

EDUARDO ALLGAYER OSORIO

Engenheiro Agrônomo

Auxiliar de Ensino do Departamento de Fitotecnia
da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel da
Universidade Federal de Pelotas

Heterose e influência da ação gênica apistática em
cruzamentos interraciais de milho (Zea mays L.)

Tese apresentada à Escola Superior
de Agricultura "Luiz de Queiroz" da
Universidade de São Paulo, para
obtenção do título de Magister
Scientiae

PIRACICABA

São Paulo - Brasil

1972

Í N D I C E

	<u>Página</u>
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	
2.1. Estudos de herança da produção em cruzamentos en tre populações de fecundação livre de milho.....	3
2.2. Estimação de parâmetros genéticos em populações de fecundação livre de milho	6
3. MATERIAL	14
4. MÉTODOS	
4.1. Condução do experimento	17
4.2. Obtenção dos dados	17
4.3. Análise estatística	20
4.4. Contrastes analisados	21
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	23
6. CONCLUSÕES	31
7. RESUMO	32
8. SUMMARY	33
9. LITERATURA CITADA	34
AGRADECIMENTOS	
TABELAS	
GRÁFICOS	

1. INTRODUÇÃO

Os resultados experimentais obtidos antes de 1920 de aumento da produtividade do milho pelo uso de semente F1 de cruzamentos intervarietais entusiasmaram os pesquisadores da época. Eles viam com otimismo a possibilidade do cultivo em escala comercial da geração F1 de cruzamentos intervarietais. Contudo, este uso não chegou a se difundir entre os agricultores. GARDNER e LONNQUIST (1966) esclarecem que isso foi devido ao fato de populações diferentes terem, em diferentes locais, uma mesma denominação varietal. Assim, híbridos diferentes eram obtidos de cruzamentos entre variedades de mesmo nome, sendo muitos deles bastante inferiores. Além disto, não foi considerada na época a possibilidade de serem mantidos e melhorados estoques que mostrassem resposta heterótica favorável para distribuição aos produtores.

Estes e outros fatos, entre os quais o crescente interesse causado pelos resultados de aumento de produção obtidos a partir de 1920 nos cruzamentos entre linhagens autofecundadas, levou a uma diminuição do interesse existente no estudo das variedades de polinização livre e nos seus cruzamentos. Os pesquisadores passaram a se dedicar com prioridade à avaliação da capacidade de combinação das linhagens homozigotas, com vistas na formação de híbridos.

Após os primeiros progressos substanciais obtidos com híbridos entre linhagens, verificou-se que progressos subsequentes eram escassos e difíceis de serem alcançados. Os pesquisadores passaram a considerar que as populações de onde eram obtidas as linhagens precisavam ser melhoradas para que as novas linha-

gens aí selecionadas pudessem originar híbridos mais produtivos. O melhoramento eficiente de uma população exige, entretanto, o conhecimento da variabilidade hereditária presente, bem como da importância relativa dos diferentes componentes da variação genética. Uma outra possibilidade de obtenção de novas e melhores linhagens de milho reside na exploração de populações de origens - diversas daquelas comumente utilizadas. O eficiente uso destes materiais exige também o conhecimento do seu comportamento genético, notadamente quanto aos componentes genéticos da heterose. A consciência destes fatos despertou novamente nos melhoristas o interesse nas variedades de polinização livre e nos seus cruzamentos.

O presente trabalho pretende contribuir no sentido de obter informações sobre o comportamento genético nos cruzamentos envolvendo representantes de três raças de milho de grande diversidade genética. Essencialmente são analisadas comparativamente as gerações paternas, F₁s, F₂s, e retrocruzamentos. A análise comparativa dos valores medidos na geração F₁ com aqueles medidos nas gerações paternas informa sobre a heterose existente entre as raças estudadas. Os valores das gerações F₂ e retrocruzamentos, comparados com os de gerações anteriores propiciam conclusões relativas à influência da epístase.

Estas e outras informações, possíveis de serem obtidas do presente estudo, além de contribuírem para o conhecimento da Genética Quantitativa, constituem subsídios para um melhor conhecimento da base genética da heterose e permitem previsões referentes à eficiência da seleção nas raças estudadas.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Estudos de herança da produção em cruzamentos entre populações de fecundação livre de milho.

Foi DARWIN (1876) quem primeiro, com acuidade experimental, demonstrou que o aumento de vigor não era resultado direto do simples efeito de cruzamento. Ele havia verificado que cruzamentos entre diferentes flores de uma mesma planta ou entre diferentes plantas de uma família muito aparentada, davam pequeno ou nenhum vigor. Concluiu que o benefício por cruzamento não dependia de meras diferenças na constituição dos elementos sexuais.

Dos estudos feitos com cruzamentos entre raças e variedades de polinização livre de milho, merece inicial destaque o de BEAL (1877). Este autor relatou sobre a possibilidade de aumento da produção pelo cultivo da geração F1 de cruzamentos entre variedades. Em seus experimentos com híbridos intervarietais constatou serem estes de 10 a 50% mais produtivos do que as variedades parentais.

Quase meio século depois RICHEY (1922), reunindo os resultados de 244 cruzamentos intervarietais constatou que a produção do F1 excedia, em 82,4% dos casos a média dos pais e em 55,7% dos casos o pai mais produtivo. Verificou existir uma tendência das variedades mais produtivas originarem melhores híbridos.

PATERNIANI (1961) tendo estudado cruzamentos entre 12 raças de milho concluiu ser a produtividade destas o fator mais importante na previsão da produtividade dos híbridos entre elas, obtendo um valor de correlação de 0,677, significativo à 1%. Neste trabalho os híbridos produziram, em média, 132,7% em relação

à média dos pais correspondentes. HALLAUER e EBERHART (1966), tendo estudado em cruzamentos dialélicos 9 variedades e sintéticos de milho verificaram a existência de correlação ($r=0,43$, significativo à 1%) entre as produções das variedades e dos cruzamentos correspondentes.

Tentando correlacionar a produtividade dos híbridos intervarietais de milho com características dos seus pais, HAYES e OLSON (1919) haviam constatado que a resposta heterótica era maior nos cruzamentos entre pais diferentes quanto ao tipo de endosperma (dentado, duro ou amiláceo). Também RICHEY (1922) comprovou a existência desta associação nos cruzamentos estudados. Mais recentemente PATERNIANI (1961) obteve, em cruzamentos entre pais do mesmo tipo de endosperma, resposta heterótica igual e até mesmo superior àquela obtida nos cruzamentos entre tipos diversos de endosperma. Estes resultados discordaram daqueles anteriormente obtidos, e se devem à maior diversidade disponível neste último trabalho.

Comparando as produções de híbridos intervarietais com variedades testemunhas, KRUG et al (1943) obtiveram produções nos híbridos de 130 a 150% em relação às testemunhas. Quanto mais divergiam as variedades cruzadas em relação às suas origens, maiores eram os aumentos de produção constatados. As variedades brasileiras cruzadas com as mexicanas e americanas produziram 147 % e 138% em relação às testemunhas, enquanto que as variedades brasileiras ou americanas cruzadas entre si produziram 127% e 123%, respectivamente.

Resultados semelhantes foram obtidos por MOLL et al (1962). Nos experimentos por eles conduzidos, a heterose média avaliada nos cruzamentos entre variedades de uma mesma região foi 4% apenas, enquanto que nos cruzamentos entre variedades de diferentes regiões foi 24%. Portanto, relativo à média dos pais, os valores da heterose aumentaram com o acréscimo de diversidade genética. O isolamento geográfico se constitui, segundo os autores, numa das causas de diferenças entre as variedades. Posteriormente, MOLL et al (1965) conduziram um estudo no sentido de verificarem se a heterose continuava a aumentar com acréscimos constantes de diversidade genética. Admitiram que diferenças cumulativas entre populações isoladas podem eventualmente tornarem-se suficientemente grandes, à ponto de causarem desequilíbrio gênico, reduzindo a heterose manifestada nos cruzamentos. Em termos de Evolução seria um passo para a especiação. Para este estudo intercruzaram populações de 4 regiões geográficas com diferentes graus de isolamento. Os resultados mostraram que a heterose aumentava com a diversidade genética crescente, porém dentro de um limite de divergência além do qual ocorriam decréscimos na heterose manifestada nos cruzamentos.

LONNQUIST e GARDNER (1961), combinando entre si 12 variedades e compostos constataram que a produção da geração F1 foi, em média, 8,5% superior à média dos pais correspondentes. Concluíram que, embora houvessem no grupo de cultivares estudados diferenças fenotípicas evidentes, as divergências genotípicas eram limitadas, tal como evidenciava o baixo grau de heterose manifestado para produção. Esta conclusão entretanto é discu-

tível. É sabido ser necessário a existência de diversidade genética para a manifestação de vigor híbrido. Contudo, segundo CRESS (1966), falta de resposta heterótica não significa necessariamente ausência de diversidade genética.

2.2 Estimação de parâmetros genéticos em populações de fecundação livre de milho.

Foi somente depois que se combinaram os conhecimentos de Matemática, Estatística e Genética que progrediram os estudos de modelos destinados à estimação dos parâmetros genéticos das populações.

A decomposição matemática da variância genética em porções aditiva, dominante e epistática foi proporcionada pela primeira vez por FISHER (1918) que teve seus estudos continuados por WRIGHT (1935). Os conceitos estabelecidos por estes autores foram utilizados na confecção de diversos esquemas posteriormente propostos para estimação dos componentes da variância genética em populações de indivíduos de polinização cruzada.

COMSTOCK e ROBINSON (1948 e 1952) propuseram, para a referida estimação, os esquemas experimentais que denominaram "De lineamentos I, II e III". HORNER et al (1955), estudando as limitações destes esquemas, concluíram que as variâncias genéticas aditiva e dominante eram por eles superestimadas, sendo a dominante mais que a aditiva.

Um outro esquema intensivamente utilizado para a estimação de parâmetros genéticos no milho foi o de Cruzamentos Dialélicos. Este modelo permite o estudo das progênies de todos os

cruzamentos possíveis com um grupo de linhagens ou variedades . Foi primeiro utilizado por SPRAGUE e TATUM (1942) e posteriormente por ROJAS e SPRAGUE (1952), GRIFFING (1956), HAYMAN (1954, - 1958 e 1960), KEMPTHORNE (1956), MATZINGER e KEMPTHORNE (1956), MATZINGER et al (1959), GARDNER e EBERHART (1966).

Visando estimar o grau médio de dominância dos genes - controladores da produção os pesquisadores vinham obtendo, para os indivíduos das primeiras gerações dos cruzamentos, valores que na maioria dos casos ultrapassavam a média dos pais. Estes resultados foram interpretados por HULL (1945 e 1952), EAST (1936), - CROW (1948), BRIEGER (1950) e outros, como indicadores da existência de sobredominância na transmissão dos caracteres determinantes da produção. Esta interpretação deu lugar a inúmeras especulações. Contudo, em diversos estudos feitos por ROBINSON et al (1955, 1956 e 1958), LONNQUIST e GARDNER (1961), MOLL et al - (1964), COMPTON et al (1965), onde foram medidas as variâncias - aditiva e dominante para produção, os valores para variância aditiva foram maiores do que aqueles para variância dominante. Estes resultados foram usados como evidências contra a aceitação da hipótese do efeito sobredominante dos genes, proposta para explicar a superioridade dos híbridos quando comparados com os pais.

SPRAGUE e TATUM (1942) mostraram que a capacidade geral de combinação era dependente do efeito aditivo dos genes, enquanto que a capacidade específica era dependente dos efeitos epistático e dominante dos genes. PATERNIANI (1961), estudando o comportamento, em relação à produção, de 12 variedades de milho e 63 cruzamentos entre elas verificou que, para o material estuda-

do, a capacidade geral era mais importante do que a capacidade específica de combinação. Concluiu que, para as variedades estudadas, genes com ação aditiva são relativamente mais importantes do que genes com ação não aditiva.

Os dados obtidos nas estimativas das variâncias genéticas em variedades de polinização livre de milho sugeriram a aceitação de um modelo heterótico relativamente simples, envolvendo apenas ação gênica aditiva com dominância parcial a completa dos genes para produção.

