos componentes da variância genética e herdabilidade evidenciaram a existência de variabilidade na população CMS-39 e mostraram que o insucesso da seleção anteriormente realizada não pode ser atribuído à ausência de variabilidade genética. Contudo, as estimativas da herdabilidade (h^2) para o caráter prolificidade não foram superiores à da produtividade de espigas despalhadas e as correlações genéticas entre os dois caracteres não foram altas, demonstrando que a seleção indireta não seria uma boa alternativa nessa situação. Não ficou evidenciada redução nas estimativas dos componentes da variância genética da população do CV em relação à população do C0, demonstrando que o método seletivo utilizado não explorou toda a variância genética disponível. As estimativas do componente D_1 , que é a covariância entre os efeitos médios dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos, foram negativas em quase todas as situações, indicando que a frequência dos alelos favoráveis para esses caracteres, na população CMS-39, deve ser baixa. A variância aditiva (σ_a^2) explicou, em média, mais de 75% da variação genética total, permitindo inferir a predominância dos efeitos aditivos no controle de todos os caracteres considerados.

Palavras-chave: Genética quantitativa, estimativa de componentes de variância, seleção recorrente e *Zea mays*.

CHANGES IN THE GENETIC PROPERTIES OF CMS-39 MAIZE POPULATION SUBMITTED TO MASS SELECTION FOR PROLIFICACY

ABSTRACT - Recurrent selection aims to increase the frequency of favorable alleles. However, genetic variability must be maintained for sustained progress from selection and there are many options of breeding methods to reach this objective. Mass selection for prolificacy can be used due to the high positive genetic correlation between number of ears per plant (prolificacy, with high heritability) and grain yield. In the evaluation of six cycles for prolificacy in the CMS-39 maize population, differing from some literature results that did not attain gain for grain yield, it was obtained genetic progress. One of the possible causes for failing to increase yield may have been the lack of enough genetic variability in the traits submitted to selection. The present study was carried out to test the formulated hypothesis and to check for changes in the components of genetic variance of the original (CO) compared to the fifth (CV) selection cycle in CMS-39 population. Two hundred S_1 progenies and corresponding half and full sib progenies from C0 and CV were assessed at C0 and CV, totaling 400 progenies in each selection cycle. These assessments were carried out in two locations in southern Minas Gerais, Lavras and Ijaci, using a triple 10 x 10 lattice design. The traits evaluated were husked ear yield and prolificacy. The estimates of the genetic variance components and heritability suggested the presence of variability in the CMS-39 population indicating that the previous unsuccessful selection could not be attributed to lack of genetic variability. However, the heritability estimates (h^2) for the prolificacy trait were not higher than that of husked ear yield, showing that indirect selection would not be a good alternative in this case. No reduction in the estimates of genetic variance components was shown in the CV compared with the CO population, showing that the selection method used did not exploit the genetic variance available. The estimates of the D_1 component, which is the covariance between the mean effects of the alleles and the dominance effects of the homozygotes, were negative in all situations, indicating that the frequency of the favorable alleles for the traits studied in the CMS-39 population must be low. The additive component $\{\hat{\sigma}_a^2\}$ explained, on average, more than 75% of the total genetic variance indicating the predominance of the additive effects in the control of all the traits considered.

Key words: Quantitative genetics, Estimates of the genetic variance components, Recurrent selection and *Zea mays*.

A seleção recorrente tem por finalidade aumentar a frequência dos alelos favoráveis nas populações, isto é, o seu desempenho médio na expressão do caráter, mantendo a variabilidade para se continuar tendo progresso no futuro (Hallauer, 1990). Para atingir esse objetivo, existem inúmeras opções de métodos, envolvendo como unidade seletiva indivíduos e ou famílias (Paterniani & Campos, 1999). Pode-se, inclusive, realizar a seleção em um caráter visando a resposta em outro. Um desses procedimentos é a seleção massal para prolificidade proposto

por Paterniani (1978). O fundamento desse método é a correlação genética positiva e alta entre o número de espigas por planta (prolificidade) e a produtividade de grãos e, em geral, maior herdabilidade para o caráter prolificidade. Assim, selecionando plantas para maior número de espigas, que é um caráter de fácil mensuração, é possível obter resposta correlacionada na produtividade de grãos.

Há inúmeros relatos que mostram a eficiência de todos esses métodos em melhorar a expressão do caráter sob seleção (Barrientos *et al.*, 1999;

Leon & Coors, 2002). Contudo, Bento (2002), comparando os ciclos de seleção massal para prolificidade na população de milho brasileira CMS-39, verificou que não houve ganho para a produtividade de grãos. Uma das prováveis explicações seria a variabilidade genética insuficiente para ser explorada com a seleção, tanto do caráter prolificidade como da produtividade de grãos. Contudo, o referido autor não estimou a variabilidade genética da população para comprovar essa hipótese.

