

**EFEITOS DA REDUÇÃO DO TAMANHO DE  
POPULAÇÕES DE MILHO (*Zea mays L.*)**

**MARIA ELISA AYRES GUIDETTI ZAGATTO PATERNIANI**

**Engenheira Agrônoma**

**Orientador: PROF. DR. JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO**

**Tese apresentada à Escola Superior  
de Agricultura “Luiz de Queiroz”,  
da Universidade de São Paulo, para  
obtenção do título de Doutor em  
Agronomia, Área de Concentração:  
Genética e Melhoramento de  
Plantas.**

**PIRACICABA  
Estado de São Paulo - Brasil  
Novembro - 1995**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**  
**DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - Campus "Luiz de Queiroz"/USP**

Paterniani, Maria Elisa Ayres Guidetti Zagatto

Efeitos da redução do tamanho de populações de milho (*Zea mays* L.) / Maria Elisa Ayres Guidetti Zagatto. - - Piracicaba, 1995.

117p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1995.  
Bibliografia.

1. Endogamia em milho 2. Milho - Melhoramento I. Título

CDD 633.15

**EFEITOS DA REDUÇÃO DO TAMANHO DE  
POPULAÇÕES DE MILHO (*Zea mays L.*)**

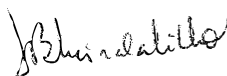
**MARIA ELISA AYRES GUIDETTI ZAGATTO PATERNIANI**

**Aprovada em: 19.12.1995**

**Comissão julgadora:**

**Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho  
Prof. Dr. Roland Vencovsky  
Prof. Dr. Lázaro José Chaves  
Dr. Paulo de Souza Gonçalves  
Prof. Dr. João Antonio da Costa Andrade**

**ESALQ/USP  
ESALQ/USP  
UFG  
IAC  
FEIS/UNESP**



**PROF. DR. JOSÉ BRANCO DE MIRANDA FILHO  
ORIENTADOR**

À memória de meu pai, Alcides  
e à minha mãe, Maria Cecília,  
exemplos de dignidade e coragem

Ao José Euclides,  
meu amor, amigo e incentivador,

Aos meus filhos Stella e Felipe,  
razões da minha alegria,

D E D I C O .

## AGRADECIMENTOS

Expresso meus agradecimentos:

- a Deus: sem ELE, nada se pode realizar.
- ao Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho, pelos ensinamentos, pela orientação e confiança depositada.
- ao Prof. Dr. Roland Vencovsky, pela consideração e valiosa contribuição a esse trabalho.
- ao CNPq, pela Bolsa concedida.
- à FT- Pesquisa e Sementes, pela execução dos ensaios em Ponta Grossa.
- aos professores do Departamento de Genética, pela contribuição ao meu aperfeiçoamento profissional.
- ao Dr. Ernesto Paterniani, grande professor, pesquisador e melhorista, pelo exemplo de otimismo, pela consideração e amizade.
- aos funcionários Marcos Cella, Antonio e Emerson Miotto e Valdomiro Marsolla, pelo indispensável auxílio nos trabalhos de campo e na coleta de dados.
- aos funcionários do Departamento de Genética, especialmente às Sras. Carmen Pilotto e Elisabeth Rodrigues, pela presteza e amizade e à bibliotecária Silvana Gregório, pela revisão das Referências Bibliográficas.

- aos colegas Teodoro N. León, Amadeu Regitano Neto e Luciano L. Nass, pelo auxílio nos trabalhos de campo e pela amizade.
- ao Instituto Agronômico de Campinas, pelas facilidades concedidas para realização desse trabalho.
- à colega Gláucia Bovi Ambrosano, pelo auxílio nas análises estatísticas.
- aos colegas da Seção de Cereais, pelo apoio; aos pesquisadores Eduardo Sawazaki e Marlene Lima, pela compreensão e pelas sugestões apresentadas.
- à minha mãe, por ter-me transmitido uma educação baseada em valores verdadeiros, pelo incentivo e carinho.
- ao José Euclides, pelo companheirismo e paciência nos momentos difíceis e pela confecção dos histogramas.
- à minha família: sogra, irmãos, cunhados e sobrinhos, pela força e amizade.

**A Autora.**

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO .....	vii
SUMMARY .....	x
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. REVISÃO DA LITERATURA .....	4
2.1. Mudanças nas frequências gênicas e genotípicas .....	4
2.2. Tamanho Efetivo Populacional .....	8
2.3. Endogamia .....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	19
3.1. Material .....	19
3.2. Métodos .....	20
3.2.1. Obtenção das populações $F_2$ .....	20
3.2.2. Obtenção das subpopulações de tama- nho reduzido (N=5) .....	20
3.2.3. Avaliação da deriva genética do marcador .....	21
3.2.4. Obtenção do valor de seleção do alelo Y .....	25
3.2.5. Obtenção dos coeficientes de endo- gamia (F) em cada subpopulação ....	25
3.2.6. Avaliação das subpopulações de tama- nho reduzido (N=5) .....	26
3.2.7. Análise Quantitativa .....	28
3.2.8. Estimativas de parametros geneticos.	30
3.2.8. Depressão por endogamia .....	31
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	33
4.1. Oscilação na frequência do gene Y .....	33
4.2. Caracteres Quantitativos .....	37

4.2.1. Avaliação geral das subpopulações e das populações-base A e B ... ..	37
4.2.2. Depressão por endogamia .....	43
4.2.3. Análises de variância .....	46
5. CONCLUSÕES .....	49
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	51
TABELAS .....	58
FIGURAS .....	86



EFEITOS DA REDUÇÃO DO TAMANHO DE POPULAÇÕES DE MILHO  
(*Zea mays* L.)

**Autora:** Maria Elisa Ayres Guidetti Zagatto Paterniani

**Orientador:** Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho

**RESUMO**

O presente trabalho foi realizado a partir de duas linhagens  $S_4$  de sementes brancas da população ESALQ-PB 2 e uma de sementes amarelas da população ESALQ-PB 3, tendo por objetivo avaliar os efeitos da endogamia devida à redução do tamanho de populações de milho através i) da oscilação de frequência dos genes  $Y$  e  $y$ , que determinam a coloração do endosperma e ii) da média e variância de caracteres quantitativos em subpopulações de tamanho pequeno ( $N=5$ ), obtidas a partir de populações  $F_2$  [ $p(Y)=q(y)=0,5$ ].

Foram sintetizadas duas populações  $F_2$ , denominadas de populações-base **A** e **B**, das quais foram retiradas subpopulações de cinco plantas, aleatoriamente, e polinizadas com mistura de pólen das mesmas cinco plantas. Cada subpopulação foi posteriormente plantada em linhas individuais e novamente se procedeu à amostragem casualizada e polinização de 5 plantas, obtendo-se assim duas gerações de endogamia com populações reduzidas ( $N=5$ ). Através de avaliação visual, foram determinadas as frequências genotípicas (distribuição trinomial) de cada planta-mãe constituinte das amostras, associadas à frequência gênica

(binomial) de cada subpopulação. Na primeira geração, as frequências gênicas se mantiveram próximas ao valor esperado no processo dispersivo [ $E(p)=p_0=0,5$ ]; após duas gerações, houve aumento significativo na frequência do alelo Y. Ressalta-se que a redução do tamanho efetivo populacional ( $N_E=5$ ) levou à fixação do alelo Y em duas de 29 subpopulações (6,9%) obtidas da população-base B.

Para a análise quantitativa, foram conduzidos dois experimentos no ano agrícola 93/95, referentes às duas populações-base A e B, em blocos casualizados com 31 tratamentos (30 subpopulações e controle) e seis repetições, em três locais: Piracicaba (SP), Ponta Grossa (PR) e Rio Verde (GO). Em Piracicaba foram avaliados os seguintes caracteres: altura da planta (AP), altura da espiga (AE), número de ramificações do pendão (NRP), comprimento da espiga (CE), diâmetro da espiga (DE), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), densidade (DN), peso de amostra de 300 grãos (PA) e peso de grãos (PG); em Ponta Grossa foram avaliados AP, AE e PG e em Rio Verde, apenas AP e AE.

Analisando-se as oscilações de médias dos caracteres quantitativos, considerou-se que existe um maior número de genes envolvidos no controle de AP, AE, NRP, PA e PG, em relação aos demais caracteres (CE, DE e DN), nas populações estudadas.

Em Piracicaba, as medidas da depressão por endogamia ( $m_s - m_0$ , sendo  $m_s$  e  $m_0$  as médias das 30 subpopulações e da população-base correspondente), expressas em % de  $m_0$ , para as populações A e B foram: -1,7% e -9,7% (AP); -5,6% e -8,8% (AE); -9,8% e -10,2% (NRP); -1,6% e -6,3% (CE); 7,1% e -0,9% (DE); -1,1% e 4,1% (NF); -1,8% e -5,1% (NGF); 2,4% e -2,2% (DN); -5,8 e -13,2% (PA) e -5,0% e -6,2% (PG). Em Ponta Grossa, os valores foram: 1,6% e -8,6% (AP); -7,8% e -6,3%

(AE) e -4,5% e -13,6% (PG); em Rio Verde: -1,7% e -12,2% (AP) e -4,0% e -11,6% (AE).

De maneira geral, a população B apresentou maior grau de heterozigosidade, uma vez que foram obtidos maiores valores de depressão por endogamia ( $I\%$ ), de efeito de heterozigotos ( $d$ ) e maiores diferenças entre médias de subpopulações e controle, para a maioria dos caracteres estudados. Por outro lado, a população-base A apresentou subpopulações com maior peso de grãos, maiores valores de  $\mu+a$  e menores valores de endogamia, sendo potencialmente útil para extração de linhagens homozigóticas.

EFFECTS OF REDUCED POPULATION SIZE  
IN MAIZE (*Zea mays* L.) POPULATIONS

Author: Maria Elisa Ayres Guidetti Zagatto Paterniani

Adviser: Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho

SUMMARY

Two  $S_4$  white seed inbred lines from population ESALQ-PB 2 and yellow seed inbred line from population ESALQ- PB 3 were used, in order to evaluate the effects of inbreeding due to a reduction of population size in maize. The following items were considered: i) genetic drift of endosperm color genes Y and y and ii) mean and variance of quantitative characters in subpopulations of small size ( $N=5$ ), obtained from  $F_2$  populations [ $p(Y) = q(y) = 0,5$ ].