Usando os "Delineamentos I e II", ROBINSON et al (1955) mediram variâncias genéticas em populações derivadas do cruzamento entre linhagens de milho e entre variedades adaptadas. Constataram que o grau de dominância dos genes nas gerações F₂s dos híbridos desenvolvidos do cruzamento entre linhagens autofecundadas era diferente daquele medido no F₂ dos cruzamentos entre variedades de polinização livre. Nos cruzamentos entre linhagens, em 4 dos 5 experimentos feitos, as estimativas da relação entre variância dominante e variância aditiva, para produção, foram superiores àquela esperada quando a dominância dos genes envolvidos é completa. Os valores elevados desta relação foram considerados de ordem sobredominante. Contudo, os autores atribuíram sua ocorrência a desvios por efeitos de ligação genética em fase de repulsão, chamando-os "pseudo-sobredominantes". Reforçaram seu ponto de vista apontando a concordância de suas conclusões com aquelas expressas em trabalhos prévios realizados por ROBINSON et al (1949) e GARDNER et al (1953). Já nos cruzamentos entre variedades, as estimativas de variância genética aditiva foram su-

periores àquelas de variância genética dominante. Os autores explicam que, nos cruzamentos entre variedades, estas estimativas não estão sujeitas a desvios por ligação entre genes, tal como ocorre nas populações derivadas de cruzamentos entre linhagens autofecundadas.

Visando um esclarecimento do assunto, GARDNER e LONNQUIST (1959) mediram os graus de dominância e sobredominância para vários caracteres de espiga e planta, nas gerações F2 e F8 de cruzamentos entre linhagens de milho. Verificaram que, para todos os caracteres estudados, as estimativas dos graus de dominância e sobredominância eram menores em F8 que em F2. Consideraram isto como suporte da hipótese de que as estimativas de ordem sobredominante, normalmente obtidas para genes de produção, deviam desviar-se habitualmente para valores maiores, em função da existência de ligação em fase de repulsão entre genes não mais do que parcialmente a completamente dominantes. As estimativas obtidas de variância aditiva, maiores em F8 que em F2, evidenciaram ter ocorrido quebra da ligação genética durante as gerações de cruzamentos ao acaso, permitindo recombinações em F8 que não ocorreriam em F2. Os autores concluíram afirmando que "pseudo-sobredominância" devida à ligação em fase de repulsão apareceria em populações não em equilíbrio, tendendo a desaparecer com cruzamentos ao acaso entre os indivíduos destas populações. Segundo GARDNER (1963), estes e outros resultados experimentais não excluíram contudo a possibilidade de existência de sobredominância em alguns locos. Eles apenas reduziram a importância inicialmente atribuída a este tipo de ação gênica.

Considerando a hipótese da epístase ser o tipo de ação gênica de maior importância numa população, ROBINSON e MOLL (1965) manifestaram ponto de vista de que esta interação gênica diminuiria a efetividade de qualquer plano de seleção recorrente a ser conduzido com esta população. Nesta situação, os métodos aconselhados envolveriam necessariamente autofecundação e fixação dos genótipos a serem usados em híbridos de linhagens.

Em trabalho anterior, ROBINSON e COCKERHAM (1961) haviam admitido a hipótese de que a falta de relação linear entre os valores medidos em uma população e o grau de heterozigose dos indivíduos desta população suportaria a possibilidade da ação epistática ser um importante fator influente na ação dos genes. Para a verificação pretendida usaram duas variedades de milho e populações delas derivadas (F1, F2 e autofecundações delas). Compararam as médias obtidas dos tratamentos com os valores esperados, levando em consideração o grau de heterozigose. Verificaram que, para os caracteres medidos (produção e altura das espigas), esta relação foi essencialmente linear. Concluíram pela não existência de indícios de epistasia. No cruzamento considerado, houve manifestação de heterose para produção, mas não para altura das espigas.

POLAK et al (1957), usando cruzamentos intervarietais de milho, avaliaram o desempenho de gerações avançadas (F2 e retrocruzamentos) relativo aos F1s e aos pais. Visavam principalmente obter informações sobre a importância da epístase em tais populações. Para os caracteres: produção de grãos, comprimento e diâmetro da espiga, constataram ser o comportamento do F2 inter-

mediário entre o das populações paternas e Fls. Os autores interpretaram estes resultados como não oferecendo evidência da existência de importantes efeitos epistáticos. Concluíram ser a epístase um fator pouco importante nas populações estudadas, sugerindo que as interações não alélicas, se existentes, estariam compensadas entre si de forma a se anularem os seus efeitos. Contudo, admitiram a possibilidade de se detectar efeitos epistáticos em cruzamentos entre variedades, desde que estas fossem de origem mais diversa do que as que usaram. Embora as variedades estudadas fossem diferentes, maior diversidade genética seria necessário para observação de efeitos epistáticos. Segundo os autores, devido à extrema depressão ocorrida por autofecundação, as linhagens não se constituem num bom material para os estudos propostos, uma vez que a baixa produção dos pais provoca distorções nas comparações com materiais heterozigotos. Sugeriram finalmente que as populações de polinização livre, por serem mais apropriadas, fossem o material usado em estudos semelhantes àquele por eles desenvolvidos.

Discutindo a estimação de parâmetros genéticos através de funções lineares de variâncias e covariâncias, GARDNER (1965) comentou serem os erros de tais estimativas frequentemente muito grandes, sendo comum a obtenção de erros padrões de $1/3$ a $1/2$ dos próprios estimados. Assim, para obterem dados de confiança, os pesquisadores se viam obrigados a conduzir experimentos muito grandes, com delineamentos **complexos**, onde registrassem um grande número de dados em plantas individuais. Segundo o autor, as médias, que podem ser estimadas de forma mais fácil e com

maior precisão que as variâncias, também prestam boas informações genéticas. Por estes motivos sugeriu maior atenção à análise e interpretação das médias de variedades, seus cruzamentos e populações derivadas, quando se deseje informações sobre ação gênica.

GARDNER e PATERNIANI (1967), estudando a produção de seis variedades de milho, 15 Fls, F2s e 30 retrocruzamentos possíveis dos Fls com cada pai, constataram que as interações epistáticas aditiva x aditiva não eram significativas. Segundo os autores, estes resultados indicaram que esquemas simples podem ser usados no melhoramento genético das populações estudadas, sem que a epístase necessitasse ser levada em consideração.

Utilizando cruzamentos entre três variedades de milho, SILVA (1969) analisou a importância da epístase nos caracteres : produção de grãos, números de espigas por planta, número de fileiras de grãos por espiga, número de grãos por planta, peso médio de 50 grãos e número de dias para o florescimento. Concluiu ser o efeito desta interação gênica pouco importante na determinação dos valores médios estudados. Para a estimativa dos efeitos gênicos aconselhou o uso mais frequente de médias de cruzamentos intervarietais e de suas gerações avançadas.

Estudando diferentes variedades, em diferentes locais, diversos outros autores como ROBINSON et al (1955 e 1958), COMPTON et al (1965), HALLAUER e EBERHART (1966), STUBER et al (1966) , EBERHART et al (1966), CASTRO et al (1968) e ESCOBAR (1970) não encontraram evidências de maior importância da epístase. Em nenhum caso as interações não alélicas contribuíram significativa-

mente para a variância genética total. Nos materiais estudados, a variância aditiva interveio em maior proporção que a variância dominante, na variação genética total.

3. MATERIAL

O material utilizado consistiu de representantes das raças de milho Tuxpeño, Cateto Sulino Grosso e Tabloncillo. A raça Tuxpeño foi representada pela variedade Piramex, selecionada no Instituto de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ). A raça Cateto Sulino Grosso foi representada por uma população denominada de Uruguai III, obtida no Banco de Germoplasma do Instituto de Genética da ESALQ combinando-se seis coleções originais de milhos do Uruguai. A raça Tabloncillo foi representada por uma amostra de sementes obtidas do México (Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo) e multiplicada no Instituto de Genética da ESALQ.

Em cada um dos três cruzamentos possíveis entre os representantes dessas três raças foram estudadas comparativamente as gerações paternas, F₁, F₂ e retrocruzamentos para ambos os pais. Os 15 tratamentos estudados foram: (a) três populações de milho de polinização livre, (b) os três F₁s possíveis de cruzamentos diferentes entre elas, (c) os três F₂s correspondentes e (d) os seis retrocruzamentos conseguidos de cada F₁ com seus dois pais.

As três populações utilizadas são de origens geográficas diversas e possuem caracteres morfológicos bastante contrastantes entre si. São assim descritas :

Piramex. Representante do sintético originado do México pela combinação de 20 linhagens S₁ de milho Tuxpeño amarelo (WELLHAUSEN et al, 1952). Melhorado no Instituto de Genética da ESALQ, por seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos .

Apresenta boa produtividade, grãos amarelos, dentados e de peso elevado. Suas plantas são de porte alto, possuindo suas espigas um número de fileiras de grãos considerado médio.

Uruguai III. Representante da raça de milho denominada de Cateto Sulino Grosso (PATERNIANI e GOODMAN, em impressão) e que no Uruguai tem sido chamada de Amarillo Canario de Muchas Hileras. Pouco produtiva nas condições do Estado de São Paulo, tem sementes amarelas, de baixo peso. Suas plantas apresentam porte reduzido, com número elevado de fileiras de grãos nas espigas.

Tabloncillo. Raça de milho originada do México (WELLHAUSEN et al, 1952). De plantas de altura relativamente mediana, possui poucas fileiras de grãos nas espigas e sementes de peso relativamente alto.

Apesar de suas origens geográficas diversas, as três populações apresentam razoável adaptação às condições de Piracicaba, São Paulo, tornando-se assim adequadas para os estudos relatados.

Elas não possuem, nas condições ambientais em que foram testadas, diferenças marcantes em relação ao número de dias desde a semeadura até o florescimento. Foram escolhidas com atenção neste fato uma vez que diferenças maiores de ciclo forçariam o aparecimento de variações nos caracteres medidos, provocadas mais por modificação das condições ambientais do que por variações genéticas dos indivíduos.

As sementes representando os diferentes tratamentos como as gerações F1, F2 e retrocruzamentos, foram obtidas por polinizações manuais em 1962 e 1963, seguindo as normas usuais. As

polinizações foram sempre feitas planta a planta, procurando-se obter sementes de, pelo menos, 30 plantas de cada geração.

Para cada tratamento as sementes utilizadas provieram de amostras de mais de 20 espigas. Para assegurar boa representatividade dos tratamentos, tomou-se um número igual de sementes de cada espiga.

Relacionando, os 15 tratamentos estudados foram :

1. P_1 - Piramex
2. P_2 - Uruguai III
3. P_3 - Tabloncillo
4. $F1_1$ - Tabloncillo x Uruguai III
5. $F1_2$ - Tabloncillo x Piramex
6. $F1_3$ - Uruguai III x Piramex
7. RC_1 - (Tabloncillo x Uruguai III) x Tabloncillo
8. RC_2 - (Tabloncillo x Uruguai III) x Uruguai III
9. RC_3 - (Tabloncillo x Piramex) x Tabloncillo
10. RC_4 - (Tabloncillo x Piramex) x Piramex
11. RC_5 - (Uruguai III x Piramex) x Uruguai III
12. RC_6 - (Uruguai III x Piramex) x Piramex
13. $F2_1$ - Tabloncillo x Uruguai III
14. $F2_2$ - Tabloncillo x Piramex
15. $F2_3$ - Uruguai III x Piramex

4. MÉTODOS

4.1 Condução do experimento

O experimento foi instalado no município de Piracicaba, São Paulo, a uma altitude de 556 metros e latitude de 22° 43' S. Foi semeado no dia 7 de novembro de 1966.

Os 15 tratamentos (três progenitores, três Fls, três F2s e seis retrocruzamentos) foram semeados num ensaio em blocos ao acaso com seis repetições. O experimento apresentou assim um total de 90 parcelas. Cada parcela estava representada por uma fileira de 10 metros de comprimento. Nas fileiras foram semeados três grãos por cova, tendo-se desbastado mais tarde para uma planta por cova. A distância entre as covas foi de 0,30 metros.