Apesar dos inúmeros trabalhos sobre seleção recorrente, são escassas as informações a respeito das alterações na variabilidade genética das populações submetidas à seleção. As publicações disponíveis são principalmente com famílias de meios-irmãos. Nesse caso, o que se tem relatado é redução relativamente grande na variância genética aditiva com o primeiro ciclo seletivo e a posterior estabilização a partir de então (Carvalho *et al.* 2000; Vencosvsky *et al.* 1988). Quando se utiliza a seleção massal, mesmo sendo normalmente aplicada uma alta intensidade de seleção, não são esperadas alterações expressivas na variabilidade. Na literatura, não foi encontrada nenhuma informação a esse respeito.

Do exposto, foram estimados os componentes da variância genética da população CMS-39, do ciclo original C0 e do quinto ciclo CV de seleção massal para prolificidade, utilizada por Bento (2002), com o intuito de verificar se a não resposta aos cinco ciclos seletivos foi devido à pequena variabilidade genética e constatar se ocorreu alguma alteração nos componentes da variância genética com os ciclos seletivos.

Material e Métodos

Utilizou-se a população CMS-39, sintetizada pela Embrapa Milho e Sorgo, submetida anteriormente a três ciclos de seleção com famílias de meios-irmãos (Aguiar, 1986; Pacheco, 1987 e

Arriel, 1991). Posteriormente, essa população foi submetida a cinco ciclos de seleção massal para prolificidade (Bento, 2002). Na condução deste trabalho, foi utilizada uma amostra representativa do ciclo original (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade.

As populações do C0 e CV foram semeadas em campo, na safra 1999/2000, em baixa densidade, ou seja, 20 mil plantas ha⁻¹. Nas plantas contendo duas espigas, uma era autofecundada, a segunda, e a outra utilizada na obtenção de famílias de meios-irmãos (MI) - obtidas por meio de "SIB" de pólen oriundo de pelo menos 100 plantas aleatoriamente escolhidos na população - e de irmãos germanos (IG). Neste último caso, as plantas foram cruzadas aos pares ao acaso. Foram obtidas 100 famílias de MI e as correspondentes 100 famílias S₁ e 100 famílias de IG e as mesmas 100 famílias S₁ provenientes das plantas utilizadas como fêmea na obtenção de IG.

Foram avaliadas 100 famílias de meios-irmãos MI, 100 S₁ da mesma mãe dos meios-irmãos (S_{1_m}), 100 famílias de irmãos germanos IG e 100 famílias S₁ correspondentes (S_{1_c}). Para cada tipo de família, foi conduzido um experimento distinto. O delineamento utilizado foi látice triplo 10 x 10. Desse modo, foram conduzidos, em cada local, oito experimentos distintos, isto é, da população do C0, (MI, S_{1_m}, IG, S_{1_c}) e as mesmas quatro populações CV. No caso dos S₁s, procurou-se intercalar suas repetições com as famílias correspondentes.

Os experimentos foram conduzidos no campo experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras, no município de Lavras-MG, e na fazenda experimental da FAEPE, no município de Ijaci-MG, no ano agrícola 2001/2002.

As parcelas foram constituídas por uma linha de 3m, com espaçamento entre linhas de 0,9m. Na ocasião do plantio, foi semeado o dobro de

sementes, ou seja, 30 sementes por parcela, sendo que 20 dias após a semeadura foi realizado o desbaste, deixando-se um total de 15 plantas por parcela. Os demais tratamentos culturais foram os mesmos comumente empregados para a cultura do milho no sul de Minas Gerais. As características avaliadas foram a produtividade de espigas despalhadas (kg parcela⁻¹) e o índice de prolificidade (número médio de espigas por planta, em cada tratamento).

Foram, então, realizadas as análises individuais, considerando todos os efeitos como aleatórios, excetuando-se a média. Posteriormente, foi realizada a análise conjunta, considerando todas as fontes de variação aleatórias, com exceção da média e de locais. As estimativas dos parâmetros genéticos

e fenotípicos foram obtidas segundo Ramalho *et al.* (2000). Com base nessas estimativas, foram estimados os componentes da variância genética, ou seja, σ^2_A , σ^2_D , D_1 e D_2 , pelo método dos quadrados mínimos ponderados, segundo procedimento apresentado por Ramalho *et al.* (1993).

Resultados e Discussão

Os resumos das análises da variância conjunta, para os dois locais, considerando os diferentes tipos de famílias, estão apresentados nas Tabelas 1 e 2. Para produtividade de espigas despalhadas e prolificidade, é oportuno salientar que a interação famílias e locais foi significativa em todos os casos, exceto quando se avaliaram famílias de meios-irmãos

TABELA 1. Resumo dos resultados das análises de variância conjunta, para o caráter produtividade de espigas despalhadas (kg parcela⁻¹), obtidos nos diferentes tipos de famílias provenientes da população do ciclo zero (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39. Lavras e Ijaci, MG, 2001/2002.