Two  $F_2$  populations were synthesized, identified as base-populations A and B, from which subpopulations of five plants were taken randomly and pollinated to a mixture of pollen from the same five plants. Each subpopulation was subsequently grown in individual rows, where again a similar procedure of pollination was performed. In this way, two generations of inbreeding were obtained in small populations ( $N=5$ ).

Genotypic frequencies (trinomial distribution) for every mother plant of the sample related to the genic frequency (binomial) of each subpopulation were obtained by

visual evaluation. In the first generation, genic frequencies were found to be similar to what is expected at the dispersal process [ $E(p)=p_0=0,5$ ]; after two generations, a significant increase was observed in the frequency of allele Y. It is pointed out that a reduction of the effective population size ( $N=5$ ) lead to a fixation of allele Y in two out of 29 subpopulations (6,9%) from the base-population B.

Regarding quantitative analysis for the base populations A and B, two experiments were carried out at the season 93/94, in randomized block design, with 31 treatments (30 subpopulations plus one check), six replications and three locations: Piracicaba (SP), Ponta Grossa (PR) and Rio Verde (GO). In Piracicaba, the following characters were recorded: plant height (AP), ear height (AE), number of tassel branches (NRP), ear length (CE), ear diameter (DE), number of rows (NF), number of grains per row (NGF), grain density (DN), weight of 300 grains (PA) and total weight of grains (PG); in Ponta Grossa, AP, AE and PG were evaluated, and in Rio Verde only AP and AE.

In view of the variations of the means of the quantitative characters, it was considered that for the populations studied, regarding the characters AP, AE, NRP, PA and PG more genes are involved than for the remained characters (CE, DE and DN).

In Piracicaba, the values for inbreeding depression ( $m_s - m_0$ , where  $m_s$  and  $m_0$  are the means of the 30 subpopulations and of the corresponding base population), expressed in % of  $m_0$ , for populations A and B were: -1,7% and -9,7% (AP); -5,6% and -8,8% (AE); -9,8% and -10,2% (NRP); -1,6% and -6,3% (CE); 7,1% and -0,9% (DE); -1,1% and 4,1% (NF); -1,8% and -5,1% (NGF); 2,4% and -2,2% (DN); -5,8% and -13,2% (PA) and -5,0% and -6,2% (PG). In Ponta Grossa, the values obtained were: 1,6% and -8,6% (AP);

-7,8% and -6,3% (AE) and -4,5% and -13,6% ((PG); in Rio Verde: -1,7% and -12,2% (AP) and -4,0% and -11,6% (AE).

For most of the characters considered, population B showed a higher degree of heterozygosity, since higher values of inbreeding depression (I%), effect of heterozygotes (d) and greater differences among means of the subpopulations and the check were observed. On other hand, base population A yielded subpopulations with greater grain weight, higher  $\mu+a$  values and lower values of inbreeding, which may indicate a promising source of homozygous inbred lines.

## 1. INTRODUÇÃO

Uma população grande sob acasalamento ao acaso é estável, na ausência de migração, mutação e seleção, não havendo tendência para que suas propriedades genéticas se modifiquem de geração para geração (FALCONER, 1960). A manutenção de tamanho adequado de populações de espécies alógamas é fundamental para preservação de suas frequências gênicas e genotípicas, evitando problemas de redução de variabilidade genética e dos efeitos depressivos da endogamia.

Uma população finita, que não se reproduz conforme a população idealizada (panmítica), está sujeita a dois efeitos relacionados: o efeito da endogamia e o da variância da frequência gênica devida à amostragem no processo de transmissão de genes de geração para geração. Ou seja, em populações de tamanho reduzido ocorrem flutuações ao acaso das frequências gênicas, originadas pela amostragem de gametas em gerações sucessivas, levando a um aumento médio na homozigosidade e eventualmente à fixação e extinção de alelos (FALCONER, 1960).

O Tamanho Efetivo Populacional ( $N_e$ ), inicialmente descrito por WRIGHT (1931), em qualquer sistema de acasalamento, representa o número de indivíduos na população idealizada que resultaria na mesma dispersão da frequência gênica ou no mesmo coeficiente de endogamia do conjunto em questão.

Na seleção artificial, o tamanho efetivo é um parâmetro que interfere decisivamente: a) no limite de seleção; b) na probabilidade de fixação ou perda de alelos; c) na manutenção da variabilidade genética, entre outros aspectos (VENCOVSKY, 1978).

SPRAGUE & EBERHART (1977) enfatizaram aspectos de tamanho efetivo e efeitos associados de endogamia em programas de seleção recorrente em milho. De fato, cuidados devem ser tomados em relação à intensidade de seleção e ao número de progênies recombinadas para contornar problemas de redução de variabilidade e efeitos cumulativos da endogamia.

MIRANDA FILHO & VENCOVSKY (1978) ressaltaram problemas com amostragem em atividades relacionadas com a preservação de germoplasmas; em uma dada geração, a representatividade da população depende do tamanho da amostra de indivíduos tomados para reprodução e que irão gerar uma nova população, bem como da maneira como os gametas são amostrados para recompor a população na geração seguinte.

Tendo em vista a importância das consequências do tamanho reduzido e da endogamia em populações de milho e a escassez de dados na literatura sobre deriva genética, o presente trabalho tem os seguintes objetivos:

a) estimar o grau de deriva genética através da variação da frequência dos alelos Y e y, que determinam a coloração do endosperma em milho, em relação à frequência original  $[p(Y) = q(y) = 0,5]$ .



b) avaliar os efeitos da redução do tamanho de populações de milho através da média e da variância de caracteres quantitativos em subpopulações pequenas (tamanho  $N = 5$ ), sintetizadas a partir de populações  $F_2$  obtidas do intercruzamento ao acaso de plantas  $F_1$ , provenientes do cruzamento de linhagens homozigóticas das populações ESALQ-PB 2 e ESALQ-PB 3.

c) verificar a depressão por endogamia nas subpopulações de tamanho reduzido ( $N=5$ ), obtidas aleatoriamente a partir das populações  $F_2$  em questão.

## 2. REVISÃO DA LITERATURA

### 2.1. Mudanças nas frequências gênicas e genotípicas

Uma população sob acasalamento ao acaso é estável na ausência de agentes que tendem a mudar sua estrutura genética. Existem duas classes de processos que promovem mudanças na frequência gênica:

i) Sistemáticos: mutação, seleção e migração, que tendem a mudar a frequência gênica de uma maneira que pode ser predita, tanto em quantidade quanto em direção; ii) Dispersivo: que se evidencia em pequenas populações pelo efeito de amostragem e pode ser predito em quantidade, mas não em direção (FALCONER, 1960).

O processo dispersivo tem três importantes consequências: a diferenciação entre populações; a redução da variação genética dentro de uma pequena população e um aumento na frequência de homozigotos. Ainda segundo FALCONER (1960), para se estudar o processo dispersivo imagina-se uma grande população inicial, dividida em sub-populações (linhas), nas quais os acasalamentos se realizam ao acaso e as frequências gênicas são sujeitas ao processo dispersivo em relação à inicial. As condições simplificadas específicas para a população ideal são as seguintes:

a) O acasalamento é restrito a membros da mesma linhagem. As linhagens são isoladas no sentido de que nenhum gene possa mudar de uma linha para outra; portanto, a migração (gamética, no caso do milho) é excluída.

- b) As gerações são distintas e não se sobrepõem.
- c) O número de indivíduos que se acasalam em cada linhagem é o mesmo em todas as linhagens e gerações.
- d) Dentro de cada linhagem os acasalamentos ocorrem ao acaso, incluindo auto-fecundação em quantidade aleatória.
- e) Não há seleção em nenhum estágio do processo.
- f) A mutação é desconsiderada.

O efeito da amostragem continuada através de gerações sucessivas faz com que cada linha flutue irregularmente em frequência gênica e, portanto, as subpopulações se dispersam e se tornam progressivamente diferenciadas.

Na população ideal é possível determinar a variância da frequência gênica [ $V_p = p(1-p)/2N$ ] por deriva, em relação à frequência ( $p$ ) na geração anterior. O Tamanho Efetivo  $N_e$  deste conjunto de tamanho  $N$  é determinado em relação à população idealizada e depende do sistema de cruzamento e da amostragem de gametas; o coeficiente de endogamia é dado por  $F=1/2N$  (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988).

Existem limites para a diferenciação entre as linhas ocasionada pelo processo dispersivo. A frequência gênica tem limites de 0 ou 1, e, mais cedo ou mais tarde, cada linha irá atingir um desses limites para um determinado loco. Diz-se que um alelo é fixado quando este atinge a frequência 1 naquela linha. Por outro lado, quando o alelo atinge a frequência 0 diz-se que é perdido. Quando uma linha tiver frequência 0 ou 1 em todo o seu conjunto de genes, todos os seus indivíduos serão geneticamente idênticos, sendo esta a base da uniformidade genética de linhagens altamente endogâmicas (FALCONER, 1960).

Em um programa de seleção recorrente o objetivo é aumentar gradativamente a frequência de alelos favoráveis. Em uma dada geração, a probabilidade de fixação, ou seja, de atingir a frequência genotípica 1.0.0 (todas as plantas

homozigóticas para o alelo favorável) é dada por (CROW e KIMURA, 1970):

$$\mu(p) = \frac{1 - e^{-Nsp_0}}{1 - e^{-Ns}}$$

para alelos sem dominância.

Na fórmula,  $u(p)$  é a probabilidade de fixação do alelo favorável;  $N$  é o tamanho efetivo populacional;  $e = 2,7183$ , a base dos logaritmos neperianos;  $s$  o coeficiente seletivo e  $p_0$  a frequência inicial do alelo favorável.

FISHER (1930) e WRIGHT (1931) desenvolveram estudos teóricos sobre a oscilação gênica e suas consequências. O modelo FISHER-WRIGHT considera que em uma população diplóide com  $N$  indivíduos, representando  $2N$  genes para um loco com dois alelos ( $A, a$ ), o estado da população pode ser descrito pelo número de alelos  $A$ . Os possíveis estados são:  $0, 1, 2, \dots, 2N$ . Nas condições  $0$  (alelo **perdido**) e  $1$  (alelo **fixado**) a população se encontra em estado de absorção, nas quais a oscilação não ocorre de uma para outra geração. Para qualquer situação intermediária, a frequência gênica pode oscilar por amostragem e a probabilidade de a população passar de um estado com  $i$  alelos  $A$  para um estado com  $j$  alelos  $A$  é chamada de probabilidade de transição,  $Y_{ij}$  (HARTL e CLARK, 1989). O grau de fixação pode ser quantificado pela estatística  $F$  de WRIGHT (1965), definida como a correlação entre gametas que se unem, a qual é função da probabilidade de dois gametas tomados ao acaso conterem alelos idênticos por descendência (cópias de um mesmo gene de um ancestral comum).