A fim de se ter nas parcelas todas as plantas igualmente competitivas, 14 dias após a semeadura as falhas foram replantadas com sementes da variedade Pérola. As plantas desta variedade serviram apenas para proporcionarem competição, não sendo efetuadas medições ou anotações nas mesmas.

4.2 Obtenção dos dados

Uma vez desenvolvidas as plantas iniciou-se a tomada de dados. Os valores foram anotados individualmente para todas as plantas competitivas de todas as parcelas. Foram consideradas plantas competitivas aquelas que não possuíam falhas nas covas adjacentes.

Em cada parcela os caracteres foram medidos quase sempre em mais de 20 indivíduos. A tabela 1 apresenta o número exato de indivíduos medidos nas parcelas experimentais.

Foram anotados caracteres de planta e de espigas. Os dados relativos aos caracteres de planta foram tomados no campo, durante a realização do experimento e registrados em etiquetas - fixadas nas plantas. Foram anotados os seguintes caracteres :

a) Data de florescimento. Para cada planta foi registrado o dia de deiscência de polen. As datas anotadas serviram para o cálculo posterior dos valores do caráter número de dias - para o florescimento, contado da data de semeadura até a data de emissão do pendão.

b) Número de folhas abaixo e acima da espiga. Após o aparecimento da espiga foi feita a contagem do número de folhas existentes acima e abaixo dela. Estes valores são de utilidade - por representarem também o número de internódios da planta.

c) Altura das plantas e altura da espiga. Quando as - plantas atingiram seu completo desenvolvimento foi medida, com o auxílio de uma régua graduada de 5 em 5 centímetros, a altura das plantas e da espiga principal de cada planta. Foi considerado al tura das plantas a medida do solo até o ponto de inserção da ramificação primária mais baixa do pedúnculo. A altura da espiga foi considerada do solo até o ponto de inserção da espiga princi pal. Estes valores divididos pelo número de folhas total e abaixo da primeira espiga dão uma estimativa do comprimento médio - dos internódios das porções citadas das plantas.

d) Número de espigas por planta. Foi feita uma simples contagem, anotando-se inclusive os indivíduos que não haviam pro duzido espigas.

As espigas depois de colhidas foram colocadas em sacos que permitiam boa aeração. Desta forma, a umidade por ocasião das pesagens era bastante uniforme, principalmente entre as espigas de uma mesma parcela. Foram determinados os teores de umidade dos grãos de 5 plantas em cada parcela, tendo-se verificado ser muito pequena a variação dos valores obtidos. Assim, para o cálculo das estimativas de peso seco dos caracteres, foram levados em consideração, para cada parcela, os teores de umidade estimados pela média destas 5 determinações feitas.

No laboratório foram anotados os seguintes dados individuais :

a) Peso das espigas por planta. Com auxílio de uma balança, as espigas de cada planta foram pesadas, com aproximação de décimos de grama.

b) Número de fileiras de grãos por planta. Foi contado na porção mediana da espiga. Para as plantas que possuíam mais de uma espiga usou-se um valor médio das contagens feitas em todas as espigas da planta.

c) Número de grãos por fileira. Foi contado visando obter-se uma estimativa do número de grãos por planta, pela multiplicação destes valores pelo número de fileiras de grãos nas espigas.

d) Peso de 50 grãos. De uma amostra representativa de cada planta foram contados 50 grãos e pesados, com aproximação de décimos de grama.

e) Peso dos grãos. Tomado após as espigas terem sido debulhadas, também com aproximação de décimos de grama.

Os dados individuais anotados permitiram o cálculo das médias por parcela dos caracteres :

- a) Peso seco das espigas por planta
- b) Peso seco de grãos por planta
- c) Peso seco de 50 grãos por planta
- d) Número médio de grãos por planta
- e) Número de fileiras de grãos por espiga
- f) Número de folhas acima da espiga
- g) Número de folhas abaixo da espiga
- h) Número de dias para o florescimento
- i) Número de espigas por planta
- j) Altura das plantas
- l) Altura da espiga

Os valores de cada caráter por parcela foram representados por simples médias aritméticas obtidas somando-se os valores medidos em todas as plantas competitivas da parcela e dividindo-se pelo número destas, sem levar em consideração reduções do número ideal de plantas.

4.3 Análise estatística

Usando as médias calculadas por parcela, foi feita uma análise da variância, separada para cada caráter.

Foi testado a conveniência de proceder-se a transformação dos dados obtidos. Os testes efetuados com os valores dos caracteres: número de dias para o florescimento e número de espigas por planta, não demonstraram a necessidade de transformação

destes dados. Ainda para estes caracteres, a aplicação de teste de homogeneidade de variância demonstrou serem elas homogêneas. Ante a não evidência da necessidade de transformar os dados e levando em conta ainda o fato de estar-se analisando médias de, em geral mais de 20 valores, optou-se pela não transformação dos dados medidos e calculados.

4.4 Contrastes analisados

Visando detectar a ocorrência de interações não alélicas ou epistáticas, foram comparadas as médias obtidas nas gerações F2 e de retrocruzamentos, com aquelas das gerações paternas e F1. Relativo a qualquer gene, os indivíduos da população F1 - cruzados com um pai originarão outros que serão heterozigotos como o F1 ou homozigotos como o pai, na proporção de 1:1. Assim, na ausência de importantes influências epistáticas, os valores medidos nas populações de retrocruzamentos do F1 com os pais deverão ser intermediários entre aqueles do F1 e dos pais, desde que não haja diferenças de viabilidade ou fertilidade. MATHER (1949) expressa esta relação pelas equações :

$$\begin{aligned}\overline{RC} 1 &= 1/2 (\overline{P}_1 + \overline{F}_1) \\ \overline{RC} 2 &= 1/2 (\overline{P}_2 + \overline{F}_1) \end{aligned} \text{ e}$$

onde $\overline{RC} 1$ representa a média dos indivíduos no retrocruzamento do F1 com o pai 1; \overline{P}_1 , a média da população paterna 1; \overline{F}_1 , a média da população F1, e assim por diante.

Usando idêntico raciocínio, é fácil compreender que

$$\overline{F}_2 = 1/4 (\overline{P}_1 + \overline{P}_2 + 2 \overline{F}_1) = 1/2 (\overline{RC} 1 + \overline{RC} 2)$$

Assim, adotando o modelo proposto por Mather para estudo da ação gênica, foram analisados os contrastes :

$$A = 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2$$

$$B = 2\bar{RC}_1 - \bar{F}_1 - \bar{P}_1$$

$$C = 2\bar{RC}_2 - \bar{F}_1 - \bar{P}_2$$

$$D = 4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2$$

$$E = 2\bar{F}_2 - \bar{RC}_1 - \bar{RC}_2$$

Sendo os caracteres governados exclusivamente por genes sem ação epistática, B, C, D e E serão iguais a zero, dentro dos limites dos erros experimentais. No presente estudo estas comparações dos contrastes com zero foram feitas por meio do teste t.

A heterose, para todos os caracteres, foi avaliada medindo-se a significância do contraste A onde \bar{F}_1 corresponde à média dos indivíduos da primeira geração de cruzamento, \bar{P}_1 corresponde à média do pai 1 e \bar{P}_2 à média do pai 2. A obtenção de valores estatisticamente significativos para este contraste indica a existência de heterose no cruzamento, relativo ao caráter estudado, sugerindo a existência de divergência genética entre os pais.

Segundo MATHER (1949) espera-se geralmente, da análise baseada no F2, maior sensibilidade do que daquela baseada nos retrocruzamentos, uma vez que cobre uma maior amplitude de genótipos e fenótipos. Contudo, em alguns casos os retrocruzamentos revelam interações epistáticas que não aparecem nas análises em que o material usado é o F2.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Separadamente para cada caráter foram analisadas as médias obtidas nas parcelas dos 15 tratamentos estudados, em suas 4 repetições.

Nas tabelas 2 a 12 são apresentadas as análises das variâncias dos valores médios por parcela dos 11 caracteres considerados. Nelas aparecem ainda os valores e significâncias dos testes de F, os coeficientes de variação e as médias gerais de cada caráter analisado. Os valores dos coeficientes de variação indicaram uma boa precisão experimental. Apenas para três dos 12 caracteres analisados este coeficiente foi superior a 10%. Nenhum valor excedeu à 15%. O teste de F aplicado indicou existir, para todos os caracteres, diferenças altamente significativas (ao nível de 1% de probabilidade) entre os tratamentos analisados.

Os valores médios dos caracteres peso seco das espigas por planta, peso seco de grãos por planta, peso seco de 50 grãos, número médio de grãos por planta, número de fileiras por espiga, número de folhas acima da espiga, número de folhas abaixo da espiga, número de dias para o florescimento, número de espigas por planta, altura das plantas e altura das espigas, obtidos para cada tratamento, aparecem na tabela 13. O exame destes valores para as três populações usadas como pais (os tratamentos Piramex, Uruguai III e Tabloncillo) evidencia serem elas, para estas características, bastante diferentes entre si.

Com a finalidade de ter-se uma representação visual, foram elaborados gráficos usando-se os valores médios dos caracteres em cada geração. Para cada caráter foram construídos três

gráficos, cada um com os valores médios obtidos em um cruzamento. Nas figuras 1 a 11 estão as representações gráficas referidas. - Elas mostram como os valores medidos nos retrocruzamentos tendem a ser intermediários entre os valores dos Fls e dos pais correspondentes, tal como seria de se esperar na ausência de importantes interações não alélicas. Também evidente se mostra a tendência dos valores medidos nas gerações F2 em serem menores que - aqueles medidos nas gerações F1, sendo entretanto ainda intermediários entre os valores dos pais. Esta constatação não surpreende de uma vez que se admite ocorrer, na geração F2, redução da heterose manifestada em F1. Outra situação bastante evidenciada pelos gráficos é a de que pais mais produtivos tendem a originarem Fls também mais produtivos, o mesmo se verificando para os demais caracteres.

Na tabela 17 são apresentados, em porcentagem, os valores do caráter peso seco das espigas por planta, nas diversas gerações dos três cruzamentos estudados. O valor do F1 comparado com a média dos pais expressa o vigor de híbrido manifestado no cruzamento. Relativo à média dos pais, os Fls produziram 115,1% (Uruguai III x Piramex), 133,8% (Tabloncillo x Piramex) e 129,3% (Tabloncillo x Uruguai III). Valores semelhantes foram obtidos para o caráter peso seco de grãos por planta, cujas médias por parcela da geração F1 atingiram, relativamente à média dos pais, 113,5% (Uruguai III x Piramex), 131,7% (Tabloncillo x Piramex) e 127,5% (Tabloncillo x Uruguai III).

A maior resposta heterótica para produção foi portanto obtida no cruzamento entre as populações Piramex, variedade re-

presentante da raça Tuxpeño originária do México (latitude 22°N, longitude 98,5°W) e Tabloncillo, raça também originária do México (latitude 23,5°N, longitude 106°W). A menor resposta heterótica ocorreu no cruzamento entre as raças Uruguai III, cultivada na região de La Plata, Uruguai (latitude 34°S, longitude 57°W) e Piramex. A diversidade genética medida pela resposta heterótica foi, em qualquer dos três cruzamentos feitos, considerada grande.

Os dois híbridos mais produtivos foram os obtidos dos cruzamentos com a variedade Piramex. Das três populações estudadas esta foi a que apresentou maior produção. Estes resultados concordam com os relatados por PATERNIANI (1961) e HALLAUER e EBERHART (1966) quando também as populações mais produtivas originaram os híbridos de maior produtividade. Contudo, o híbrido mais produtivo em F1 não foi aquele obtido do cruzamento entre as duas populações de maior produção no experimento (Piramex e Uruguai III).