Tipo de Família	QM			Erro	Média	CV (%)
	Locais (L)	Famílias (F)	LxF			
$S_{IM} - C 0$	36,230 **	0,617 **	0,250 **	0,081	1,24	22,87
$MI - C 0$	87,780 **	0,567 **	0,286 *	0,223	2,25	20,97
$S_{IG} - C 0$	24,540 **	0,438 **	0,185 **	0,054	1,38	16,86
$IG - C 0$	65,010 **	0,404 **	0,220 **	0,096	2,49	12,49
$S_{IM} - C V$	21,703 **	0,726 **	0,213 **	0,110	1,25	26,62
$MI - C V$	46,728 **	0,473 **	0,240 ns	0,252	2,46	20,44
$S_{IG} - C V$	30,480 **	0,498 **	0,157 **	0,054	1,20	19,31
$IG - C V$	72,600 **	0,663 **	0,220 **	0,105	2,41	13,42

*, ** Teste de F significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente

S_{IM} famílias S_1 ligadas a meios-irmãos

MI famílias de meios-irmãos

S_{IG} famílias S_1 ligadas a irmãos-germanos

IG famílias de irmãos-germanos.

TABELA 2. Resumo dos resultados das análises de variância conjunta, para o caráter prolificidade, obtidos nos diferentes tipos de famílias provenientes da população do ciclo zero (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39. Lavras e Ijaci, MG, 2001/2002.

Tipo de Família	QM				Média	CV (%)
	Locais (L)	Famílias (F)	LxF	Erro		
$S_{IM} - C0$	1,710 **	0,112 **	0,057 **	0,024	0,98	15,73
$MI - C0$	0,720 ns	0,101 **	0,047 **	0,022	1,14	13,27
$S_{IG} - C0$	0,120 ns	0,129 **	0,075 **	0,029	1,04	16,32
$IG - C0$	1,290 **	0,107 **	0,061 **	0,026	1,15	13,92
$S_{IM} - CV$	2,190 **	0,185 **	0,070 **	0,032	0,95	18,91
$MI - CV$	0,030 ns	0,071 **	0,035 **	0,018	1,16	11,56
$S_{IG} - CV$	0,540 *	0,185 *	0,121 **	0,050	0,95	23,57
$IG - CV$	0,060 ns	0,097 **	0,057 **	0,023	1,18	12,88

*, ** Teste de F significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente

S_{IM} famílias S_1 ligadas a meios-irmãos

MI famílias de meios-irmãos

S_{IG} famílias S_1 ligadas a irmãos-germanos

IG famílias de irmãos-germanos

do quinto ciclo (MI-CV), para produtividade de espigas despalhadas. Isso indica que o comportamento das famílias não foi coincidente nos diferentes ambientes e que é importante obter os componentes da variância genética por local. Constatou-se também que ocorreu diferença significativa entre famílias, para os dois caracteres, nos diferentes tipos de famílias avaliados.

Como foi avaliado número expressivo de famílias derivadas da população do C0 como de CV, é possível comprovar os resultados relatados por Bento (2002), ou seja, se ocorreu progresso ou não com a seleção comparando as médias obtidas, independente do tipo de famílias. Considerando a prolificidade, o caráter em que a seleção foi diretamente

efetuada, verificou-se que, na média dos dois locais, o número médio de espigas foi de 1,10 no C0 e o mesmo valor no CV (Tabela 3). Quando se desconsideram as famílias endogâmicas, isto é, considerando a média das 100 famílias de meios-irmãos e 100 de irmãos-germanos, a média de C0 passa a ser 1,14 e do CV 1,17, ou seja, incremento médio de 2,18%, isto é, 0,44% por ciclo. Em experimentos conduzidos no ano anterior, avaliando as populações em equilíbrio do C0 e CV, Bento (2002) estimou ganho médio para esse caráter de 1%.

Quando se considera a comparação do C0 e CV para a produção de espigas despalhadas, observou-se (Tabela 3) que, utilizando apenas famílias não endogâmicas e para Lavras, local onde foi

TABELA 3. Média geral dos caracteres produtividade de espigas despalhadas e prolificidade, nos diferentes tipos de famílias, nas populações do ciclo zero (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39. Lavras e Ijaci, MG, 2001/2002.