WRIGHT (1965) considerou ainda a estatística  $F$  ao nível de população ( $F_{IT}$ ) e subpopulações ( $F_{IS}$ ); considerou também a estatística  $F_{ST}$ , definida como a correlação entre

gametas que se unem ao nível de sub-população em relação à população-base. Uma maneira alternativa de analisar o fenômeno da oscilação é através do coeficiente de heterozigose (H), quantificado pela probabilidade de dois gametas tomados ao acaso não conterem alelos idênticos por descendência; portanto,  $H = 1 - F$ . NEI (1973) utilizou o conceito de coeficiente de heterozigose para analisar o grau de divergência gênica ao nível de populações e subpopulações.

Estudos experimentais sobre oscilação genética foram realizados por BURI (1956), KERR e WRIGHT (1954a) e WRIGHT e KERR (1954). BURI (1956) estudou a oscilação do gene **bw** (**brown**) em **Drosophila melanogaster**, partindo de uma população com frequência gênica igual a 0,5 e subdividida em 32 subpopulações de tamanho  $N = 16$  (8 machos e 8 fêmeas). Após 19 gerações de cruzamento ao acaso em duas séries de experimentos (I e II), o grau de heterozigose decresceu de 100% para 18,35% e 21,0% nas séries I e II, respectivamente. A distribuição das frequências gênicas entre subpopulações estabilizou nas gerações 11 e 17, respectivamente. A variância da frequência gênica entre as gerações 1 e 19 aumentou gradativamente de 0,006 a 0,170 na série I e de 0,009 a 0,144 na série II. A alteração correspondente na variância teórica esperada foi de 0,014 a 0,166 na série I e de 0,011 a 0,143 na série II.

KERR e WRIGHT (1954a) procederam a um estudo semelhante de oscilação na frequência do gene **forked** em **D. melanogaster**. Foram conduzidas 96 subpopulações com tamanho  $N = 8$  (4 machos e 4 fêmeas) durante 16 gerações de cruzamento ao acaso. Na última geração o número de subpopulações fixadas foi de 41 para o tipo selvagem e 29 para o tipo **forked**; as não-fixadas foram 26. A taxa de fixação atingiu um equilíbrio aproximado por volta da quarta geração, com um valor de 8,9% por geração.

WRIGHT e KERR (1954) estenderam o estudo anterior para a oscilação do gene **bar** em *D. melanogaster* em 108 subpopulações de tamanho 8 (4 machos e 4 fêmeas), durante 10 gerações. Partindo de uma frequência gênica de 0,5, a distribuição da frequência gênica atingiu uma estabilidade aparente na quarta geração com uma taxa de fixação de 22% para o tipo selvagem e 0,7% para o tipo **bar**. Após dez gerações o número de linhas fixadas foi de 95 e 3, respectivamente; neste estágio, 10 linhas ainda não eram fixadas.

De maneira similar, KERR e WRIGHT (1954b) estudaram a oscilação dos genes **aristapedia** e **spineless** em *D. melanogaster*, em 113 sub-populações de mesmo tamanho ( $N = 8$ ) e igual número de gerações ( $t = 10$ ) que o experimento anterior. A variância da frequência do gene **spineless** aumentou de 0,01707 para 0,02693 entre as gerações 1 e 10, com uma rápida estabilização na distribuição da frequência gênica; no final, oito linhas atingiram a fixação para este gene. O gene **aristapedia** atingiu a máxima frequência de 87,5%, com uma média de 38,8%.

## 2.2. Tamanho Efetivo Populacional

O conceito de Tamanho Efetivo Populacional foi introduzido por WRIGHT (1931) e sua importância em programas de seleção foi discutida por alguns autores (ROBERTSON, 1960; BAKER e CURNOW, 1969; RAMALHO, 1977; VENCOVSKY, 1978; MIRANDA FILHO e VENCOVSKY, 1978). Mais recentemente, porém, poucos são os trabalhos de melhoramento de plantas que consideram ou discutem resultados em termos de tamanho efetivo populacional. Aspectos como limite de seleção, avaliação da perda de variabilidade genética devida à erosão e comparações do potencial de diferentes esquemas de seleção requerem ou são dependentes do conhecimento exato do tamanho efetivo envolvido

(VENCOVSKY, 1978).

Em uma população ideal, em que todos os  $N$  indivíduos acasalantes contribuem igualmente para um conjunto de  $2N$  gametas e onde os zigotos são formados pela união ao acaso dos gametas, a probabilidade de um par de gametas carregar genes idênticos por descendência é  $1/2N$ , que é o coeficiente de endogamia ( $F$ ) na geração 1. Na geração seguinte, os homozigotos idênticos podem aparecer devido à união de genes idênticos duplicados na geração anterior (probabilidade  $1/2N$ ) ou em virtude da identidade por descendência já existente na geração anterior (com probabilidade:  $1 - 1/2N$ ). Deste modo, a probabilidade total de homozigose na geração 2 é dada por:

$$F_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) F_1$$

onde  $F_1$  e  $F_2$  são os coeficientes de endogamia nas gerações 1 e 2, respectivamente. Em qualquer geração  $t$ , o coeficiente de endogamia pode ser obtido pela expressão acima, substituindo-se  $F_2$  por  $F_t$  e  $F_1$  por  $F_{t-1}$  (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988).

No caso de populações finitas, o modo de reprodução não segue o modelo idealizado, o processo dispersivo atua de maneira diferente e a variância das frequências gênicas e/ou a taxa de endogamia tem equivalência com um número de indivíduos da população idealizada. Dessa maneira é definido por WRIGHT (1931) o conceito de Tamanho Efetivo Populacional, como o número de indivíduos de uma população ideal que sofre os mesmos efeitos de endogamia e/ou da variância de frequência gênica que uma dada população real, com sistema de acasalamento conhecido, ao longo de gerações.

Para espécies de plantas alógamas com polinização livre totalmente ao acaso de  $N$  indivíduos, resulta o tamanho efetivo  $N_E=N$ . Em cruzamentos controlados em que amostras de dois indivíduos são tomados como progenitores da geração seguinte (cruzamento planta a planta), com amostra equitativa de sementes,  $N_E=2N$  (VENCOVSKY, 1978). Portanto, a taxa de endogamia numa sub-população pode ser alterada em função do  $N_E$  e do processo de multiplicação utilizado para reprodução dos progenitores.

CROW e KIMURA (1970) apresentaram a expressão básica para cálculo do tamanho efetivo:

$$N_E = \frac{2n}{\frac{s^2_k}{\bar{k}} (1+\alpha) + (1-\alpha)}$$

onde:

$n$  é o número de indivíduos;

$\alpha$  é uma medida do desvio da condição de panmixia (considera-se  $\alpha = 0$  nas populações alógamas suficientemente grandes);

$\bar{k}$  é o número médio de gametas contribuído pelas plantas genitoras ( $\bar{k}=2$  para tamanho constante nas gerações);

$s^2_k$  é a variância do número de gametas contribuídos pelas plantas genitoras.

A composição de  $s_k$  é mostrada com detalhes por VENCOVSKY (1978) e inclui os seguintes elementos:

F: número de plantas amostradas como genitoras e das quais serão coletadas as  $n$  sementes (descendentes); M: número de plantas polinizadoras cujos gametas masculinos participaram na



geração dos  $n$  indivíduos; em espécies alógamas em condições de polinização livre,  $M$  é desconhecido mas pode-se considerá-lo suficientemente grande para desprezar as expressões do tipo  $1/M$  e afins. Por outro lado, nas populações de polinização livre sem controle dos cruzamentos, como nos lotes isolados de multiplicação de sementes, considera-se  $M = F$ . Como elementos da variância do número de gametas é necessário considerar também as quantidades  $u = F/n$  e  $v = M/n$ .

VENCOVSKY (1976,1978) adaptou as expressões de CROW & KIMURA (1970), para casos de seleção artificial de populações de espécies dióicas e monóicas, especialmente no que se refere ao aspecto problemático do cálculo da

$s_k^2/k$ . (variância dividida pela média do número de gametas com que os indivíduos contribuirão para a formação da próxima geração). Nestes casos, deve-se incluir à variância original de CROW & KIMURA (1970) uma quantidade adicional em função da covariância entre gametas masculinos e femininos que contribuirão para a geração seguinte.

Embora WRIGHT (1931) tenha usado os conceitos de tamanho efetivo resultantes do efeito de endogamia ( $N_{Ei}$ ) e do efeito da variância de amostragem ( $N_{Ev}$ ) indistintamente, para diversos sistemas particulares de acasalamento e formas de amostragem populacional pode-se obter números muito diferentes para o  $N_{Ei}$  e para o  $N_{Ev}$  (CROW & KIMURA, 1970). Assim, o  $N_{Ei}$  relaciona-se ao número de indivíduos que originarão a próxima geração, enquanto que o  $N_{Ev}$  relaciona-se ao número da geração filial, pois se por um lado a probabilidade de os alelos serem idênticos por descendência depende do número de ancestrais, a perda casual de alelos depende da variância amostral, que é função do número de indivíduos na geração filial (tamanho da amostra). Na avaliação das consequências do processo seletivo, o  $N_{Ev}$  aparece portanto como o mais útil.

NEI & MURATA (1966) apresentam expressões de  $N_e$  para o caso da fertilidade ser herdável, ou seja, quando a progênie de um indivíduo que origina grande número de progênies novamente tende a produzir muitas progênies devido à transmissão de genes controlando a fertilidade. Assim, genes carregados por indivíduos com alta fertilidade irão, a longo prazo, ser representados em maior frequência que aqueles associados à baixa fertilidade (isto tem efeito equivalente ao aumento da variância aditiva em casos de seleção artificial); então, a probabilidade de tais genes se tornarem homozigotos devido à endogamia é maior que a esperada quando a fertilidade não é herdada. Ou seja, a variância de outros genes será aumentada e o tamanho efetivo correspondentemente reduzido. As expressões apresentadas demonstram que  $N_e$  decresce com o aumento da herdabilidade da viabilidade adaptativa ("fitness"). Para o caso do milho, pode-se analogamente supor que plantas produzindo maior quantidade de grãos de pólen tenham maior capacidade de originar progênies com maior fertilidade, concorrendo para redução do  $N_e$ .