O número médio de dias para o florescimento variou entre 63,5 (valor médio obtido para a população Uruguai III) e 78,2 (valor médio obtido para a população Piramex). Os demais tratamentos levaram, como pode ser observado nos dados da tabela 13, em média, número de dias para o florescimento intermediário em relação aos valores acima referidos. Portanto, apesar da diversidade de origens existente, não ocorreram diferenças marcantes de ciclo nos materiais estudados. Ainda referente a ciclo, verificou-se que o F1 foi significativamente diferente da média dos pais nos três cruzamentos feitos (ver contraste A, analisado pa-

ra número de dias para o florescimento, nas tabelas 14, 15 e 16). Entretanto, os valores deste caráter medidos em F1 foram inferiores à média dos pais. Estes dados concordam com aqueles obtidos por MOLL et al (1965) que evidenciam a heterose para número de dias até o florescimento se manifestar na direção de precocidade.

Nas tabelas 14, 15 e 16 são apresentados, na primeira coluna, os valores calculados para o contraste A, em cada cruzamento feito. No cruzamento Uruguai III x Piramex (tabela 14) foram significativamente diferentes de zero apenas os valores de A calculados para os caracteres peso seco das espigas por planta, peso seco de 50 grãos, número de fileiras por espiga, número de dias para o florescimento e altura das plantas. Já no cruzamento Tabloncillo x Piramex (tabela 15), os valores calculados para A foram quase todos significativamente diferentes de zero, exceção feita àqueles calculados para os caracteres número de fileiras por espiga, número de folhas acima e abaixo da espiga e altura das espigas. Também para o cruzamento Tabloncillo x Uruguai III (tabela 16) a maioria dos valores de A calculados para os diferentes caracteres foi diferente de zero. Não obtiveram diferença significativa aqueles calculados para os caracteres número médio de grãos por planta, número de folhas abaixo da espiga e altura das plantas e das espigas.

Os valores estatisticamente significativos obtidos para este contraste A, analisado para cada caráter em cada cruzamento, confirmam a indicação de existência de razoável divergência genética entre as populações cruzadas, já evidenciada na aná

lise do caráter peso seco das espigas. O cruzamento Uruguai III x Piramex foi o que apresentou menor número de caracteres para os quais o contraste A foi significativo.

Nas tabelas 14, 15 e 16 foram reunidos os valores calculados para os contrastes B, C, D e E, bem como a interpretação destes valores.

No cruzamento Uruguai III x Piramex (tabela 14) a comparação B foi significativamente diferente de zero, apenas para o caráter número de folhas abaixo da espiga. A comparação C não foi significativamente diferente de zero para os caracteres considerados, exceção feita para o caráter número de fileiras por espiga. A comparação D foi significativamente diferente de zero apenas com relação ao caráter número de fileiras por espiga. Para nenhum caráter medido a comparação E apresentou valor significativamente diferente de zero.

No cruzamento Tabloncillo x Piramex (tabela 15) para nenhum caráter considerado o contraste B diferiu de zero. Situação inversa ocorreu com o contraste C cujos valores calculados para a maioria dos caracteres foram significativamente diferentes de zero (ao nível de 1% de probabilidade). Para esta comparação não diferiram de zero os valores calculados para os caracteres peso seco de 50 grãos, número de folhas acima da espiga, número de dias para o florescimento e número de espigas por planta. Já o contraste D foi diferente de zero apenas para o caráter número de folhas acima da espiga. O contraste E foi significativamente diferente de zero para os caracteres número de fileiras por espiga, número de folhas acima e abaixo da espiga, altura -

das plantas e das espigas.

Finalmente, no cruzamento Tabloncillo x Uruguai III (tabela 16) a comparação B foi significativa apenas para os caracteres peso seco de 50 grãos e número de espigas por planta. A comparação C não foi significativa para nenhum caráter. A comparação D o foi para os caracteres número médio de grãos por planta, número de fileiras por espiga, número de folhas abaixo da es piga, número de espigas por planta e altura das espigas, e a com paração E diferiu significativamente de zero para os caracteres peso seco das espigas por planta, peso seco de grãos por planta, número médio de grãos por planta, número de fileiras por espiga, altura das plantas e das espigas.

Uma análise geral da significância obtida nos contrastes analisados em cada cruzamento, mostra que Uruguai III x Pira mex foi o cruzamento que apresentou menos desvios dos valores es perados na ausência de interações não alélicas importantes. Sendo este o cruzamento que manifestou menor heterose para produção, conclui-se que no material estudado a ocorrência de epístases - foi mais frequente nos cruzamentos que exibiram maior vigor híbrido.

No estudo dos parâmetros genéticos foram utilizadas mé dias dos caracteres. A maioria dos autores têm obtido estimativas destes parâmetros pelo cálculo de variâncias e covariâncias. Estas estimativas estão, entretanto, sujeitas a erros consideráveis, exigindo uma técnica experimental complexa e trabalhosa. Segundo GARDNER (1965), as médias também prestam boas informações genéti cas, com a vantagem de poderem ser estimadas com maior precisão e

facilidade. Os resultados obtidos no presente trabalho, confirmam a possibilidade de obtenção de informações sobre ação gênica a partir de médias extraídas de cruzamentos interpopulacionais, em comparação com aquelas obtidas nas gerações avançadas destes cruzamentos.

Uma grande parte dos trabalhos de medição de variâncias genéticas no milho tem sido desenvolvida utilizando como material de estudo linhagens autofecundadas. ROBINSON e et al. (1955) verificaram que as estimativas da variância dominante em cruzamentos entre linhagens se desviavam de modo a tornarem-se "pseudo-sobredominantes". GARDNER e LONNQUIST (1959) demonstraram que a ocorrência de "pseudo-sobredominância" devida à ligação em fase de repulsão apareceria em populações não em equilíbrio, como o são as gerações F₂ obtidas do cruzamento entre linhagens autofecundadas. Estas evidências levaram a considerar as populações de polinização aberta, teoricamente em equilíbrio, como o material capaz de fornecer melhores informações sobre a ação dos genes em cruzamento. Um argumento importante considerado era que a excessiva depressão causada pela autofecundação, acompanhada da fixação de genes deletérios, promovem a formação de linhagens de baixíssima produção que usadas como pais nas comparações com material heterozigótico são facilmente superadas em produção. Estes fatos justificaram a preferência por populações de polinização livre para a condução do presente estudo.

O fato do experimento relatado ter sido conduzido em um único local, num só ano, se constitui numa restrição à extensão dos dados obtidos. É interessante contudo salientar que esta

restrição seria bastante mais importante se o material utilizado fosse linhagens, uma vez que as interações genótipo x ano e genótipo x local se acentuam bastante nestes materiais.

6. CONCLUSÕES

a) As populações de milho Piramex, Tabloncillo e Uruguai III possuem características agrônômicas bem contrastantes - entre si, a ponto dos caracteres analisados nos cruzamentos entre elas terem evidenciado diferenças altamente significativas.

b) As produções dos Fls oscilaram entre 133,8% (Tabloncillo x Piramex) e 115,1% (Uruguai III x Piramex), relativo à média dos pais, sugerindo a existência de acentuada diversidade genética entre as populações estudadas.

c) As maiores respostas heteróticas para produção se manifestaram nos cruzamentos com a população Tabloncillo, tendo o cruzamento Uruguai III x Piramex manifestado a menor heterose para produção.

d) Piramex, a mais produtiva das três populações de milho testadas, originou os dois híbridos mais produtivos obtidos.

e) A epístase não se constitui numa importante influência na expressão das médias dos caracteres estudados. Os desvios dos valores esperados com base num modelo sem epístase influenciando a herança dos caracteres foram mais frequentes nos cruzamentos interpopulacionais que exibiram maior heterose. O cruzamento Uruguai III x Piramex foi o que mostrou menos desvios.

f) A heterose para número de dias para o florescimento se manifestou no sentido de precocidade.

g) Médias extraídas de cruzamentos entre populações de milho de fecundação livre devem ser utilizadas com maior frequência para a obtenção de informações sobre ação gênica.

7. RESUMO

No presente trabalho é estudado o comportamento genético das populações de milho Piramex, Tabloncillo e Uruguai III. Para conseguir evidências sobre a heterose manifestada nos cruzamentos entre elas e a influência da ação gênica epistática, foram analisadas comparativamente as médias de diversos caracteres medidos - nas gerações paternas, F_1 s, F_2 s e de retrocruzamentos destas populações.

Os resultados obtidos sugerem a existência de acentuada diversidade genética entre estas populações, não tendo a epístase se manifestado como ação gênica importante na expressão das médias dos caracteres estudados. Os cruzamentos Tabloncillo x Piramex e Tabloncillo x Uruguai III que exibiram heterose mais acentuada apresentaram maior número de desvios dos valores esperados na ausência de ação epistática influenciando os genes, do que o cruzamento Uruguai III x Piramex, que exibiu menor heterose.

8. SUMMARY

The research reported in this thesis involved the genetic performance of the maize populations Piramex, Tabloncillo and Uruguai III. Crosses were made between these populations to study the manifestation of heterosis and the influence of epistatic gene action. The means of various characters obtained from parents, F_1 , F_2 generations and backcrosses were comparatively analysed.

The data obtained suggest great genetic diversity between these populations. Epistasis was not observed as an important gene action for the expression of the characters studied. The number of deviations from the expected values in the absence of epistasis was larger in the crosses Tabloncillo x Piramex and Tabloncillo x Uruguai III, which exhibited a higher degree of heterosis, than in the cross Uruguai III x Piramex, which exhibited a lower degree of heterosis.

9. LITERATURA CITADA

- BEAL, W.J. (1877) Report of the Professor of Botany and Horticulture. Rept. Mich. Bd. Agr., pp 41-59. Citado por G. F. Sprague (ed) 1955. Corn and corn improvement, cap. 5, p. 226. Academy Press Inc. New York.
- BRIEGER, F.G. (1950) The Genetic basis of heterosis in maize . Genetics 35: 420-445.
- CASTRO, M., C.O. GARDNER e J.H. LONNQUIST (1968) Cumulative gene effects and the nature of heterosis in maize crosses involving genetically diverse races. Crop. Sci. 8: 97-101.
- COMSTOCK, R.E. e H.F. ROBINSON (1948) The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. Biometrics 4: 254-266.
- _____ (1952) Estimation of average dominance of genes, in Heterosis, pp 494-516. Iowa State Col. Press, Ames, Iowa.
- COMPTON, W.A., C.O. GARDNER e J.H. LONNQUIST (1965) Genetic variability in two open-pollinated varieties of corn (Zea mays L.) and their F1 progenies. Crop. Sci. 5: 505-508.
- CRESS, C.E. (1966) Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. Genetics 53: 269-274.
- CROW, J.F. (1948) Alternative hypothesis of hybrid vigor. Genetics 33: 477-487.

- DARWIN, C. (1876) The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom. John Murray. Londres.
- EAST, E.M. (1936) Heterosis. *Genetics* 21: 375-397.
- EBERHART, S.A., R.H. MOLL, H.F. ROBINSON e C.C. COCKERHAM (1966) Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize. *Crop Sci.* 6: 275-280
- ESCOBAR, W.F. (1970) Estimacion de efectos geneticos aditivos, dominantes y espistaticos (aditivo x aditivo) em 4 raças de maiz de la Costa del Peru. Escuela Nacional de Agricultura. Colegio de Postgraduados. México. 140pp. Tese.
- FISHER, R.A. (1918) The Correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Royal Soc., Edinburgh* 52: 399-433.
- GARDNER, C.O., P.H. HARVEY, R.E. COMSTOCK e H.F. ROBINSON (1953) Dominance of genes controlling quantitative characters in maize. *Agron. J.* 45: 186-191.
- _____ e J.H. LONNQUIST (1959) Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. *Agron. J.* 51: 525-528.
- _____ (1963) Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding, in *Statistical Genetic and Plant Breeding*, pp 225-252. National Academy of Science - National Research Council. Washington.
- _____ (1965) Teoria de genética estadística aplicable a las medias de variedades, sus cruces y poblaciones afines. *Fitotecnia Lationoamericana* 2: 11-22.

GARDNER, C.O. e J.H. LONNQUIST (1966) Statistical genetic theory and procedures useful in studying varieties and intervarietal crosses in maize. CIMMYT Res. Bul Nº 2.