Caráter	Local	Ciclo	Média			Média Geral
			S_1	MI	IG	
Produtividade de espigas despalhadas (kg parcela ⁻¹)	Lavras	C 0	1,54 b	2,63 a	2,81 a	2,33
		C V	1,43 b	2,74 a	2,76 a	2,31
		Média	1,48	2,69	2,79	2,32
	Ijaci	C 0	1,09 b	1,87 a	2,16 a	1,70
		C V	1,02 b	2,18 a	2,06 a	1,75
		Média	1,05	2,03	2,11	1,73
	Conjunta	C 0	1,31 b	2,25 a	2,49 a	2,02
		C V	1,23 b	2,46 a	2,41 a	2,03
	Prolificidade	Lavras	C 0	1,05 a	1,17 a	1,20 a
C V			0,96 a	1,17 a	1,19 a	1,11
Média			1,00	1,17	1,19	1,12
Ijaci		C 0	0,98 a	1,10 a	1,10 a	1,06
		C V	0,93 a	1,16 a	1,17 a	1,08
		Média	0,95	1,13	1,13	1,07
Conjunta		C 0	1,01 a	1,14 a	1,15 a	1,10
		C V	0,95 a	1,16 a	1,18 a	1,10

Médias com a mesma letra nas linhas dos locais e análise conjunta não diferem pelo Teste de Scott & Knott, a 5% de significância.

efetuada a seleção, a média de C0 foi de 2,72 kg parcela⁻¹ e de CV 2,75 kg parcela⁻¹. A superioridade da média do CV foi apenas 1,10% acima do C0, isto é, um progresso anual de 0,20%. Bento (2002), como já comentado, avaliou as populações em equilíbrio de C0 e CV, em duas safras e duas épocas de semeadura dentro de cada safra, e constatou que só houve progresso com a seleção na produtividade de grãos em apenas uma das épocas de semeadura em um dos anos. Esse autor apresentou algumas razões para não terem sido detectados ganhos na

produtividade de grãos. Entre elas, cita a pequena variabilidade para o caráter sob seleção, ou seja, o número de espigas por planta e para a resposta indireta à produtividade de grãos.

É interessante observar que, considerando os dois locais, as estimativas da herdabilidade para prolificidade foram, de modo geral, ligeiramente inferiores à obtida produtividade de espigas despalhadas: para prolificidade no C0, a herdabilidade foi, em média, de 39,0%, enquanto que para produtividade de espigas despalhadas este

valor foi de 51,5% (Tabela 4). É provável que essa seja uma das razões do insucesso na seleção para prolificidade visando a produção de espigas despalhadas obtidas nessa população por Bento (2002). Isso se deve ao fato de que a resposta correlacionada à seleção só será superior à seleção direta se a herdabilidade do caráter sob seleção for superior à herdabilidade do outro caráter. Além do mais, é necessário que os dois caracteres apresentem correlação genética positiva e alta (Falconer & MacKay, 1996), o que também não foi constatado nesse caso. Na média dos diferentes tipos de famílias, a correlação genética observada em Lavras, por exemplo, foi baixa, inferior a 0,33 (Tabela 5).

Ressalta-se que, em quase todos os casos, os limites inferiores e superiores associados às estimativas da herdabilidade (Tabela 4) não foram muito expressivos. Em apenas seis casos envolvendo os caracteres o limite inferior foi negativo, permitindo, assim, inferir que o valor das estimativas poderia ser nulo nessas situações. Infere-se, então, que, na maioria dos casos, com 95% de probabilidade a estimativa da herdabilidade é diferente de zero. Na análise conjunta, o valor médio para a herdabilidade no C0 foi de 51,2% e no CV, de 61,9%, indicando a existência de variabilidade suficiente para o progresso com a seleção, ou seja, não seria a falta de

TABELA 4. Estimativas de herdabilidade para a seleção entre médias das famílias (\hat{h}^2) e respectivos limites inferiores (LI) e superiores (LS), com 95% de probabilidade, para os caracteres produtividade de espigas despalhadas e prolificidade, nas populações do ciclo zero (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39. Lavras e Ijaci, MG. 2001/2002.

Caráter	Local	Ciclo	$S_1^{(1)}$	MI	IG	Média
Produtividade de espigas despalhadas (kg parcela ⁻¹)	Lavras	C 0	77,5 (67,8 ; 84,5)	41,7 (13,3 ; 60,8)	46,1 (24,8 ; 62,1)	55,1
		C V	75,0 (63,8 ; 82,8)	27,6 (-7,6 ; 51,3)	59,6 (43,1 ; 71,8)	54,1
	Ijaci	C 0	64,6 (48,9 ; 75,7)	53,5 (30,9 ; 68,7)	25,7 (-4,8 ; 48,1)	47,9
		C V	66,9 (52,4 ; 77,2)	30,5 (-3,3 ; 53,2)	45,9 (23,8 ; 62,3)	47,8
	Conjunta	C 0	58,7 (38,6 ; 72,2)	49,6 (25,0 ; 66,1)	45,4 (18,9 ; 63,3)	51,2
		C V	69,6 (54,7 ; 79,5)	49,2 (24,6 ; 65,9)	66,8 (50,7 ; 77,7)	61,9
Prolificidade	Lavras	C 0	48,6 (27,6 ; 64,2)	52,9 (34,3 ; 66,9)	43,1 (19,8 ; 60,3)	48,2
		C V	45,2 (23,1 ; 61,7)	49,0 (28,1 ; 64,4)	58,5 (41,5 ; 71,0)	50,9
	Ijaci	C 0	33,4 (6,5 ; 53,4)	25,6 (-4,9 ; 48,1)	30,3 (2,8 ; 51,0)	29,8
		C V	41,8 (17,9 ; 59,4)	12,0 (-24,0 ; 38,6)	24,3 (-6,8 ; 47,2)	26,0
	Conjunta	C 0	45,5 (19,0 ; 63,3)	53,3 (30,6 ; 68,6)	43,0 (15,3 ; 61,6)	47,3
		C V	48,5 (23,5 ; 65,4)	50,6 (26,6 ; 66,8)	41,8 (13,5 ; 60,8)	47,0