O conceito de tamanho efetivo e o conhecimento dos seus efeitos na manipulação de populações finitas têm importância direta nos programas de melhoramento de plantas. ROBERTSON (1960) enfatiza que o progresso esperado e a meia vida de um programa de seleção recorrente são afetados diretamente pelo tamanho efetivo populacional ( $N_e$ ); conclui ainda que a chance de fixação do alelo favorável é função da frequência inicial do gene e do  $N_e$ .

BAKER e CURNOW (1969) examinaram as consequências de diferentes  $N_e$  no progresso de seleção dentro de uma população com um modelo genético específico. A probabilidade de fixação de um alelo desejável, para diferentes valores de frequência gênica ( $p$ ) iniciais, aumentou para maiores  $N_e$ . Os autores verificaram que há pouca diferença na frequência

gênica para valores de  $N_e$  de 64 e 256, após algumas gerações de seleção. Como o progresso esperado é diretamente proporcional à intensidade de seleção, os resultados sugerem que um progresso rápido pode ser obtido em função de um menor tamanho efetivo sem elevar o risco de perda de alelos por fixação. Em adição, um substancial progresso pode ser obtido se a seleção for praticada dentro de um número de linhagens obtidas da mesma população original, seguida da seleção das melhores linhagens.

Os trabalhos teóricos realizados por RAWLINGS (1970) mostraram que o tamanho efetivo necessário para a fixação de alelos favoráveis com seleção recorrente é relativamente baixo. Por exemplo, para  $N_e = 22$  e  $is = 0.01$  ( $i$ : diferencial de seleção;  $s$ : coeficiente de seleção), existe uma probabilidade de pelo menos 95% para eventual fixação do alelo favorável, mesmo para frequência gênica inicial tão baixa como 0.25. Para frequência mais baixa (0.10), o tamanho efetivo aumenta para 37, para garantir tal nível de probabilidade de fixação.

Em milho, o melhoramento de populações via seleção recorrente pode ser processado pela utilização de diversos tipos de progênies que, por serem obtidas através de diferentes sistemas de cruzamento, resultam em diferentes tamanhos efetivos. Para as progênies mais usuais, tem-se os seguintes valores de  $N_e$  (aproximados): meios-irmãos:  $4N$ ; irmãos germanos:  $2N$ ;  $S_1$  (auto-fecundação):  $N$ ; sendo  $N$  o número de progênies inter cruzadas na fase de recombinação, considerando-se que as progênies têm grande número de indivíduos. (VENCOVSKY, 1978).

Como salientado por HALLAUER (1984), a maioria dos programas de seleção recorrente com recombinação de progênies endogâmicas tem adotado altas intensidades de seleção, restringindo o tamanho efetivo populacional. Além da perda e fixação de alelos devido à deriva genética, podem ser

gerados problemas devido ao acréscimo da endogamia da população.

Na comparação teórica da eficiência de métodos de seleção, pode-se considerar duas situações: i) equivalência da intensidade de seleção; ii) equivalência do tamanho efetivo populacional (HALLAUER e MIRANDA FILHO, 1988). Na comparação de seleção entre e dentro de famílias de meios irmãos e de irmãos germanos, RAMALHO (1977) estudou as consequências sobre o tamanho efetivo em combinações de diferentes intensidades de seleção entre e dentro de famílias; em todas as comparações a intensidade de seleção final foi de 2%, combinada entre e dentro de famílias.

Em um programa de seleção recorrente, pode-se aplicar uma maior intensidade de seleção para obtenção de ganhos expressivos a curto prazo. Entretanto, nessa situação, o tamanho efetivo populacional é reduzido e cuidados devem ser tomados quanto ao número de genótipos ou progênies recombinadas, para não elevar o risco de fixação de alelos indesejáveis.

Mais recentemente, SOUZA JÚNIOR et al. (1994) apresentam deduções de expressões para a predição do progresso e da resposta correlacionada (progresso indireto) com seleção, para populações de tamanho efetivo reduzido devido à recombinação de um número pequeno de progênies. Verificaram que tais progressos dependem não somente de  $s_A^2$  e  $s_F^2$ , mas também de  $D_1$  (covariância entre os efeitos aditivos e dominantes dos homozigotos), de  $F$  (coeficiente de endogamia) e da depressão por endogamia. Considerando-se que  $D_1$  pode ser negativo, pode haver uma redução substancial no progresso e, conseqüentemente, o uso de expressões tradicionais (que consideram o tamanho efetivo infinito) irá superestimá-lo. Os autores estudaram a população ESALQ-PB 1, avaliando 100 progênies de meios-irmãos, com intensidade de seleção de 10% (recombinação de 10 progênies

$S_1$  ). Os resultados mostraram progressos 50 e 30% menores para produção de grãos e altura da planta, respectivamente, em relação aos progressos estimados com expressões convencionais, baseadas em tamanho efetivo infinito.

Uma ampla revisão sobre tamanho efetivo populacional foi feita por CABALLERO (1994), com equações para os mais diversos casos de populações, naturais ou experimentais, abrangendo desvios da condição idealizada : contribuição de parentais não casualizada, diferentes números de machos e fêmeas, endogamia, seleção e diferentes pressões de seleção em cada sexo.

### 2.3. Endogamia

A mais notável consequência observada da endogamia é a redução do valor fenotípico expressa pelos caracteres relacionados com a capacidade reprodutiva ou eficiência fisiológica (FALCONER, 1960).

Entre os caracteres avaliados em milho, a produtividade de grãos tem se mostrado o mais sensível aos efeitos da endogamia ( JONES, 1918, 1939; HALLAUER & SEARS, 1973; MARQUES, 1988). JONES (1939) relatou decréscimos na produtividade da ordem de 79% após 30 gerações de autofecundação, com valores crescentes de depressão por endogamia até a 20ª geração. As médias de altura de planta, no entanto, foram reduzidas em 29%, estabilizando-se por volta da 5ª geração de autofecundação. Tendências semelhantes foram encontradas por HALLAUER & SEARS (1973) e GOOD & HALLAUER (1977), submetendo a população BSSS a sucessivas gerações de auto-fecundação. Tais resultados são atribuídos aos efeitos de dominância gênica, aliados à alta complexidade do caráter produção de grãos.

A endogamia para a produtividade de grãos e outros caracteres quantitativos, pode levar à situação na qual o decréscimo na produtividade em linhagens endogâmicas se torna tão acentuado a ponto de limitar sua utilização em programas de obtenção de híbridos.

HALLAUER & MIRANDA FILHO (1988) calcularam valores de depressão endogâmica esperada a nível de 50% de homozigose induzida pela auto-fecundação: para produção de grãos variaram de -42,2 a -71,9 g/planta; para altura de planta e de espiga os valores oscilaram entre -7,8 e -33,4 cm e -10,4 a -29,6 cm, respectivamente.

LAMKEY & SMITH (1987) avaliaram a depressão por endogamia em sintéticos representativos de sete eras de melhoramento (antes de 1930 e as seis décadas subsequentes). A melhoria no desempenho das populações  $S_0$ , de seus "bulks" de  $S_1$ , bem como os aumentos na diferença ( $S_0 - S_1$ ) com o decorrer das décadas foram atribuídos a dois fatores: a) maior número de locos em heterozigose das populações segregantes; b) baixos valores de frequências de alelos favoráveis ( $p < 0,5$ ) nas populações originais, sendo aumentadas nas populações mais modernas.

No Brasil, vários estudos têm sido conduzidos para avaliar a depressão endogâmica, já que as populações atualmente disponíveis apresentam uma acentuada carga genética. (MARQUES, 1988). Para a produção de grãos de 14 populações introduzidas, VIANNA *et al.* (1982) constataram valores de depressão variando de -42% a -58%.

LIMA *et al* (1984) estudaram 32 populações brasileiras e observaram que a depressão endogâmica variou de -27,0% a -59,9% para a produção de grãos; de -6,6% a -20,3% para altura de planta e de -6,9% a -27,4% para altura de espiga, após uma geração de auto-fecundação. Verificaram também que populações derivadas de linhagens endogâmicas apresentaram

valor médio de 34% de endogamia, enquanto que nos compostos e variedades de polinização livre, a média foi de 41,3%. Segundo MIRANDA FILHO & VIEGAS (1987), esses resultados concordam em certo grau com a hipótese de que populações derivadas de linhagens endogâmicas ou que já passaram por alguma fase de endogamia, são menos sensíveis aos efeitos de depressão causados por genes deletérios.

MIRANDA FILHO & MEIRELLES (1988) concluíram que existe potencial para extração de linhagens menos depressivas para produtividade de grãos nas populações ESALQ-PB2 e ESALQ-PB#.

Medidas de depressão por endogamia em populações semi-exóticas de milho (ESALQ-PB1 x Entrelaçado 1 e ESALB-PB1 x Cravo 4) são apresentadas por NASS e MIRANDA FILHO (1995), sendo, respectivamente, -13,7% e -12,8% para altura de planta; -15,9% e -14,2% para altura de espiga; -44,8% e -45,0% para peso de espigas e -46,2% e -46,7% para peso de grãos.

TERASAWA JUNIOR (1993) estudou progênies  $S_1$  no quarto ciclo de seleção recorrente com endogamia nas populações de milho ESALQ PB2-C3 e ESALQ PB3-C3, com ênfase na determinação da depressão por endogamia. Para as populações-base ESALQ PB-2 e ESALQ PB-3 a depressão por endogamia estimada foi de -40,0% e -44,0% para produção de grãos; -8,1% e 8,0% para altura de planta e -8,9% e -8,2% para altura de espiga, respectivamente.

Na Tabela 1, adaptada de VENCOSKY et al. (1988) e de TERASAWA JUNIOR (1993), encontram-se estimativas da depressão por endogamia em diferentes materiais genéticos. De acordo com essas estimativas, nota-se que as variedades de polinização livre e as populações exibiram praticamente tanta depressão quanto à observada pelo grupo de híbridos.

Tabela 1 - Estimativas da depressão por endogamia (%), em relação às médias  $S_0$ , para peso de grãos, em diferentes materiais genéticos no Brasil.