_____ e S.A. EBERHART (1966) Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22: 439-452.

_____ e E. PATERNIANI (1967) A genetic model used to evaluate the breeding potential of open-pollinated varieties of corn. Ciência e Cultura 19: 95-101.

GRIFFING, B. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. Jour. Biol. Sci. 9: 463-493.

HALLAUER, A.R. e S.A. EBERHART (1966) Evaluation of synthetic varieties of maize for yield. Crop. Sci. 6: 423-427.

HAYES, H.K. e P.J. OLSON (1919) First generation crosses between standard Minnesota corn varieties. Univ. of Minn. Tech. Bul. 183. Citado por GARDNER, C.O. e J.H. LONNQUIST (1966). Statistical genetic theory and procedures useful in studying varieties and intervarietal crosses in maize. CIMMYT Res. Bul. Nº 2.

HAYMAN, B.I. (1954) The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789-809.

_____ (1958) The theory and analysis of diallel crosses. II. Genetics 43: 63-85.

_____ (1960) The theory and analysis of diallel crosses. III. Genetics 45: 155-172.

- HORNER, T.W., R.E. COMSTOCK e H.F. ROBINSON (1955) Non-allelic gene interaction and the interpretation of quantitative genetic data. North Carolina Agric. Exp. Sta. Tech. Bull. Nº 118. Citado por W.F. ESCOBAR (1970). Estimación de efectos genéticos aditivos, dominantes y epistáticos (aditivo x aditivo) em 4 razas de maiz de la Costa del Peru. Escuela Nacional de Agricultura - Colégio de Pos-graduados. México. 140 pp. Tese.
- HULL, F.H. (1945) Recurrent selection for specific combining ability in corn. J.Am. Soc. Agron. 37: 134-145.
- _____ (1952) Recurrent selection and overdominance. Heterosis, pp 451-473. Iowa State Col. Press, Ames, Iowa.
- KEMPTHORNE, O. (1956) The theory of the diallel cross. Genetics 41: 451-459.
- KRUG, C.A., G.P. VIEGAS e L. PAOLIERI (1943) Híbridos comerciais de milho. Bragantia 3: 367-552.
- LONNQUIST, J.H. e C.O. GARDNER (1961) Heterosis in intervarietal crosses in maize and its implications in breeding procedures Crop Sci. 1: 179-183.
- MATHER, K. (1949) Biometrical genetics. Methuen & Co. Ltd, Londres. 162 pp.
- MATZINGER, D.F. e O. KEMPTHORNE (1956) The modified diallel table with partial inbreeding and interactions with environment. Genetics 41: 822-833.
- _____, G.F. SPRAGUE e C.C. COCKERHAM (1959) Diallel crosses of maize in experiments repeated over locations and years. Agron. J. 51: 346-350.

- MOLL, R.H., W.S. SALHUANA e H.F. ROBINSON (1962) Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* 2: 197-198.
- _____, M.F. LINDSEY e H.F. ROBINSON (1964) Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* 49: 411.
- _____, J.H. LONNQUIST, J. VELEZ FORTUNO e E.C. JOHNSON (1965) The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics* 52: 139-144.
- PATERNIANI, E. (1961) Cruzamentos interraciais de milho. Universidade de São Paulo - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Piracicaba, São Paulo. 46 pp. Tese.
- _____ e M.M. GOODMAN (1972) Races of maize in Brazil and adjacent areas. CIMMYT. México. Em impressão.
- POLAK, E., H.F. ROBINSON e R.E. COMSTOCK (1957). Inter-population hybrids in open-pollinated varieties of maize. *Amer. Nat.* 91: 387-391.
- RICHEY, F.D. (1922) The experimental basis for the present status of corn breeding. *J. Amer. Soc. Agron.* 14: 1-17.
- ROBINSON, H.F., R.E. COMSTOCK e P.H. HARVEY (1949) Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. *Agron. J.* 41: 353-359.
- _____ (1955) Genetic variances in open-pollinated varieties of corn. *Genetics* 40: 45-60.

ROBINSON, H.F., R.E.COMSTOCK, A.KHALIL e P.H.HARVEY (1956)

Dominance versus overdominance in heterosis. Evidence from crosses between open-pollinated varieties of maize. Amer. Nat. 90: 127-131.

_____, A. KHALIL, R.E. COMSTOCK e C.C. COCKERHAN (1958)

Joint interpretation of heterosis and genetic variances in two open-pollinated varieties of corn and their crosses. Genetics 43: 868-877.

_____ e C.C. COCKERHAN (1961) Heterosis and inbreeding

depression in population involving open-pollinated varieties of maize. Crop Sci. 1: 68-71.

_____ e R.H. MOLL (1965) Procedimientos utiles para

mejorar el comportamiento de cruces intervarietales. Fitotecnia Latinoamericana 2: 39-56.

ROJAS, B.A. e G.F. SPRAGUE (1952) A comparison of variance

components in corn yield trials: III. General and specific combining ability and their interaction with locations and years. Agron. J. 44: 462-466.

SILVA, J.C. (1969) Estimativa de parâmetros genéticos, com especial ênfase à epistasia, em cruzamentos intervarietais de milho. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa. 61 pp. Tese.

SPRAGUE, G.F. e L.A. TATUM (1942) General vs. specific combining

ability in single crosses of corn. Agron. J. 34: 923-932.

STUBER, C.W., R.H. MOLL e W.D. HANSON (1966) Genetic variance

and interrelationships of six traits in a hybrid population of Zea mays L. Crop Sci. 6: 455-458.

WELLHAUSEN, E.J., L.M. ROBERTS e E. HERNANDES X., em colaboração
com P.C. MANGELSDORF (1952) Races of maize in Mexico.

The Beesey Institution, Harward Un. 223 pp.

WRIGHT, S. (1935) The analysis of variance and the correlation
between relatives with respect to deviations from an
optimum. J. Genet. 30: 243-256.

AGRADECIMENTOS

O autor é sinceramente grato a todos que de alguma forma auxiliaram na execução deste trabalho, e, em especial

ao Professor Dr. Ernesto Paterniani, Conselheiro Principal, pela amizade, constante orientação e ensinamentos que permitem a realização da presente tese;

à Coordenação do Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior e à Fundação Ford, pela bolsa de estudos recebida por ocasião da frequência ao curso de pós-graduação;

aos docentes do Departamento e Instituto de Genética, da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", pelos ensinamentos recebidos;

ao Professor Dr. Roland Vencovsky pelo trabalho de revisão e sugestões apresentadas;

ao Professor Adjunto José Carlos Silva pela colaboração e conselhos por ocasião da tomada de dados;

ao Professor Dr. Edmundo Heidrich Sobrinho pelo incentivo nas diversas fases de execução desta tese e

à Srta. Alice Marques Farias pelos trabalhos de datilografia e impressão.

Tabela 1. Número de indivíduos anotados em cada parcela dos tratamentos estudados.

Tratamento	Repetição						Soma
	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a	6 ^a	
Piramex	20	22	16	21	19	14	112
Uruguai III (= Urug III)	21	16	22	16	21	18	114
Tabloncillo (= Tabl)	24	21	22	21	26	17	131
Tabl x Urug III	23	29	19	27	28	26	152
Tabl x Piramex	27	31	24	23	24	22	151
Urug III x Piramex	26	22	22	22	22	24	138
(Tabl x Urug III) Tabl	22	26	29	23	21	26	147
(Tabl x Urug III) Urug III	24	21	23	23	25	26	142
(Tabl x Piramex) Tabl	24	26	24	22	26	29	151
(Tabl x Piramex) Piramex	24	26	25	22	25	26	148
(Urug III x Piramex) Urug III	22	27	23	28	24	26	150
(Urug III x Piramex) Piramex	24	26	26	20	23	28	147
Tabl x Urug III, F ₂	26	23	12	20	23	26	130
Tabl x Piramex, F ₂	30	26	28	25	22	23	154
Urug III x Piramex, F ₂	22	20	22	26	28	26	144

Tabela 2. Análise da variância dos valores médios, em gramas por parcela, para o caráter peso seco das espigas por planta.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	5.399	.	
Tratamentos	14	111.132	7.938	19,70 ⁺⁺
Resíduo	70	28.231	403	
Total	89	144.762		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 14,3%. $\bar{X} = 140,7$.

Tabela 3. Análise da variância dos valores médios, em gramas por parcela, para o caráter peso seco de grãos por planta.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	3.011	.	
Tratamentos	14	88.153	6.297	21,35 ⁺⁺
Resíduo	70	20.682	295	
Total	89	111.846		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 14,5%. $\bar{X} = 118,6$.

Tabela 4. Análise da variância dos valores médios por parcela, em gramas, para o caráter peso seco de 50 grãos.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	15,03		
Tratamentos	14	421,11	30,08	47,75 ⁺⁺
Resíduo	70	43,96	0,63	
Total	89	480,10		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 5,8%. $\bar{X} = 13,5$.

Tabela 5. Análise da variância dos valores médios por parcela, para o caráter número de grãos por planta.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	16.760		
Tratamentos	14	772.410	55.172	28,57 ⁺⁺
Resíduo	70	135.198	1.931	
Total	89	924.368		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 8,8%. $\bar{X} = 499,6$.

Tabela 6. Análise da variância dos valores médios por parcela, para o caráter número de fileiras por espiga.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	0,31		
Tratamentos	14	673,19	48,09	300,56 ⁺⁺
Resíduo	70	11,26	0,16	
Total	89	684,76		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 3,3%. $\bar{X} = 12,0$.

Tabela 7. Análise da variância dos valores médios por parcela, para o caráter número de folhas acima da espiga.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	0,07		
Tratamentos	14	15,05	1,07	35,67 ⁺⁺
Resíduo	70	2,00	0,03	
Total	89	17,12		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 3,3%. $\bar{X} = 5,1$.

Tabela 8. Análise da variância dos valores médios por parcela, para o caráter número de folhas abaixo da espiga.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	3,89		
Tratamentos	14	92,28	6,59	59,91 ⁺⁺
Resíduo	70	7,94	0,11	
Total	89	104,11		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 0,4%. $\bar{X} = 7,9$.

Tabela 9. Análise da variância dos valores médios por parcela, para o caráter número de dias para o florescimento.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	15,44		
Tratamentos	14	1.620,05	115,72	85,09 ⁺⁺
Resíduo	70	95,41	1,36	
Total	89	1.730,90		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 1,7%. $\bar{X} = 69,4$.

Tabela 10. Análise da variância dos valores médios por parcela, para o caráter número de espigas por planta.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	0,119		
Tratamentos	14	2,199	0,157	11,21 ⁺⁺
Resíduo	70	0,993	0,014	
Total	89	3,311		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 9,9%. $\bar{X} = 1,2$.

Tabela 11. Análise da variância dos valores médios por parcela, em centímetros, para o caráter altura das plantas.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	.862		
Tratamentos	14	58.209	4.158	64,97 ⁺⁺
Resíduo	70	4.510	64	
Total	89	63.581		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 4,0%. $\bar{X} = 200,4$.

Tabela 12. Análise da variância dos valores médios por parcela, em centímetros, para o caráter altura da espiga.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	F
Repetições	5	.632	.	
Tratamentos	14	36.405	2.600	50,98 ⁺⁺
Resíduo	70	3.561	51	
Total	89	40.598		

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade. Coeficiente de Variação = 7,3%. \bar{X} = 97,4.

Tabela 13. Valores médios dos caracteres estudados para cada tratamento.