⁽¹⁾ famílias (S_1); famílias de meios-irmãos (MI) e famílias de irmãos-germanos (IG)

variabilidade a razão do insucesso obtido com a seleção massal para a produtividade.

TABELA 5. Estimativas da correlação genética entre a produtividade de espigas despalhadas e a prolificidade $\{r_{G_y}\}$, obtidas para as famílias não endogâmicas das populações do ciclo zero (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39. Lavras e Ijaci, MG. 2001/2002.

Tipo de Família	Correlação genética (r_{G_y})	
	Ijaci	Lavras
MI - C 0	-0,309 *	0,194 ns
IG - C 0	-0,181 ns	0,654 **
MI - CV	0,828 **	0,334 **
IG - CV	0,049 ns	0,101 ns
Média	0,097	0,321

**,*: Significativo a 1 e 5% de probabilidade, pelo teste t.

A comparação das estimativas de herdabilidade obtidas com as relatadas na literatura é difícil de se realizar, em função das diferenças na unidade seletiva, no número de famílias e na população utilizada em cada situação. Contudo, para a população CMS-39, considerando a produtividade de espigas despalhadas, foram encontradas estimativas variando de 8,94% (Aguiar, 1986) a 31,2% (Arriel, 1991), com famílias de meios-irmãos, valores esses que são inferiores aos obtidos no presente trabalho, que, na média das duas populações (C0 e CV), na análise conjunta, foi de 56,6% para os diferentes tipos de famílias avaliados (Tabela 4).

Verificou-se também que a herdabilidade, quando se utilizaram famílias S_1 , foi maior do que

com meios-irmãos e irmãos-germanos. Esse fato é explicado pela maior liberação de variabilidade genética entre famílias de S_1 em relação às não endogâmicas (Souza Jr., 1989). Resultados semelhantes foram relatados por Lamkey & Hallauer (1987), comparando estimativas de herdabilidade de diferentes tipos de famílias, em trabalhos conduzidos nos Estados Unidos. Observou-se também, neste trabalho, uma ligeira superioridade da herdabilidade quando se avaliaram irmãos-germanos em relação a meios-irmãos. Esse fato é devido à maior precisão experimental obtida na avaliação de famílias de irmãos-germanos (Tabelas 1 e 2) e ao numerador da herdabilidade com irmãos-germanos, que contém $(1/2)\sigma_a^2 + (1/4)\sigma_D^2$, ao passo que com meios-irmãos, apenas $(1/4)\sigma_a^2$.

O que interessa neste trabalho é verificar se as estimativas da herdabilidade sofreram alterações do ciclo zero em relação ao quinto ciclo de seleção. Considerando o mesmo tipo de família, as alterações, de modo geral, foram de pequena magnitude e inconsistentes. Além do mais, pode-se considerar que as diferenças nos valores estiveram dentro dos intervalos de confiança (Tabela 4). É possível inferir que a seleção não alterou expressivamente o potencial das populações visando a obtenção de progressos adicionais com a seleção.

Com relação às estimativas dos componentes da variância genética, alguns aspectos são relevantes: a contribuição da variância de dominância dos homozigotos D_2 foi pequena, uma vez que os modelos sem esse componente, na maioria dos casos, sofreram pequena alteração (Tabelas 6 e 7); as estimativas da variância de dominância $\{\sigma_D^2\}$ foram negativas em quase todos os casos, indicando que o valor pode ser considerado nulo. Hallauer & Miranda Filho (1988), em um levantamento com 99 estimativas para a produtividade de grãos em milho, encontraram alguns valores também negativos para $\{\sigma_D^2\}$. Já para as populações BR 105 e BR 106, Takeda

TABELA 6. Estimativas dos componentes da variância genética, para o caráter produtividade de espigas despalhadas, obtidas da população do ciclo zero (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39. Lavras e Ijaci, MG. 2001/2002.