Material genético	Média %	Intervalo de variação
Várias populações	-45,8	-40,2 a -60,4 (1)
Várias populações	-40,5	-27,0 a -57,9 (2)
Vários híbridos	-48,6	-40,9 a -56,7 (3)
CMS-05-Co	-42,5	-18,6 a -66,0 (4)
CMS-05-C <sub>1</sub>	-38,9	-17,9 a -58,4 (4)
Centralmex	-36,7	-11,6 a -67,4 (5)
ESALQ-PB2- C <sub>2</sub>	-43,7	-15,2 a -76,3 (6)
ESALQ-PB3- C <sub>2</sub>	-49,4	-22,5 a -76,1 (6)
ESALQ-PB2- C <sub>3</sub>	-40,0	-1,5 a -65,8 (7)
ESALQ-PB3- C <sub>3</sub>	-44,0	-12,4 a -69,1 (7)
Suwan-DMR	-42,4	-- (8)
Composto Thai	-42,3	-- (8)
EE1	-46,2	-30,2 a -91,4 (9)
EC4	-46,7	-9,4 a -81,7 (9)

(1) VIANNA *et alii* (1982); (2) LIMA *et alii* (1984); (3) GAMA *et al* (1985); (4) MÔRO (1982); (5) MOTA (1974); (6) MARQUES (1988); (7) TERASAWA JUNIOR (1993); (8) LIMA *et al* (1982); (9) NASS e MIRANDA FILHO (1995).

Adaptada de VENCOVSKY *et al.* (1988) e de TERASAWA JÚNIOR (1993).



### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Material

O trabalho foi realizado a partir de linhagens endogâmicas provenientes das populações ESALQ-PB 2 e ESALQ-PB 3, que são compostos obtidos a partir do cruzamento de sete variedades de porte baixo com as populações Composto Dentado e Composto Flint, respectivamente (MIRANDA FILHO, 1974). Após três gerações de recombinação e homogeneização, as populações ESALQ-PB2 e ESALQ-PB3 foram submetidas à auto-fecundação, visando à extração de linhagens endogâmicas (MIRANDA FILHO, 1979). As referidas populações também foram submetidas a três ciclos de seleção recorrente com endogamia (MARQUES, 1988). As linhagens  $S_2$  selecionadas no terceiro ciclo foram submetidas a duas gerações adicionais de auto-fecundação, obtendo-se linhagens  $S_4$ .

Para o presente estudo, foram escolhidas duas linhagens  $S_4$  de sementes brancas da população ESALQ-PB 2 e uma linhagem  $S_4$  de sementes amarelas da população ESALQ-PB 3. O alelo Y, que determina coloração amarela do endosperma, foi utilizado como marcador nos estudos de oscilação da frequência gênica. As linhagens  $S_4$  utilizadas apresentam probabilidade de homozigose de 100% para os genes marcadores (alelos y e Y).

## 3.2. MÉTODOS

### 3.2.1. Obtenção das populações $F_2$

Uma linhagem  $S_4$  de sementes amarelas da população ESALQ-PB2 foi cruzada com duas linhagens  $S_4$  de sementes brancas da população ESALQ-PB3, no ano agrícola 1991/92, originando dois híbridos  $F_1$  de sementes amarelas. As plantas  $F_1$  desenvolvidas a partir dessas sementes foram intercruzadas no ano agrícola de 1992/93, através de cruzamento planta-a-planta, ao acaso. Nas espigas  $F_2$  das plantas  $F_1$  verificou-se a segregação de coloração de grãos, constatando-se a proporção mendeliana esperada de 3 amarelas: 1 branca.

Assim, foram obtidas duas populações  $F_2$  segregantes do cruzamento de linhagens (ESALQ-PB 2 X ESALQ-PB 3), com frequência gênica  $p=0,5$  para os locos segregantes. Estas são consideradas populações-base do presente estudo, aqui designadas de **População A** e **População B**, das quais foram retiradas amostras ou sub-populações de tamanho reduzido.

### 3.2.2. Obtenção das sub-populações de tamanho reduzido

De cada uma das duas populações  $F_2$  (**A** e **B**) produzidas, foram retiradas sub-populações de 5 plantas, de maneira casualizada. Para esse fim, foram plantadas 1000 sementes de cada população  $F_2$ , no ano agrícola 92/93. Por ocasião do florescimento, foram tomadas amostras de 5 plantas, ao acaso, das quais foram coletadas amostras de pólen e estas misturadas para polinizar as mesmas 5 plantas. Deste modo, sob a hipótese de participação equitativa das plantas na amostra de pólen, a auto-fecundação (aleatória) é prevista para ocorrer numa taxa de  $1/N = 0.20$ .

Assim foram obtidas, de cada população  $F_2$ , 36 sub-populações da população-base A e 35 da B, de tamanho  $N = 5$ . Para os ensaios de avaliação de caracteres quantitativos foram utilizadas 30 subpopulações e a população-base como controle, perfazendo um total de 31 tratamentos no estudo de cada uma das populações A e B.

Para manutenção das populações  $F_2$ , foram plantadas 200 sementes  $F_1$  (em 92/93) e as plantas polinizadas com mistura de pólen, visando à aproximação de uma população idealizada, na qual os indivíduos são intercruzados ao acaso e se inclui uma taxa de auto-fecundação aleatória.

### 3.2.3. Avaliação da deriva genética do marcador - Determinação das frequências gênicas nas subpopulações (N=5)

O cruzamento entre uma linhagem de sementes amarelas (YY) com outra de sementes brancas (yy) resulta na obtenção de sementes híbridas  $F_1$  amarelas (Yy no zigoto e YYy ou Yyy no endosperma). Por intercruzamento das plantas  $F_1$ , obtém-se, nas espigas  $F_2$ , uma segregação 3:1 (amarelas:brancas).

A partir da população  $F_2$ , com frequência gênica esperada  $p(Y)=0,5$ , foram tomadas amostras aleatórias de cinco plantas para formar as sub-populações de tamanho reduzido (item 3.2.5). As frequências dos genótipos YY, Yy e yy seguem a distribuição trinomial (HARTL e CLARK, 1989), dada pela fórmula:

$$Pr(n_1, n_2, n_3) = \frac{N!}{n_1! n_2! n_3!} X^{n_1} Z^{n_2} W^{n_3}$$

onde  $N=5$ ;  $n_1$ ,  $n_2$  e  $n_3$  são os números de cada genótipo na amostra;  $x$ ,  $z$  e  $w$  representam as frequências genotípicas na população (no presente caso,  $x = w = 1/4$  e  $z = 1/2$ ), tais que  $x+z+w = 1$ .

Em cada sub-população, a polinização das cinco plantas foi efetuada com mistura de pólen das mesmas plantas. Através de avaliação visual, é possível determinar as frequências genotípicas ( $x$ ,  $z$ ,  $w$ ) em cada amostra. Por exemplo, considere-se a seguinte constituição genotípica na amostra: **YY**, **YY**, **Yy**, **Yy**, **yy**; pela distribuição trinomial, este caso ocorre com probabilidade de 11,72%. Nesta amostra, a frequência dos alelos **Y** e **y** são 3/5 e 2/5, respectivamente. Uma planta  $F_2$  do tipo **YY**, após polinização com a mistura de pólen da amostra hipotética, produzirá uma espiga com todos os grãos amarelos (3/5 **YYY** : 2/5 **YYy**). Uma planta do tipo **Yy** apresentará segregação em várias tonalidades (laranja, amarelo-escuro, amarelo-claro) e uma pequena proporção (1/5) de sementes brancas. Finalmente, uma planta do tipo **yy** apresentará cerca de 2/5 de sementes brancas na espiga, sendo as demais sementes de tonalidade amarelo-claro. Deste modo, é possível determinar o genótipo de cada planta-mãe na amostra, com razoável segurança.

Foram determinadas desta maneira as constituições genotípicas das cinco plantas-mãe que originaram cada sub-população ( $N=5$ ), em duas gerações de endogamia.

As frequências de classes genotípicas foram testadas sob a hipótese da distribuição trinomial e as frequências gênicas sob a hipótese da distribuição binomial, através de testes de qui-quadrado.

A Tabela 2 mostra as probabilidades de ocorrência das diversas classes genotípicas com amostras de tamanho  $N = 5$ . A cada classe está associada a frequência gênica  $p(\mathbf{Y})$ ; por exemplo, na classe 5.0.0 (**YY.Yy.yy**) a frequência gênica é  $p(\mathbf{y}) = 1$ . No conjunto das classes, a frequência gênica

tem distribuição binomial; as probabilidades são mostradas na Tabela 2a e representam um somatório das probabilidades das classes com mesmo  $p(\mathbf{Y})$ . Por exemplo, a frequência  $p(\mathbf{Y}) = 0,5$  ocorre nas classes 0.5.0, 1.3.1 e 2.1.2, com frequências  $1/32$ ,  $5/32$  e  $15/256$ , que totaliza uma probabilidade de 24,6% de ocorrer  $p(\mathbf{Y}) = 0,5$  em uma determinada sub-população de tamanho  $N=5$ .

Na Tabela 2, nota-se que a distribuição da frequência gênica não é propriamente contínua em amostras pequenas; de fato, para  $N=5$  a frequência gênica se distribui em classes com intervalo de  $1/2N = 0,10$ .

Tabela 2 - Distribuição de classes genotípicas (trinomial) em amostras de tamanho  $N = 5$ .

Classes	Probabilidade	Freq. gênica $p(\mathbf{Y})$
500	0,0010	1,0
050	0,0313	0,5
005	0,0010	0,0
014	0,0098	0,1
041	0,0781	0,4
104	0,0049	0,2
140	0,0781	0,6
401	0,0049	0,8
410	0,0098	0,9
023	0,0391	0,2
032	0,0781	0,3
203	0,0098	0,4
230	0,0781	0,7
302	0,0098	0,6
320	0,0391	0,8
311	0,0391	0,7
131	0,1563	0,5
113	0,0391	0,3
122	0,1172	0,4
212	0,0586	0,5
221	0,1172	0,6

Tabela 2a - Distribuição da frequência gênica [ $p(\mathbf{Y})$ ] em amostras de tamanho  $N = 5$ .

$p(\mathbf{Y})$	Probabilidade
0	0,0010
0,1	0,0098
0,2	0,0440
0,3	0,1172
0,4	0,2051
0,5	0,2462
0,6	0,2051
0,7	0,1172
0,8	0,0440
0,9	0,0098
1,0	0,0010

### 3.2.4. Obtenção do valor de seleção (s) do alelo Y

Obtidas as frequências gênicas das subpopulações após cada geração de endogamia, foram calculados os valores de seleção (s) para o alelo Y, da seguinte maneira:

$$\Delta q = \frac{sq_0^2(1-q_0)}{1-sq_0^2}$$

considerando-se os valores de seleção de 1, 1 e 1-s para os genótipos YY, Yy e yy, respectivamente (FALCONER, 1960), onde s = valor de seleção

$q_0$  = frequência do alelo **y** na geração t=0

$q = q_1 - q_0$ , sendo  $q_1$  a frequência do alelo **y** na geração t=1.