Tratamento	Peso se co das espigas por plan ta. (g)	Peso se co de grãos por plan ta. (g)	Peso de seco de 50 grãos (g)	Número de meio de grãos por plan ta.	Número de fileiras por espiga.	Número de folhas acima da espiga.	Número de folhas abaixo da espiga.	Número de dias para o flores cimento.	Número de espigas por planta.	Altura das plantas (m)	Altura das espigas (m)
Piramex	182,8	158,4	15,1	616,6	11,2	6,03	9,93	78,2	1,39	2,41	1,34
Uruguai III (= Urug III)	95,8	79,5	8,9	590,8	18,1	4,93	6,79	63,5	0,99	1,58	0,70
Tabloncillo (= Tabl)	83,8	68,7	14,1	284,3	7,9	4,68	7,00	70,9	1,08	1,92	0,84
Tabl x Urug III	116,1	94,5	12,3	427,9	11,4	4,62	6,85	64,1	1,05	1,72	0,77
Tabl x Piramex	178,3	149,6	16,8	503,8	9,4	5,27	8,34	72,3	1,41	2,25	1,13
Urug III x Piramex	160,4	135,0	13,2	581,5	14,1	5,46	8,41	69,4	1,19	2,10	1,04
(Tabl x Urug III) x Tabl	112,2	92,8	14,3	378,6	9,5	4,69	6,89	66,6	1,08	1,89	0,81
(Tabl x Urug III) x Urug III	110,2	92,7	10,5	489,6	14,7	4,83	6,68	63,9	1,05	1,68	0,76
(Tabl x Piramex) x Tabl	160,3	137,4	15,8	493,9	9,7	5,11	8,29	71,3	1,31	2,19	1,09
(Tabl x Piramex) x Piramex	180,9	159,1	15,6	551,4	10,5	5,53	9,27	74,5	1,43	2,30	1,23
(Urug III x Piramex) Urug III	134,0	111,0	11,0	547,9	15,7	5,36	7,84	66,0	1,17	1,88	0,90
(Urug III x Piramex) Piramex	179,2	149,3	14,2	569,7	12,6	5,59	8,71	73,1	1,24	2,26	1,19
Tabl x Urug III, F ₂	88,2	72,7	11,9	372,6	11,5	4,65	6,51	65,3	0,96	1,65	0,68
Tabl x Piramex, F ₂	162,8	138,9	15,6	498,2	9,2	5,04	8,40	71,8	1,40	2,13	1,08
Urug III x Piramex, F ₂	164,6	139,4	13,1	587,1	13,8	5,47	8,43	70,2	1,23	2,09	1,05

Tabela 14. Valores de "t" calculados, em cada contraste analisado, para os caracteres medidos no cruzamento entre as raças Uruguai III e Piramex e gerações F1, F2, RC1 e RC2.

Caráter medido	Contraste analisado				
	A	B	C	D	E
Peso seco das espigas por planta	2,10+	0,76	0,59	1,53	0,80
Peso seco de grãos por planta	1,87	0,30	0,44	1,46	1,08
Peso seco de 50 grãos	3,03++	0,13	0,13	1,31	1,26
Número médio de grãos por planta	1,01	1,33	1,74	0,26	1,29
Número de fileiras por espiga	2,74++	0,25	1,99+	3,90++	1,75
Número de folhas acima da espiga	0,23	1,82	1,94	0,00	0,06
Número de folhas abaixo da espiga	0,30	2,73++	1,42	0,28	0,92
Número de dias para o florescimento	2,41+	1,18	0,75	0,08	1,13
Número de espigas por planta	0,00	0,84	1,34	0,70	0,42
Altura das plantas	2,47+	0,17	1,07	1,00	0,61
Altura das espigas	0,36	0,06	0,98	0,60	0,11

+ : Significativo à nível de 5% de probabilidade.

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade.

Tabela 15. Valores de "t" calculados, em cada contraste analisado, para os caracteres medidos no cruzamento entre as raças Tabloncillo x Piramex e gerações F1, F2, RC1 e RC2.

Caráter medido	Contraste analisado				
	A	B	C	D	E
Peso seco das espigas por planta	4,48++	0,03	2,91++	0,73	0,78
Peso seco de grãos por planta	4,21++	0,59	3,29++	0,89	1,09
Peso seco de 50 grãos	5,55++	0,88	0,88	0,26	0,25
Número médio de grãos por planta	2,43+	0,40	4,54++	1,00	1,11
Número de fileiras por espiga	0,75	1,00	5,23++	1,86	4,49++
Número de folhas acima da espiga	1,00	1,41	1,59	3,36++	3,29++
Número de folhas abaixo da espiga	0,74	0,80	3,68++	0,01	2,26+
Número de dias para o florescimento	3,99++	1,28	0,52	1,27	1,81
Número de espigas por planta	2,94++	0,50	1,09	1,36	0,50
Altura das plantas	2,09+	0,61	2,70++	1,49	2,89++
Altura das espigas	1,07	0,13	3,04++	0,88	2,30+

+ : Significativo à nível de 5% de probabilidade.

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade.

Tabela 16. Valores de "t" calculados, em cada contraste analisado, para os caracteres medidos no cruzamento entre as raças Tabloncillo e Uruguai III e gerações F1, F2, RC1 e RC2.

Caráter medido	Contraste analisado				
	A	B	C	D	E
Peso seco das espigas por planta	2,62+	1,22	0,42	1,53	2,29+
Peso seco de grãos por planta	2,37+	1,30	0,66	1,41	2,33+
Peso seco de 50 grãos	2,02+	2,78++	0,25	0,00	1,26
Número médio de grãos por planta	0,44	1,02	0,90	2,86++	2,79++
Número de fileiras por espiga	7,98++	0,75	0,25	4,75++	2,99++
Número de folhas acima da espiga	2,18+	0,47	0,65	1,47	1,29
Número de folhas abaixo da espiga	0,27	0,21	0,83	2,25+	1,63
Número de dias para o florescimento	5,33++	1,59	0,19	0,31	0,04
Número de espigas por planta	2,35+	2,35+	0,50	2,81++	1,76
Altura das plantas	0,75	1,59	0,80	1,81	3,72++
Altura das espigas	1,07	0,07	0,69	2,65+	2,92++

+ : Significativo à nível de 5% de probabilidade.

++ : Significativo à nível de 1% de probabilidade.

Tabela 17. Valores em percentagem, relativo à média dos pais, em diversas gerações, calculados para o caráter peso seco das espigas por planta, nos cruzamentos estudados.

Cruzamento	Valores em %, relativo à média dos pais					
	P1	P2	F1	F2	RC1	RC2
Tabl x Urug III	93,3	106,7	129,3	98,2	124,9	122,7
Tabl x Piramex	62,9	137,1	133,8	122,1	120,3	135,7
Urug III x Piramex	68,8	131,2	115,1	118,2	96,2	128,6

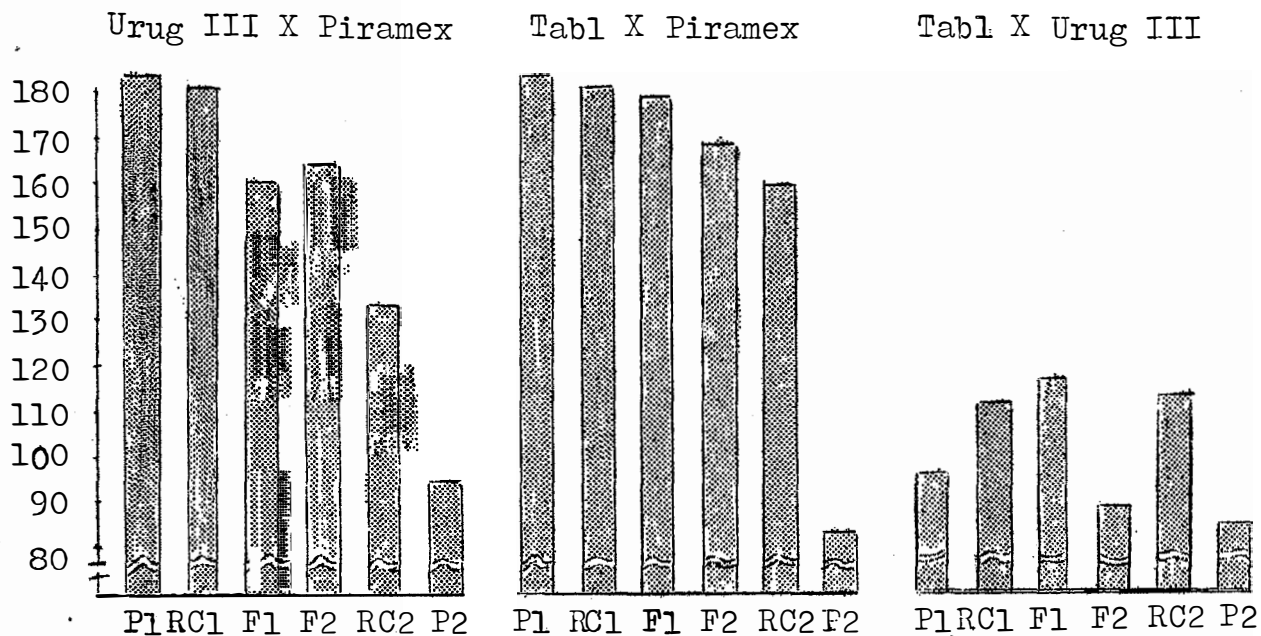


Figura 1. Representação gráfica dos valores médios do caráter peso seco das espigas por planta, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

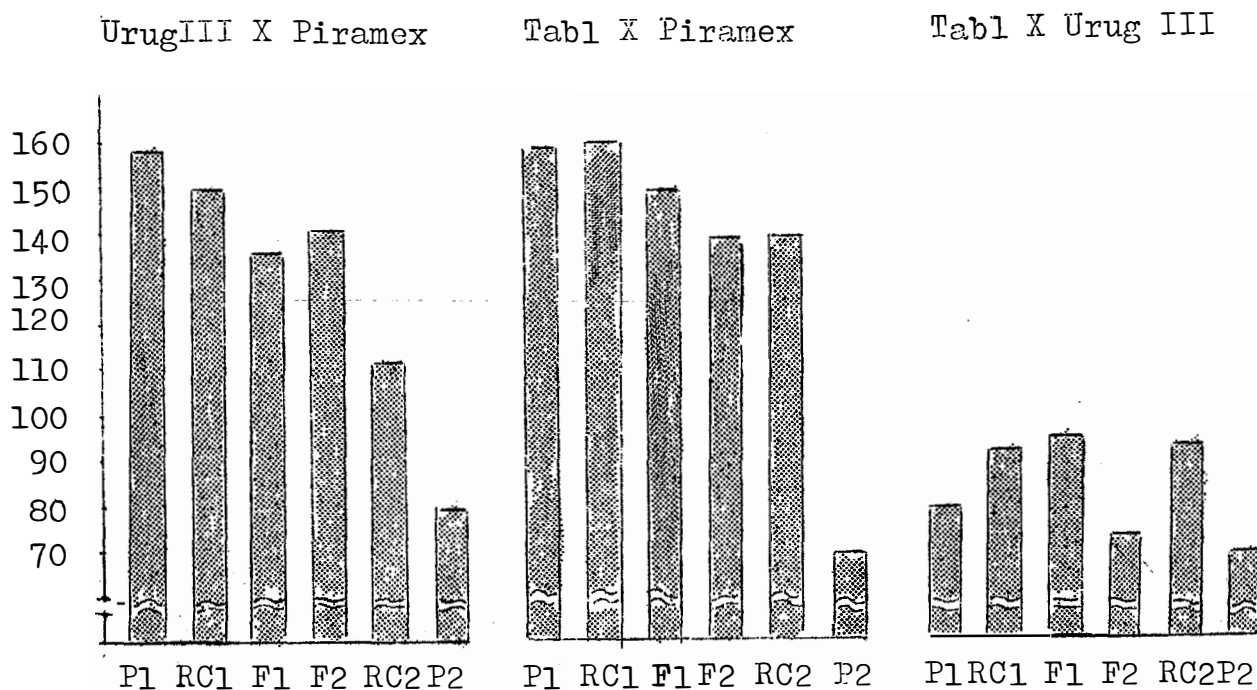


Figura 2. Representação gráfica dos valores médios do caráter peso seco de grãos por planta, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