Componentes da variância genética	Lavras		Ijaci		Conjunta	
	C0	CV	C0	CV	C0	CV
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0,2293 (0,1993) ¹	0,1053 (0,1058)	0,3133 (0,1341)	0,1733 (0,1252)	0,1873 (0,0465)	0,1553 (0,0305)
$(\hat{\sigma}_D^2)$	-0,2106 (0,4426)	0,1280 (0,2561)	-0,5520 (0,2777)	-0,0666 (0,2812)	-0,2520 (0,0967)	-0,0153 (0,0879)
\hat{D}_1	-0,0502 (0,4089)	0,2811 (0,2234)	-0,4035 (0,2699)	0,0895 (0,2551)	0,0866 (0,1056)	0,4510 (0,1040)
\hat{D}_2	-0,0608 (2,5476)	-2,4433 (1,4386)	2,2384 (1,6368)	-1,4528 (1,5770)	-1,3072 (0,6925)	-4,3010 (0,7827)
R^2	0,9428	0,9727	0,9743	0,9819	0,9869	0,9878
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0,2338 (0,0561)	0,2638 (0,0635)	0,1332 (0,0281)	0,2833 (0,0370)	0,2582 (0,0375)	0,2338 (0,0884)
$(\hat{\sigma}_D^2)$	-0,2203 (0,1491)	-0,2381 (0,1763)	-0,1829 (0,0743)	-0,3056 (0,1057)	-0,3975 (0,0795)	-0,2284 (0,2584)
\hat{D}_1	-0,0598 (0,0682)	-0,0844 (0,0762)	-0,0369 (0,0351)	-0,1413 (0,0465)	-0,1094 (0,0262)	-0,1047 (0,0802)
R^2	0,9428	0,9333	0,9503	0,9743	0,9635	0,8041
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0,2074 (0,0605)	0,2357 (0,0659)	0,1167 (0,0411)	0,2726 (0,0620)	0,0903 (0,0439)	0,1857 (0,0677)
\hat{D}_1	-0,0765 (0,0766)	-0,1050 (0,0821)	-0,0568 (0,0514)	-0,2003 (0,0705)	-0,0321 (0,0558)	-0,1119 (0,0776)
R^2	0,9012	0,8927	0,8499	0,9025	0,6597	0,7531
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0,1948 (0,0331)	0,2096 (0,0417)	0,1091 (0,0166)	0,1929 (0,0384)	0,1297 (0,0485)	0,1606 (0,0741)
$(\hat{\sigma}_D^2)$	-0,2420 (0,1427)	-0,2771 (0,1776)	-0,2009 (0,0732)	-0,4463 (0,1661)	-0,2009 (0,1452)	-0,2626 (0,2787)
R^2	0,9281	0,9060	0,9320	0,8951	0,7508	0,6929
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0,1525 (0,0256)	0,1596 (0,0301)	0,0748 (0,0165)	0,1055 (0,0305)	0,0698 (0,0238)	0,0990 (0,0343)
R^2	0,8765	0,8487	0,8039	0,7057	0,6315	0,6247

¹Erro padrão da estimativa; R^2 : coeficiente de determinação;

$(\hat{\sigma}_A^2), (\hat{\sigma}_D^2), \hat{D}_1$ e \hat{D}_2 são as estimativas da variância genética aditiva, variância de dominância, covariância entre os efeitos médios dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos e a variância dos efeitos de dominância dos homozigotos, respectivamente

(1997) encontrou para (σ_D^2) valores positivos em ambos os casos.

Para peso de espigas despalhadas, como se constatou efeito expressivo da depressão por

endogamia, em média de 48% do desempenho das famílias de meios-irmãos e irmãos-germanos, pode-se argumentar que há efeito de dominância no controle do caráter. Certamente, para a maioria dos

TABELA 7. Estimativas dos componentes da variância genética, para o caráter prolificidade, obtidas da população do ciclo zero (C0) e do quinto ciclo (CV) de seleção massal para prolificidade, na população CMS-39. Lavras e Ijaci, MG. 2001/2002.