### 3.2.5. Obtenção dos coeficientes de endogamia (F) em cada subpopulação

Foram calculados coeficientes de endogamia (F) para cada subpopulação (N=5), através da fórmula:

$$F = 1 - \frac{H_o}{H_e}$$

onde:

$H_o$  = heterozigosidade observada e

$H_e$  = heterozigosidade esperada =  $2pq$  esperado = 0,5.

Os coeficientes de endogamia médios para as populações-base A e B foram calculados por:

$$\bar{F} = 1 - \frac{\bar{H}_o}{H_e}$$

para cada geração de endogamia.

Os valores de F médio foram comparados com os valores esperados:

$$F_1 = \frac{1}{2N_E}$$

após a primeira geração e

$$F_2 = \frac{1}{2N_E} + \left(1 - \frac{1}{2N_E}\right) F_1$$

após a segunda geração.

### 3.2.6. Avaliação das sub-populações de tamanho reduzido (N=5)

No ano agrícola 93/94 foram conduzidos dois experimentos, referentes às duas populações-base, em blocos casualizados com seis repetições e 31 tratamentos (controle e 30 sub-populações), em três locais : Piracicaba (SP), Rio Verde



(GO) e Ponta Grossa (PR). As parcelas foram constituídas de duas linhas de cinco metros, espaçadas de 1.0m e contendo 50 plantas cada em Rio Verde e Ponta Grossa; em Piracicaba constituíram-se de 1 linha de 5 metros, espaçadas de 1m e contendo 25 plantas. Devido a forte vendaval ocorrido em Rio Verde na época pré-colheita, somente foi possível a obtenção de dados de altura da planta e altura da espiga. Em Ponta Grossa, foram coletados dados de altura da planta e da espiga, estande e produção de grãos.

Nos ensaios de Piracicaba foram avaliados os seguintes caracteres quantitativos:

- Altura de Planta (AP): avaliada em cinco plantas competitivas escolhidas ao acaso em cada parcela, com exceção do ensaio de Ponta Grossa, onde foi tomada uma observação média de cada parcela; a altura de planta foi medida em cm, da superfície do solo até a inserção da última folha.

- Altura de Espiga (AE): avaliada com os mesmos critérios adotados para AP; a altura de espiga foi medida em cm, da superfície do solo até a inserção basal da primeira espiga.

- Número de ramificações do pendão (NRP): após a completa liberação de pólen, foi contado no campo o número de ramificações do pendão de cinco plantas competitivas, tomadas ao acaso, dentro de cada parcela.

- Comprimento da espiga (CE): avaliado com régua, em cm, em cinco espigas tomadas aleatoriamente, de cada parcela.

- Diâmetro da espiga (DE): avaliado com paquímetro, em cm, na porção mediana de 5 espigas tomadas aleatoriamente, de cada parcela.

- Número de fileiras (NF): avaliado nas mesmas cinco espigas tomadas aleatoriamente, de cada parcela.
- Número de grãos por fileira (NGF): avaliado em uma fileira das mesmas cinco espigas tomadas aleatoriamente, de cada parcela.
- Peso de grãos (PG): as parcelas foram debulhadas e os grãos pesados em laboratório.
- Peso de amostra de 300 grãos (PA): de cada parcela foram contados 300 grãos, que foram posteriormente pesados em recipientes de volume conhecido.
- Densidade dos grãos (DN): obtida pela relação entre o peso de 300 grãos e o volume ocupado (g/cm<sup>3</sup>).

Foram realizadas correções no caráter PG para o estande ideal através do método da covariância corrigida para estande ideal (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992).

### 3.2.7. Análise Quantitativa

O modelo para a análise da variância, de cada experimento, em cada local, foi:

$$Y_{ij} = m + t_i + r_j + e_{ij} ,$$

sendo:

$Y_{ij}$  : observação (média da parcela) do tratamento  $i$  no bloco  $j$ ; para peso de grãos as observações foram corrigidas por covariância;

$m$  : média geral;

$t_i$  : efeito de tratamentos (aleatório);

$r_j$  : efeito de repetições (aleatório);

$e_{ij}$  : erro experimental, normalmente distribuído com média 0 e variância  $\sigma^2$ .

Na análise de variância foi incluída a variação dentro de parcelas, nos caracteres avaliados em plantas individuais.

Assim, o esquema da análise de variância para os caracteres avaliados nas subpopulações foi:

Fonte de variação	GL	QM	E (QM)
Repetições	5	$Q_1$	---
Tratamentos	30	$Q_2$	
Subpopulações (SP)	29	$Q_3$	$\sigma^2 + 6\sigma_s^2$
SP vs Controle	1	$Q_4$	$\sigma_d^2/5 + \sigma_c^2 = \sigma^2$
Erro	150	$Q_5$	
Dentro	744	$Q_6$	

onde:

$\sigma_d^2$  = variância ambiental dentro de parcelas;

$\sigma_c^2$  = variância ambiental entre parcelas;

$\sigma^2$  = variância ambiental;

$\sigma_s^2$  = variância genética entre subpopulações (N=5).

Na análise conjunta para os três locais, incluem-se os efeitos de locais ( $p_k$ ) e a interação tratamentos x locais,  $(tp)_{ik}$ , segundo o modelo:

$$Y_{ijk} = m + t_i + r_{j(k)} + p_k + (tp)_{ik} + e_{ijk}$$

A análise da variância conjunta seguiu o esquema abaixo:

Fontes de variação	G.L.	QM
Blocos/Locais	15	--
Locais	2	--
Tratamentos	30	Q <sub>1</sub>
Sub-populações (SP)	29	Q <sub>11</sub>
SP vs Controle (C) #	1	Q <sub>12</sub>
Trat x Locais	60	Q <sub>2</sub>
SP x Locais	59	Q <sub>21</sub>
(SP vs C) x Locais	1	Q <sub>22</sub>
Erro médio	450	Q <sub>3</sub>

#: o contraste é medida da depressão por endogamia média nas sub-populações.

As médias de subpopulações foram apresentadas em tabelas e histogramas de distribuição. Considerou-se o intervalo entre classes ao redor de 0,5s.

### 3.2.8. Estimativas de parâmetros genéticos

Com base na esperança dos quadrados médios [E(QM)], foram obtidas estimativas dos componentes de variância:  $\sigma^2$  (variância ambiental) e  $\sigma_s^2$  (variância genética entre subpopulações), através das expressões:

$$\hat{\sigma}^2 = Q_5 \quad \text{e}$$

$$\hat{\sigma}_s^2 = (Q_3 - Q_5) / 6$$

Os erros associados às estimativas foram calculados de acordo com VENCOVSKY & BARRIGA, 1992.

O coeficiente de herdabilidade ao nível de médias entre subpopulações ( $h^2$ ) foi calculado da seguinte maneira:

$$\hat{h}^2 = \frac{\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \frac{\sigma^2}{r}}$$

### 3.2.9. Depressão por endogamia

A depressão por endogamia foi avaliada pelo contraste:

$$I = m_s - m_0$$

ou

$$I\% = 100 \frac{(m_s - m_0)}{m_0}$$

onde:

$m_s$  = média das sub-populações de tamanho reduzido e  
 $m_0$  = média da população-base  $F_2$ .

Além disso, foram estimadas as contribuições relativas dos homozigotos ( $u+a$ ) e dos heterozigotos ( $d$ ) de acordo com as expressões:

$$\mu + a = \frac{1}{F} m_s - \frac{1-F}{F} m_0$$

$$d = \frac{1}{F} (m_0 - m_s)$$

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Oscilação na frequência do alelo Y

O alelo Y, que condiciona a coloração no endosperma do milho, foi utilizado neste estudo como marcador para acompanhar a deriva genética devida ao tamanho reduzido ( $N=5$ ) da população. Ambas as populações estudadas (A e B) são gerações  $F_2$  do cruzamento de duas linhagens, amarela (YY) x branca (yy). Portanto, nas populações-base tem-se a frequência gênica esperada  $p(Y) = 0,5$ . Como já foi citado, a oscilação da frequência gênica nas subpopulações se dá a intervalos de  $1/2N = 0,1$  e a probabilidade associada a cada classe segue a distribuição binomial (Tabela 2). A Tabela 2 mostra também as probabilidades de ocorrência das classes genotípicas (YY:Yy:yy) nas amostras de tamanho  $N = 5$ .

Na Tabela 3 são mostradas as constituições genotípicas, referentes ao alelo marcador Y, de cada uma das cinco plantas constituintes de cada subpopulação, nas populações A e B, após uma geração de cruzamento ao acaso. A informação sobre proporção genotípica está condensada na coluna identificada por proporção; por exemplo, se as cinco plantas são heterozigóticas, a identificação é dada por 0.5.0.

Na Tabela 4 são apresentadas as frequências esperadas e observadas de cada classe genotípica, para ambas as populações. Apesar de o número de subpopulações ser relativamente reduzido para estudos de distribuição, os resultados observados concordam em certo grau com o esperado.

Os testes de qui-quadrado ( $X^2=17,67$ , com 35 g.l. e  $X^2=50,29$ , com 34 g.l., nas populações A e B, respectivamente) mostraram-se não significativos ao nível de  $P<0,01$ , demonstrando a distribuição trinomial de classes genotípicas. As classes 500 e 005, que representam fixação e perda do alelo  $Y$ , respectivamente, não ocorreram em nenhuma das populações. De fato, a probabilidade de ocorrência dessas classes é de 0,1%, ou 1 em 1000; portanto, para fixação ou perda em pelo menos uma subpopulação o número de subpopulações deveria ser de pelo menos 500.

As frequências esperadas e observadas em relação à variação da frequência gênica aparecem na Tabela 5. Novamente percebe-se a ausência das frequências  $p=1$  (fixação) e  $p=0$  (perda) após uma geração de endogamia; os valores observados se aproximam razoavelmente dos esperados, não se mostrando significativos os valores dos qui-quadrados ( $X^2=7,78$ , com 35 g.l. e  $X^2=16,36$ , com 34 g.l., para as populações A e B).