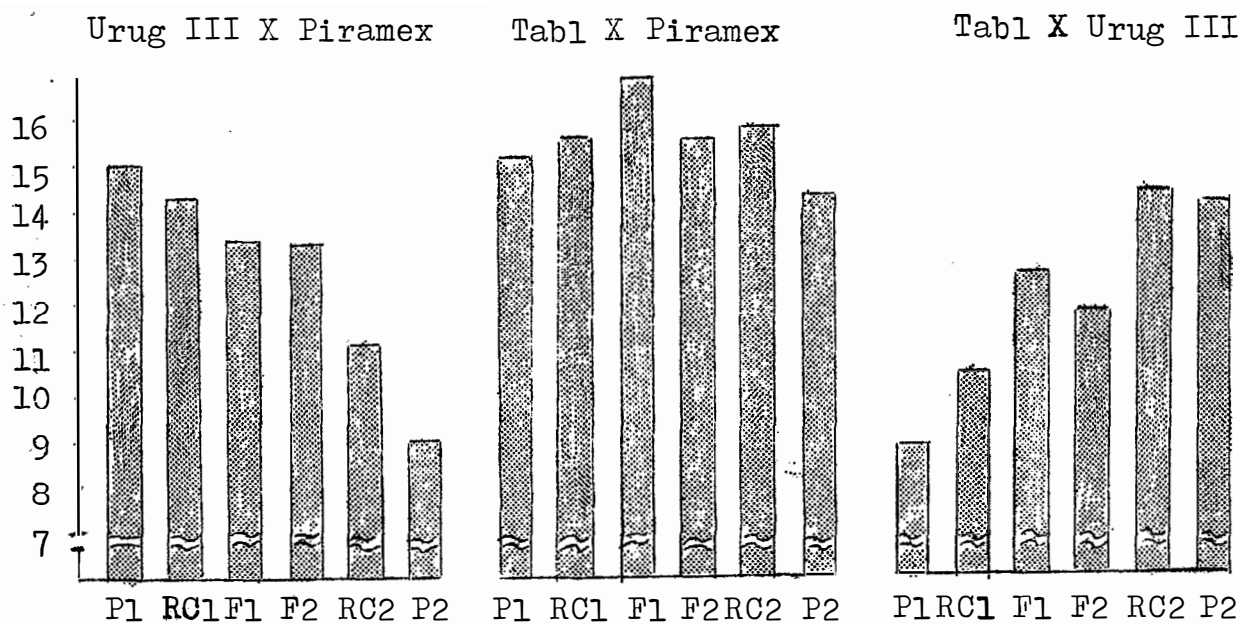


Figura 3. Representação gráfica dos valores médios do caráter peso seco de 50 grãos, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

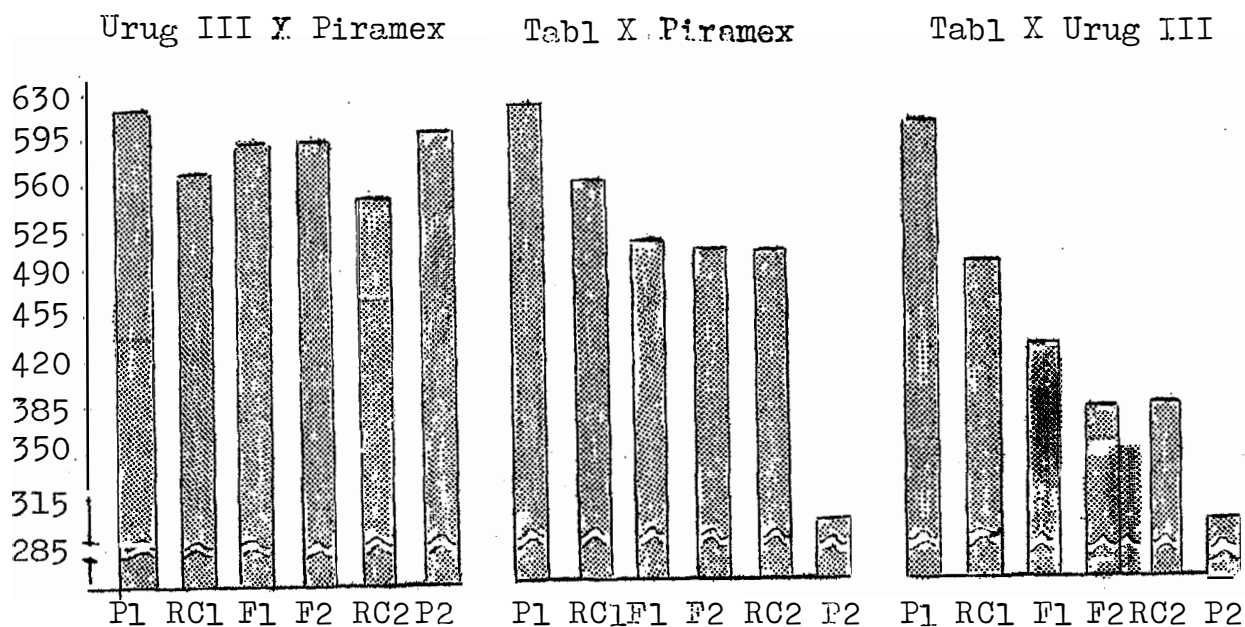


Figura 4. Representação gráfica dos valores médios do caráter número médio de grãos por planta, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

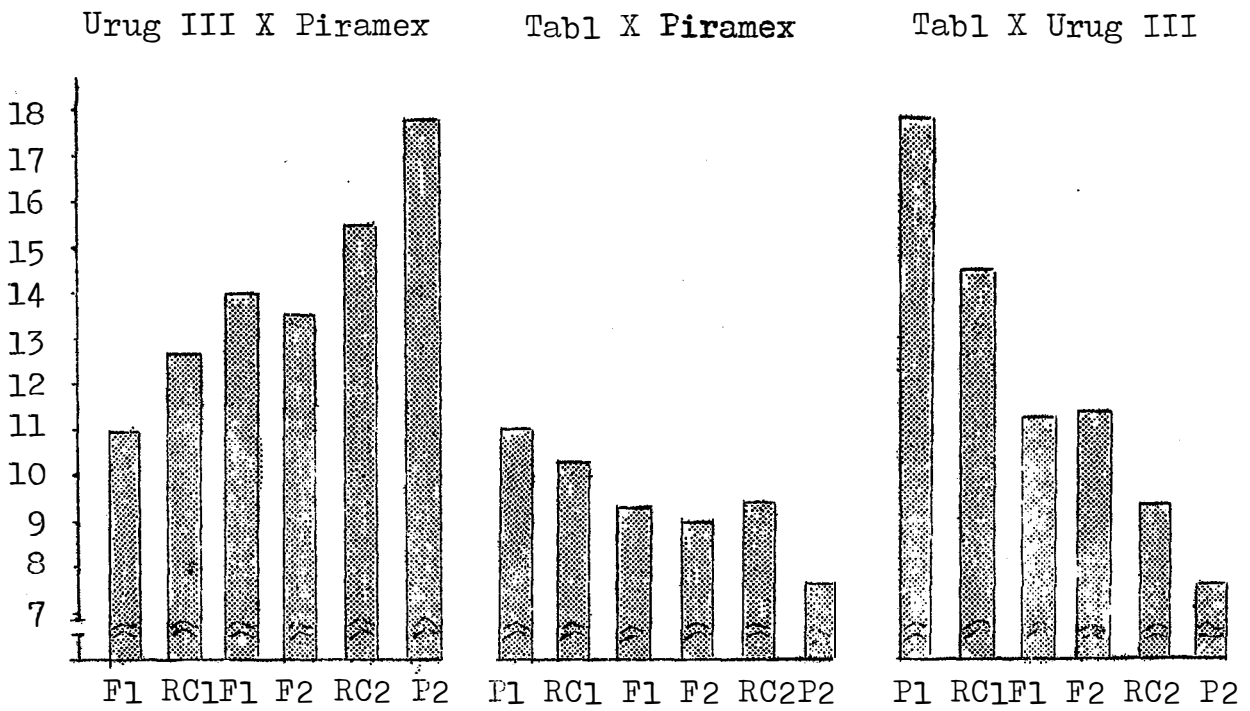


Figura 5. Representação gráfica dos valores médios do caráter número de fileiras por espiga, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

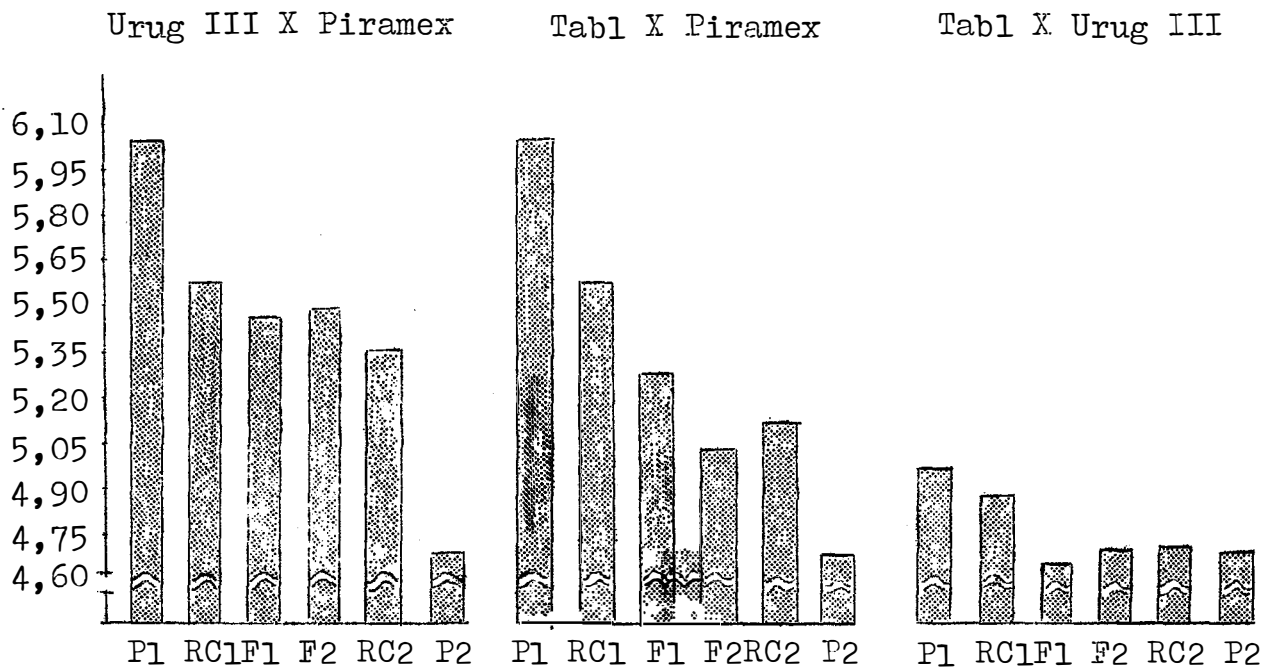


Figura 6. Representação gráfica dos valores médios do caráter número de folhas acima da espiga, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