Componentes da variância genética	Lavras		Ijaci		Conjunta	
	C 0	CV	C 0	CV	C 0	CV
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0.0493 (0.0169) ¹	0.0400 (0.0190)	0.0267 (0.0999)	0.0080 (0.0066)	0.0360 (0.0166)	0.0240 (0.0056)
$(\hat{\sigma}_D^2)$	-0.0360 (0.0434)	-0.0200 (0.0446)	-0.0294 (0.2132)	0.0093 (0.0169)	-0.0413 (0.0370)	-0.0213 (0.0142)
\hat{D}_1	-0.0082 (0.0352)	-0.0062 (0.0394)	-0.0365 (0.2005)	0.0725 (0.0139)	0.0170 (0.0407)	0.0902 (0.0220)
\hat{D}_2	-0.1091 (0.2274)	-0.0827 (0.2532)	0.1986 (1.2214)	-0.4832 (0.0924)	-0.2686 (0.2768)	-0.7633 (0.1687)
R^2	0.9833	0.9711	0.4079	0.9961	0.9372	0.9805
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0.0566 (0.0065)	0.0456 (0.0069)	0.0108 (0.0159)	0.0378 (0.0106)	0.0477 (0.0114)	0.0341 (0.0140)
$(\hat{\sigma}_D^2)$	-0.0536 (0.0199)	-0.0326 (0.0189)	0.0040 (0.0480)	-0.0628 (0.0307)	-0.0665 (0.0261)	-0.0456 (0.0361)
\hat{D}_1	-0.0243 (0.0093)	-0.0186 (0.0096)	-0.0043 (0.0261)	0.0052 (0.0162)	-0.0216 (0.0083)	-0.0072 (0.0127)
R^2	0.9814	0.9695	0.4000	0.9425	0.9076	0.7807
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0.0549 (0.0104)	0.0415 (0.0080)	0.0106 (0.0137)	0.0318 (0.0136)	0.0245 (0.0106)	0.0208 (0.0100)
D_1	-0.0326 (0.0141)	-0.0192 (0.0118)	-0.0034 (0.0209)	0.0037 (0.0216)	-0.0142 (0.0120)	-0.0048 (0.0135)
R^2	0.9362	0.9394	0.3987	0.8625	0.7085	0.6639
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0.0428 (0.0059)	0.0348 (0.0053)	0.0084 (0.0061)	0.0406 (0.0053)	0.0242 (0.0110)	0.0292 (0.0101)
$(\hat{\sigma}_D^2)$	-0.0706 (0.0292)	-0.0339 (0.0245)	0.0010 (0.0386)	-0.0623 (0.0270)	-0.0426 (0.0383)	-0.0425 (0.0325)
R^2	0.9396	0.9319	0.3947	0.9405	0.6984	0.7571
$(\hat{\sigma}_A^2)$	0.0332 (0.0062)	0.0302 (0.0045)	0.0085 (0.0047)	0.0338 (0.0061)	0.0132 (0.0048)	0.0181 (0.0059)
R^2	0.8514	0.8992	0.3946	0.8615	0.6053	0.6535

¹Erro padrão da estimativa; R²: coeficiente de determinação;

$(\hat{\sigma}_A^2), (\hat{\sigma}_D^2), \hat{D}_1$ e \hat{D}_2 são as estimativas da variância genética aditiva, variância de dominância, covariância entre os efeitos médios dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos e a variância dos efeitos de dominância dos homozigotos, respectivamente

locos, a contribuição dos locos em heterozigose ($\hat{\sigma}$) é diferente de zero (Falconer & MacKay, 1996). Nessa situação, era esperado que a participação da variância de dominância na variância genética total fosse expressiva. Provavelmente, esse fato não foi

detectado devido ao grande erro associado à estimativa de $(\hat{\sigma}_D^2)$.

As estimativas da covariância entre os efeitos médios dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos (D_1) apresentaram valores negativos

na maioria dos casos, sendo esperado que isso ocorra. Embora não existam muitas estimativas a esse respeito na literatura, em todos os casos, os valores obtidos para a produtividade de grãos de milho foram também negativos (Takeda, 1997; Souza Jr. *et al.*, 2000). Em outras espécies, como feijão (Souza *et al.*, 1993) e arroz (Morais, 1992), o mesmo fato tem sido constatado. A ocorrência de estimativas de D_1 negativas é esperada quando a frequência dos alelos favoráveis na população é baixa (Fernandes, 1990).

O componente de variância genética mais expressivo foi a variância genética aditiva (σ_a^2). Considerando os dois caracteres e as duas populações, o modelo envolvendo apenas a (σ_a^2) explicou no mínimo 75% da variação genética total. Isso possibilita inferir a predominância da variância genética aditiva para as características estudadas nessa população. Resultados que corroboram essa observação são apresentados por Hallauer & Miranda Filho (1988) e Takeda (1997). As estimativas observadas da variância aditiva (σ_a^2) para o caráter prolificidade apresentaram valores ligeiramente superiores aos relatados por Takeda (1997) e Cepeda *et al.* (2000). Já para a produtividade de espigas despalhadas, essas estimativas foram semelhantes às observadas anteriormente para a população CMS-39, quando se utilizaram apenas famílias de meios-irmãos (Aguilar, 1986; Pacheco, 1987 e Arriel, 1991).

Pelo resultado da análise conjunta, a estimativa de (σ_a^2) não sofreu alteração expressiva com a seleção. Observa-se, inclusive, que ela apresentou no CV valor ligeiramente superior ao C0, resultados esses coerentes com os relatados em outros estudos, com a cultura do milho, porém utilizando especialmente famílias de meios-irmãos (Carvalho *et al.*, 2000; Vencosvsky *et al.*, 1988).

Conclusões

As estimativas dos componentes da variância genética e herdabilidade evidenciaram a existência

de variação na população CMS-39 e que o insucesso da seleção anteriormente realizada não pode ser atribuído à ausência de variabilidade genética. Contudo, as estimativas da herdabilidade (h^2) para o caráter prolificidade não foram superiores às da produtividade de espigas despalhadas e a correlação genética entre os dois caracteres não foi alta, demonstrando que a seleção indireta não seria uma boa alternativa na situação deste trabalho.