Os valores de frequência dos alelos,  $p(Y)$  e  $q(y)$ , em cada subpopulação, a heterozigosidade observada e os coeficientes de endogamia para cada subpopulação após a primeira geração são apresentados na Tabela 6. As distribuições de frequência gênica são mostradas na Figura 1. Para a população A foram obtidos valores de frequência gênica média  $\bar{p}(Y) = 0,51 \pm 0,15$  e de variância da frequência entre as linhas  $\hat{V}(p) = 0,0271$ . Para as linhas obtidas da população B foram obtidas frequência gênica média  $\bar{p}(Y) = 0,50 \pm 0,01$  e  $\hat{V}(p) = 0,0235$ . Esses valores concordam com o esperado, uma vez que no processo dispersivo as linhas tornam-se diferentes em frequência gênica, mas a frequência gênica média esperada não se altera, ou seja,  $E(p) = p_0$ . Da mesma maneira, a variância esperada concorda com o valor esperado  $\sigma^2(q) = p_0 q_0 / 2N$ , na primeira geração ( $t=1$ ) ou  $V(q) = p_0 q_0 [1 + (1-1/2N)^t]$ , em qualquer geração ( $t$ ) (FALCONER, 1960).



Aparentemente, uma maior dispersão do gene **Y** ocorreu para a população A, onde  $p(Y)$  variou de 0,1 a 0,9; na população B a frequência gênica ficou restrita aos limites de 0,2 a 0,7 (Tabela 6). Por se tratar de um processo aleatório, não há nenhuma causa aparente desta diferenciação entre populações através da deriva.

O valor de seleção ( $s$ ) para o gene **Y** após a primeira geração foi de aproximadamente zero para ambas as populações ( $\Delta q = 0$ ), indicando ausência de vantagem seletiva para qualquer alelo (ambos os alelos neutros).

Os coeficientes de endogamia médios obtidos na primeira geração de endogamia foram  $\bar{F} = 0,105$  para a população A e  $\bar{F} = 0,091$  para a população B, concordando com o valor esperado de  $\bar{F} = 1/2N_E = 0,10$ .

Os resultados após duas gerações de endogamia estão apresentados na Tabela 7 e Figura 2, respectivamente quanto à constituição genotípica referente ao gene **Y** das plantas constituintes de cada subpopulação e quanto à distribuição da frequência gênica nas populações A e B. Várias subpopulações tiveram apenas 4 espigas colhidas ( $N=4$ ), o que pode ser atribuído a falha na condução da polinização (com mistura de pólen) ou ao próprio efeito da endogamia se expressando em ausência de fertilização (Tabela 7).

As frequências gênicas, heterozigosidade observada e coeficientes de endogamia após duas gerações de endogamia são apresentados na Tabela 8; as distribuições de frequência estão na Figura 2. Observa-se que, para a população A, a frequência de **Y** [ $p(Y)$ ] continuou variando de 0,1 a 0,9, mas a frequência gênica média agora obtida foi de  $\bar{p}(Y) = 0,58 \pm 0,05$ , com variância de frequência entre as linhas  $\hat{V}[p(Y)] = 0,0336$ . Ou seja, a frequência do alelo  $q$  caiu de 0,49 (da primeira geração) para 0,42 (segunda geração), com  $\Delta q = -0,07$ ; o valor de seleção ( $s$ ) obtido foi de 0,50, indicando que houve

seleção contra o alelo  $y$ .

As subpopulações derivadas da população B apresentaram deriva genética diferente da esperada, após a segunda geração de endogamia: a frequência gênica média foi de  $\bar{p}(Y) = 0,66 + 0,08$  ( $\Delta q = 0,16$ ) e a variância  $\hat{V}(p) = 0,0414$ , praticamente o dobro da geração anterior. Observa-se um deslocamento da distribuição para a direita, com  $p(Y)$  variando de 0,3 a 1,0 (Figura 2). O valor de seleção ( $s$ ) agora obtido para o alelo  $Y$  foi de 0,97, indicando forte pressão de seleção contra o gene  $y$ : apenas 3% dos zigotos deverão portanto contribuir com gametas contendo o alelo  $y$  para a geração seguinte.

Os coeficientes de endogamia médios após duas gerações foram de  $\bar{F} = 0,154$  para a população A e  $\bar{F} = 0,258$  para a B, relativamente próximos do valor esperado  $F_2 = 0,19$ .

Os coeficientes elevados de seleção ( $s$ ) contra o alelo  $y$  não são esperados, uma vez que utilizou-se um par de genes neutros controlando a coloração do endosperma de milho, não havendo relatos na literatura que confirmem uma desvantagem seletiva do alelo  $y$ . Os resultados obtidos no presente trabalho podem ser atribuídos : a) a um erro de amostragem na tomada de sementes para plantio da segunda geração de endogamia, que mesmo sendo aleatória, proporcionou uma seleção (zigótica) de sementes amarelas; b) a falhas na avaliação visual das sementes quando da identificação genotípica das plantas-mãe de cada amostra; c) a uma diferença de crescimento do tubo polínico dos grãos de pólen contendo os alelos  $Y$  e  $y$  (seleção gamética), produzindo maior proporção de grãos amarelos nas plantas-mãe que originaram a segunda geração; d) à ligação do alelo  $y$  a algum gene de efeito desfavorável na linhagem branca que originou a população B; e) a efeito pleiotrópico de outros pares de genes que controlam coloração do endosperma em milho.

Ressalta-se que houve fixação do alelo  $Y$  [ $p(Y)=1$ ] em duas das 29 subpopulações da população B (6,9%), mostrando que realmente a redução do tamanho de populações concorreu para a perda do alelo  $y$  em apenas duas gerações de endogamia. KERR & WRIGHT (1954) observaram uma taxa de fixação do gene "forked" em *D. melanogaster* de 8,9% por geração, constante após a quarta geração. Posteriormente, estudando o gene "Bar" na referida espécie de mosca, os autores constataram que o tipo selvagem foi fixado numa taxa de 22% por geração e o tipo "Bar" em 0,7% por geração, evidenciando severa seleção contra o gene "Bar".

Segundo FALCONER (1960), durante a fase inicial do processo dispersivo, as frequências gênicas estão se distanciando do valor inicial; isso conduz a uma segunda fase, estacionária, quando as frequências gênicas estão uniformemente espalhadas sobre a extensão entre os dois limites e todas são igualmente prováveis (exceto os limites). Com  $q_0 = 0,5$ , a fase inicial se estende cerca de  $2N$  gerações (10, no nosso caso); depois que a fase contínua for alcançada, a fixação ocorrerá numa taxa constante e uma proporção de  $1/2N$  das linhas previamente não-fixadas tornam-se fixadas a cada geração.

O estudo da dispersão do alelo  $Y$  vem sendo continuado por mais gerações, havendo necessidade de novos valores de frequências gênicas nas subpopulações a cada geração, para que conclusões mais precisas possam ser obtidas acerca do valor seletivo e da porcentagem de fixação ou perda dos alelos em questão.

## 4.2. Caracteres Quantitativos

### 4.2.1. Avaliação geral das sub-populações e das populações-base A e B.

Foram estudados dez caracteres quantitativos nas 30 subpopulações de cada uma das populações-base (A e B). As médias dos dez caracteres avaliados em Piracicaba estão apresentados nas Tabelas 9 e 10, respectivamente, onde as subpopulações foram aleatoriamente numeradas de 1 a 30, sendo que o nº 31 se refere à população-base (geração  $F_2$ ) em cada caso. Os dados das Tabelas 9 e 10 são representados graficamente nas Figuras 3 a 12.

As médias de subpopulações tendem a diferenciar-se da média da população-base, em consequência: a) da oscilação gênica causada pelo tamanho reduzido da amostra ( $N=5$ , no caso); b) do efeito da endogamia, induzida pelo tamanho reduzido. Cada gene que controla um caráter quantitativo terá sua frequência alterada na próxima geração que será tanto mais próxima da população original quanto maior for o tamanho da amostra. A distribuição da frequência gênica entre as subpopulações segue a distribuição binomial e assume valores intercalados pelo intervalo de  $1/2N$ . No presente caso, para  $N=5$  e frequência inicial esperada  $p=0,5$  nos locos segregantes, a oscilação é caracterizada por intervalos de  $1/10 = 0,1$ ; ou seja, na geração seguinte à amostragem as frequências gênicas assumem valores de 0; 0,1; 0,2; 0,3; ... 1,0, com probabilidades de 0,001; 0,098; 0,044; ... 0,001, respectivamente (Tabela 2). Sob a hipótese de que a oscilação gênica é errática, isto é, não direcional, espera-se que a frequência gênica média nas subpopulações se aproxime da frequência gênica da população-base; conseqüentemente, a média de um caráter quantitativo na subpopulações deve se distribuir em igual proporção com valores acima e abaixo da população-base. Entretanto, este resultado só é esperado para caracteres sem dominância. De fato, o tamanho reduzido causa um aumento na frequência de homocigotos em consequência da endogamia, com coeficiente de endogamia esperado de  $F=1/2N$ , sendo no presente caso  $F=0,1$ . A depressão

por endogamia é dada por  $I=2Fp(1-p)d$ , ao nível de um loco, sendo portanto função da frequência alélica ( $p$ ) e do desvio de dominância ( $d$ ). Consequentemente, quanto maior for o grau de dominância dos genes controlando o caráter, maior será a diferença da média das subpopulações em relação à média da população base; e maior será a proporção de subpopulações com média inferior à média da população-base.

Em Piracicaba, para o caráter AP as subpopulações apresentaram valores médios por planta de 197,9 cm e 194,8 cm, respectivamente para as populações-base A e B; As médias das populações-base foram de 201,3 e 215,8 cm/planta. Houve maior variabilidade para a população B, observando-se maior amplitude de variação na distribuição de classes (Fig. 18). Em Ponta Grossa as subpopulações apresentaram menores valores de AP: média de 193,0 cm para as sub-populações oriundas de A (com 190,0 cm) e de 171,2 cm para as de B (com 186,7 cm) (Tabela 13). Os valores de AP das sub-populações em Rio Verde foram ainda menores, com médias de 186,4 cm para as de A (com 189,7 cm) e 180,3 cm para as de B (com 205,3 cm) (Tabela 14). As distribuições de frequência para AP em Ponta Grossa e Rio Verde são apresentadas nas Figuras 28 e 31.

Observa-se uma considerável amplitude de variação para o caráter AP (Tabelas 11 e 12 e Figuras 3, 13 e 16) nos três locais envolvidos, com médias de subpopulações acima e abaixo da população-base, indicando grande número de genes envolvidos. HALLAUER e MIRANDA FILHO (1988) apresentam estimativas de variância aditiva ( $\sigma_A^2$ ) e de dominância ( $\sigma_D^2$ ) extraídos da literatura para 20 caracteres de milho; para AP (cm),  $\hat{\sigma}_A^2$  foi de 212,9 e  $\hat{\sigma}_D^2$  igual a 36,2, de um total de 45 estimativas.