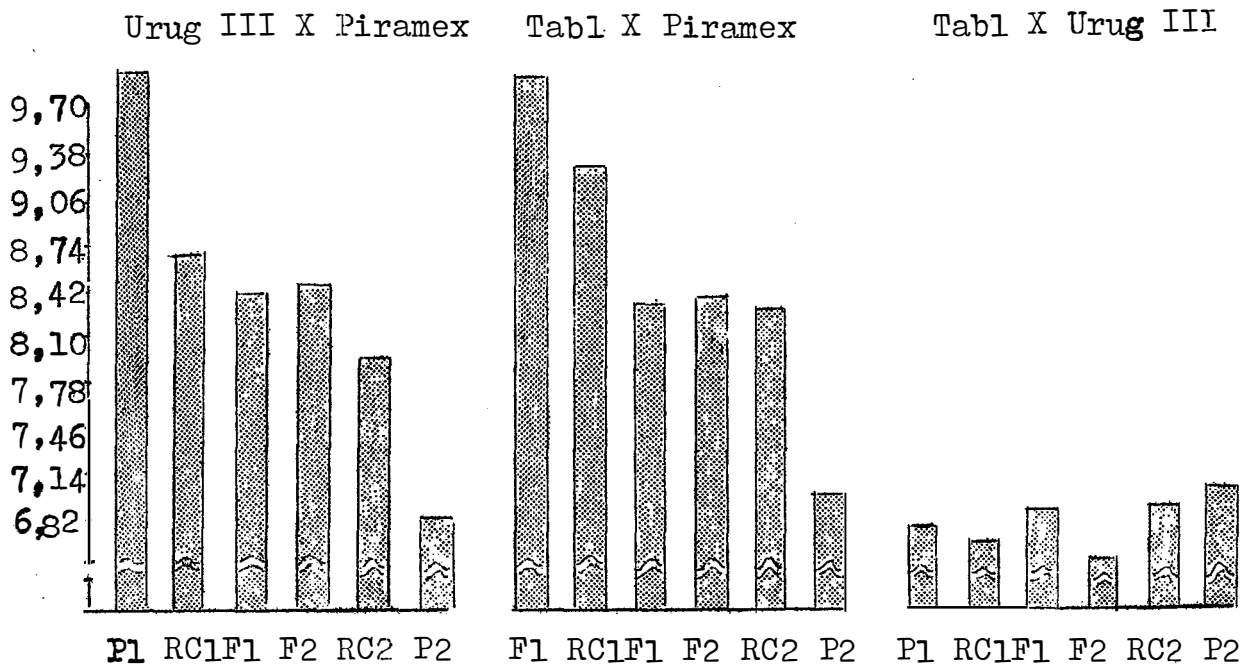


Figura 7. Representação gráfica dos valores médios do caráter número de folhas abaixo da espiga, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

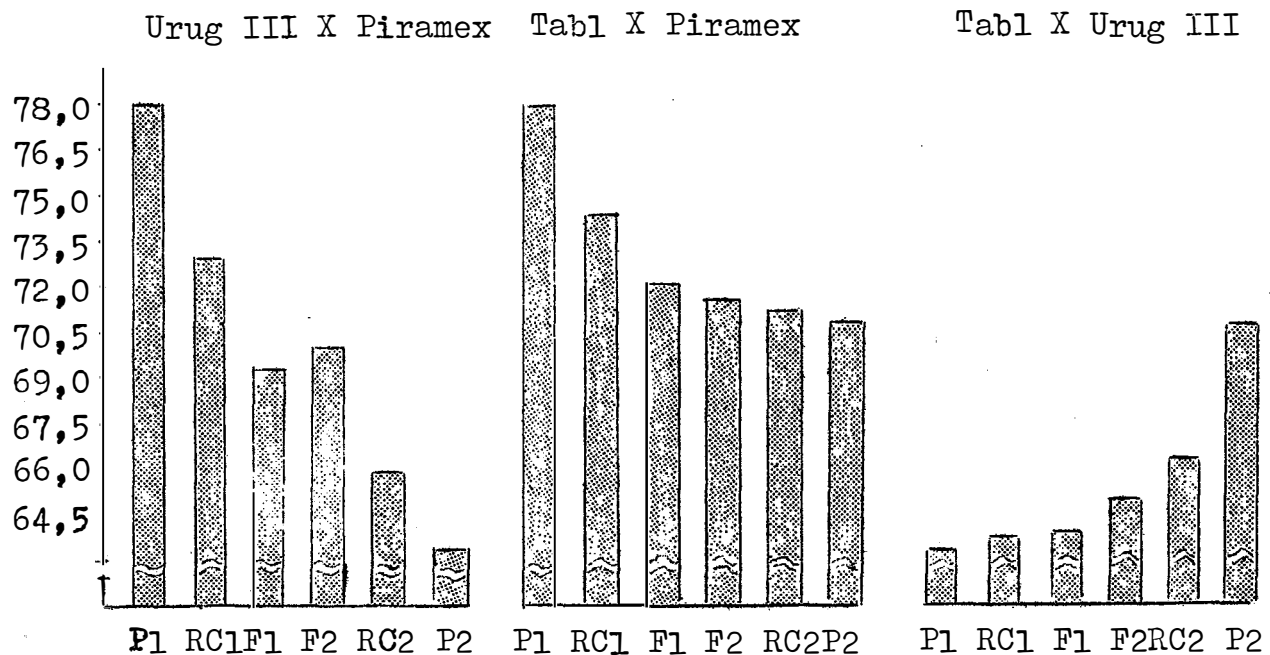


Figura 8. Representação gráfica dos valores médios do caráter número de dias para o florescimento, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

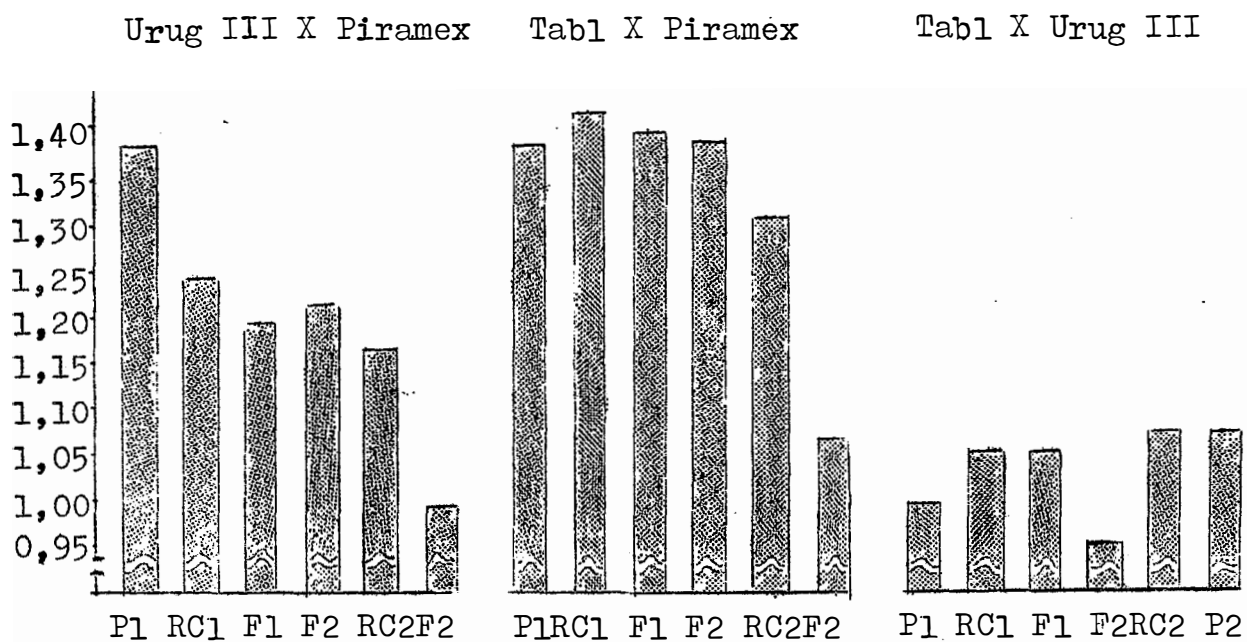


Figura 9. Representação gráfica dos valores médios do caráter número de espigas por planta, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

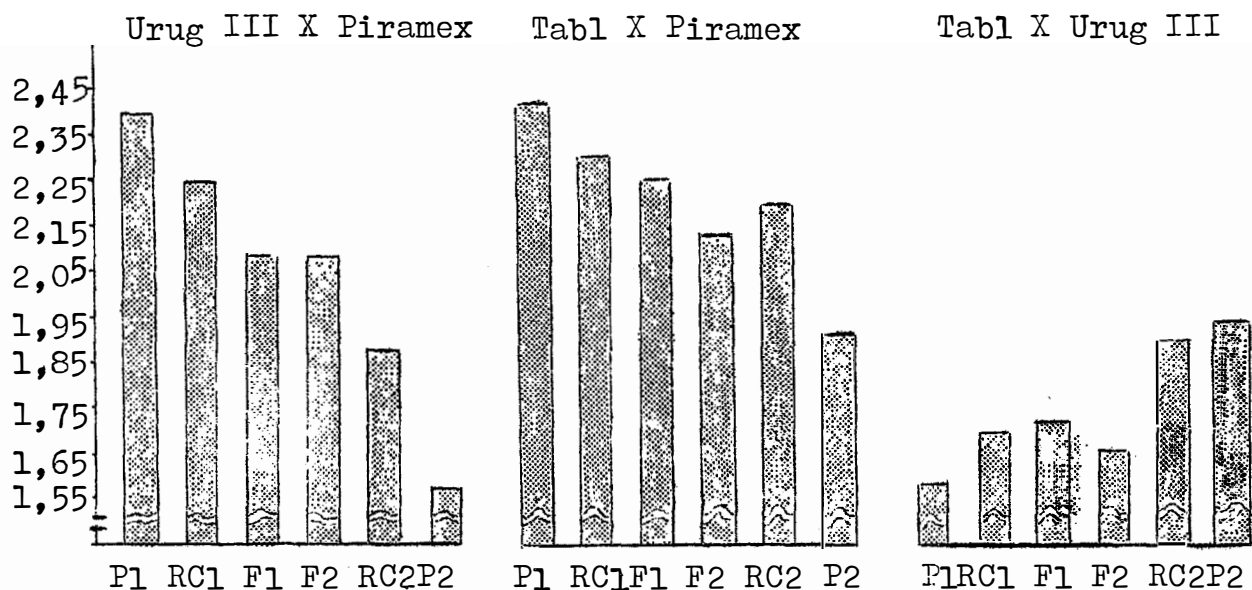


Figura 10. Representação gráfica dos valores médios do caráter altura das plantas, para as gerações estudadas em cada cruzamento.

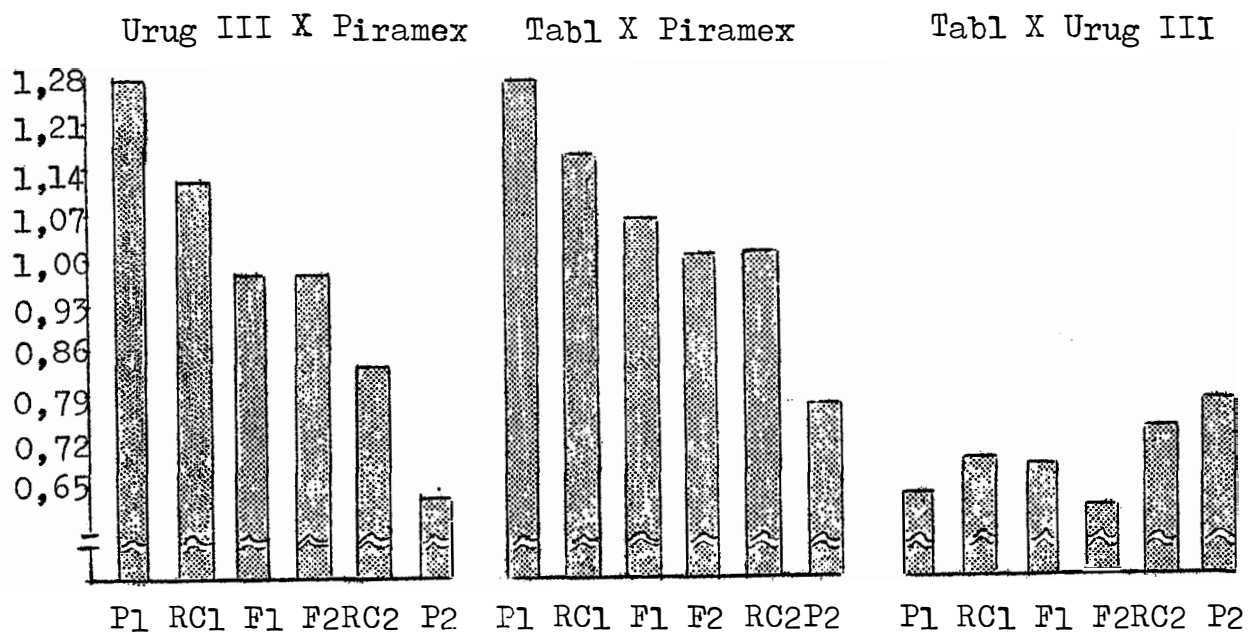


Figura 11. Representação gráfica dos valores médios do caracter altura das espigas, para as gerações estudadas em cada cruzamento.