Não ficou evidenciada redução nas estimativas dos componentes da variância genética da população do CV em relação à população do C0. Isso demonstra que o método seletivo utilizado não explorou a variância genética disponível.

A variância aditiva (σ_a^2) explicou no mínimo 75% da variação genética total, permitindo inferir a predominância dos efeitos aditivos no controle dos caracteres peso de espigas despalhadas e prolificidade.

As estimativas do componente D_1 , que é a covariância entre os efeitos médios dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos, foram negativas em quase todas as situações. Isso indica que a frequência dos alelos favoráveis para esses caracteres, na população CMS-39, deve ser baixa.

Literatura Citada

AGUIAR, P.A. de. **Avaliação de progênies de meios-irmãos da população de milho CMS 39 em diferentes condições de ambiente.** 1986. 69f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras.

ARRIEL, E.F. **Avaliação de famílias de meios-irmãos da população de milho CMS 39 em duas densidades de semeadura.** 1991. 121f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras.

- BARRIENTOS, V.; SEGOVIA, M.; JESÚS, S.; DOUGLAS, E.; GOEVANNY, C.; ALBERTO, C.; ALEXANDER, H. Cinco ciclos de la metodología de selección recurrente fenotípica para prolificidad en la población Fpx-02b de maíz (*Zea mays L.*). In: Reunión Latinoamericana del maíz, 28., 1999, Sete Lagoas. **Memórias...** Sete Lagoas: EMBRAPA/CIMMYT, 1999. p.439-446. CD-ROM.
- BENTO D.A.V. **Seleção massal para prolificidade na época normal e na “safrinha”**. 2002. 70f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- CARVALHO, H.W.L. de; LEAL, M. de L. da S.; GUIMARÃES, P.E. de O.; PACHECO, C.A.A.P.; SANTOS, M.X. dos; CARVALHO, P.C.L. de. Três ciclos de seleção entre e dentro de progênies de meios-irmãos na população de milho CMS-52. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.35, n.8, p.1621-1628, 2000.
- CEPEDA, M.C.; SOUZA JR., C.L.; PANDEY, S.; LEON, L.N. Efeitos gênicos e oscilação genética associados à seleção recorrente intrapopulacional na população de milho SA₃. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.35, n.8, p.1885-1593, 2000.
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Edinburgh: Longman Group, 1996. 464p.
- FERNANDES, J.S.C. **Progressos esperados em linhagens de milho (*Zea mays L.*) via seleção recorrente intra e interpopulacional**. 1990. 233f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura Luiz Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- HALLAUER, A.R. Methods used in developing maize inbreds. **Maydica**, Bergamo, v.35, p.1-16, 1990.
- HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J. B. de **Quantitative genetics in maize breeding**. 2 ed. Ames: Iowa State University Press, 1988. 468p.
- LAMKEY, K.R.; HALLAUER, A.R. Heritability estimated from recurrent selection experiments in maize. **Maydica**, Bergamo, v.32, p.61-78, 1987.
- LEON, N. de; COORS, J. G. Twenty four Cycles of Mass Selection for Prolificacy in the Golden Glow Maize Population. **Crop Science**, Madison, v. 42, n.2, p.325-333, 2002.
- MORAIS, O. P. de **Análise multivariada da divergência genética de progenitores, índice de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriundo de intercruzamentos usando macho esterilidade**. 1992. 251f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- PACHECO, C.A.P. **Avaliação de famílias de meios-irmãos da população de milho CMS 39 em diferentes condições de ambiente - 2º ciclo de seleção**. 1987. 109f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- PATERNIANI, E. Phenotypic recurrent selection for prolificacy in maize (*Zea mays L.*). **Maydica**, Bergamo, v.23, n.1, p.29-34, 1978.
- PATERNIANI, E.; CAMPOS, M.S. Melhoramento do milho. In: BORÉM, A. (Ed.) **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: UFV, 1999. p.429-485.
- RAMALHO, M.A.P.; FERREIRA, D.F., OLIVEIRA, A.C. de. **A experimentação em genética e melhoramento de plantas**. Lavras: UFLA, 2000. 326p.
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos; ZIMMERMANN, M.J. de O. **Genética Quantitativa aplicada ao melhoramento de plantas**

autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia: UFG, 1993. 271p.

SOUZA, E.A.; FERREIRA, D.F.; RAMALHO, M.A.P. Sample-size for estimating the within plot variance in experiments designed to evaluate common bean progenies. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, n. 16, v. 4, p. 977 - 982, 1993.

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

SOUZA JÚNIOR, C.L.de; GERALDI, I.O.; VENCOSVKY, R. Response to recurrent selection under small effective population size. **Genetics and**

Molecular Biology, Ribeirão Preto, n. 23, v. 4, p. 841- 846, 2000.

TAKEDA, C.; **Estimativas dos efeitos da seleção recorrente intra e interpopulacional em linhagens de milho (*Zea mays* L.)**. 1997, 133f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

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