Com relação ao caráter AE, as sub-populações e populações-base apresentaram maiores valores em Piracicaba (Tabela 10), quando comparados com os de Ponta Grossa (Tabela

13) e Rio Verde (Tabela 14). Os valores observados em Piracicaba foram de 109,9 cm para as subpopulações de A (com média de 116,5cm) e de 116,9 cm para as sub-populações de B (com média de 128,2 cm). Em Ponta Grossa os valores de AE foram de 103,7 cm para as sub-populações de A (com 112,5 cm) e de 96,8 cm para as de B (com 103,3 cm) (Tabela 13). Já em Rio Verde foram observados os menores valores para as subpopulações de A (Tabela 14) : 96,3 cm (com 100,3 cm para a população-base), enquanto que as subpopulações de B apresentaram valores intermediários: 105,2 cm ( com 119,0 cm para a população-base). Uma análise das distribuições de frequência de AE (Figuras 29 e 32) não mostra diferenças marcantes entre as populações A e B. Maiores valores de amplitude de variação para AE indicam um grande número de genes envolvidos no controle desse caráter. No levantamento de HALLAUER e MIRANDA FILHO (1988), a partir de 52 estimativas, os valores médios de  $\hat{\sigma}_A^2$  e  $\hat{\sigma}_B^2$  para AE (cm) foram de 152,7 e 11,1, respectivamente. Diversos trabalhos na literatura obtiveram altos valores de herdabilidade para AE (CRISÓSTOMO, 1978; SOUZA Jr. **et al**, 1980a; MIRANDA FILHO, 1974).

Um comportamento bastante interessante quanto à oscilação de médias de subpopulações em relação às populações-base foi exibido pelo caráter NRP (Figura 5). Na população A as subpopulações apresentaram médias de 16,0 , com  $m_{31} = 17,7$  ramif/pl.(Tabela 9), verificando-se grande amplitude de variação. A população B apresentou maiores valores médios de NRP: 22,8 para as subpopulações e 25,4 para a população-base B (Tabela 10); houve grandes oscilações entre os valores de NRP nas sub-populações, sendo que praticamente todas apresentaram menores valores de NRP do que a população-base, indicando alto grau de dominância dos genes controlando esse caráter. Oscilação drástica entre subpopulações e efeitos de dominância não são esperados para NRP: ANDRADE e MIRANDA FILHO (1979) e

GERALDI (1977) obtiveram alta herdabilidade ao nível de plantas para NRP (61,62% para ESALQ-PB 1 e 45,8%, para três populações de milho); ainda ANDRADE (1988), praticando três ciclos de seleção divergente para NRP obteve grande eficiência para aumentar e diminuir o caráter, confirmando a alta herdabilidade.

Observou-se que a população B, com maior NRP, apresentou menores valores de PG, em relação à população A, concordando com GERALDI (1977), que obtiveram correlação genética aditiva negativa ( $r_A = -0,65$ ) entre NRP e produção de grãos.

Os caracteres CE (cm) e DE (cm) apresentaram menor variabilidade entre subpopulações para ambas as populações-base estudadas, constatando-se nas Tabelas 11 e 12 baixos valores de amplitude de variação. A população A apresentou 16,2 cm (CE) , 4,23 cm (DE) e média das subpopulações de 15,9 e 4,53 cm/espiga; para a população B foram encontrados para CE e DE valores médios de 16,2 cm e 4,18 cm , sendo as médias de subpopulações de 15,2 e 4,14 cm. Dados da literatura confirmam menor variabilidade para diâmetro de espiga; HALLAUER e MIRANDA FILHO (1988) apresentam média de 35 estimativas para  $\hat{\sigma}_A^2$  de  $4,6 \times 10^{-2}$  e para  $\hat{\sigma}_D^2$  de  $0,9 \times 10^{-2}$  cm<sup>2</sup>.

Analisando-se as médias dos caracteres NF, NGF e DN (Tabelas 11 e 12 e Figuras 8,9 e 10 ) nas subpopulações, também constatamos pequena amplitude de variação, pouca variabilidade entre subpopulações e menores diferenças em relação às populações-base. Para NF as populações A e B apresentaram 13,8 e 12,9 fileiras/espiga, com médias de subpopulações de 13,7 e 13,5 fileiras, respectivamente. Para NGF obtiveram-se valores semelhantes para as duas populações: 36,2 para A e 37,8 para B, com médias de sub-populações de 35,6 e 35,9 grãos/fileira, respectivamente.

Por outro lado, para os caracteres PA e PG foram observadas maiores amplitudes de variação e de efeitos de endogamia e grandes diferenças entre subpopulações e populações-base (Tabelas 10 e 11, Figuras 11 e 12), corroborando a hipótese de que há um maior grau de dominância dos genes controlando estes caracteres. Utilizando 99 estimativas, HALLAUER e MIRANDA FILHO (1988) apresentam médias de  $\hat{\sigma}_A^2 = 469,1$  e  $\hat{\sigma}_D^2 = 286,8$  (g/pl)<sup>2</sup> para produção de grãos, enfatizando a  $\sigma_D^2$  na expressão desse caráter.

A população A apresentou maiores valores de PG do que a B, em Piracicaba e Ponta Grossa, notando-se maior produção em Piracicaba para ambas as populações.

Em Piracicaba foram obtidas para a população A médias de PA de 86,1g e PG de 131,4g/pl, com médias de subpopulações de 81,5g e 124,8g/pl, respectivamente. Para a população B constataram-se valores de PA de 82,8g e de PG de 108,3g/planta, enquanto que as subpopulações apresentaram médias de 71,9 e 101,6 g/pl, respectivamente para PA e PG (Tabelas 9 e 10). Em Ponta Grossa os valores de PG da população A foram de 106,1 g/pl, com médias de subpopulações de 101,3; para a população B os mesmos valores são de 82,2 e 71,0 (Tabela 13).

Analisando-se a oscilação de médias de todos os caracteres quantitativos avaliados, pode-se em síntese dividi-los em três classes, em função da amplitude de variação em % da média (Tabelas 11 e 12), observando-se uma razoável consistência entre as populações A e B : a) caracteres com pequena amplitude de variação ( $A < 10\%$ ): DN; b) caracteres com média amplitude ( $10\% < A < 25\%$ ): CE, DE, NF e NGF e c) caracteres com amplitude  $> 25\%$ : AP, AE, NR, PA e PG, sendo que AP foi menor que 25% apenas na população A. Deste modo, pode-se considerar a hipótese de que existe um maior n° de genes envolvidos no controle de AP, AE, NRP, PA e PG, em relação aos demais



caracteres. Além disso, como já foi mencionado, pode-se esperar um maior grau de dominância dos genes controlando NRP, PA e PG, em relação aos demais caracteres (AP, AE, DN, CE e DE), uma vez que houve maior número de subpopulações com média inferior à da população-base correspondente.

#### 4.2.2. Depressão por endogamia

A depressão média por endogamia variou em função da população, do local e da natureza do caráter em estudo (Tabelas 15 a 18).

Para o caráter AP, a população A apresentou valores de depressão média nos três locais de -1,7%, 1,6% e -1,7%, respectivamente em Piracicaba, Ponta Grossa e Rio Verde. Estes valores foram maiores para a população B: -9,7%, -8,6% e -12,2%, respectivamente para os mesmos locais.

Para AE, os valores de depressão por endogamia na população A foram de: -5,6%, -7,8% e -4,0% e na população B de -8,8%, -6,3% e -11,6%, respectivamente para Piracicaba, Ponta Grossa e Rio Verde. Observa-se que, para a população B, houve maior depressão por endogamia para AP e AE em Rio Verde. Respostas diferenciadas de depressão média por endogamia têm sido reportadas por diversos autores, principalmente para caracteres de baixa herdabilidade. Os valores de I% para AP e AE encontram-se abaixo das médias observadas em populações brasileiras conforme apresentado por LIMA *et al* (1984), onde as depressões médias de 32 populações de milho foram de -14,0% (variando entre -6,6% e -20,3%) para AP e -15,4% (variando entre -6,9% e 27,4%) para AE, após uma geração de auto-fecundação. Da mesma maneira, NASS e MIRANDA FILHO (1995) reportam valores de depressão por endogamia de -13,7% e -12,8% (AP) e de -15,9% e -14,2% (AE) para as populações semi-exóticas EE1 e EC5, respectivamente. Por outro lado, TERASAWA JUNIOR

(1993) obteve valores semelhantes para a depressão por endogamia nas populações ESALQ-PB 2 C3 e ESALQ- PB 3 C3: -8,1% e -8,0% (AP) e -8,9% e -8,2% (AE), por se tratar de populações submetidas a três ciclos de seleção recorrente com endogamia e portanto com menor carga genética, haja visto a eliminação de deletérios associada ao aumento na frequência de alelos favoráveis na população via seleção com progênies endogâmicas.

É de se esperar que os valores de endogamia encontrados na literatura sejam maiores que os valores desse trabalho, uma vez que aqueles apresentam a depressão da geração  $S_1$  em relação a  $S_0$ , com  $F=0,5$ , enquanto que neste o coeficiente de endogamia é  $F=0,10$  ( $N_e = 5$ ); trata-se aqui, portanto de uma forma mais amena de depressão do que aquela causada pela autofecundação. Nas Tabelas 16 e 17 são apresentados os valores de  $I\%$  obtidos multiplicados por cinco, para que os resultados obtidos sejam comparados com outros em igualdade de condições.

Para o caráter PG os valores de depressão por endogamia foram de -5,0% e -4,5% para a população A e de -6,2 e -13,6 para a população B, respectivamente em Piracicaba e Ponta Grossa (Tabelas 15 a 18). Estes valores estão dentro do intervalo de variação constatado em diversas populações brasileiras.

Verifica-se que os efeitos de depressão por endogamia foram mais pronunciados para todos os caracteres na população B, indicando uma maior divergência entre as linhagens que entraram na formação desta população.

Os valores de  $\mu+a$  (contribuição dos homozigotos) e de  $d$  (contribuição dos heterozigotos) são apresentados nas Tabelas 15 a 18. Os valores de  $d$  foram mais pronunciados na população B, corroborando o maior grau de heterozigose nesta população.

Tendo em vista a natureza predominantemente aditiva dos caracteres AP e AE, era de se esperar que a

contribuição dos locos homozigóticos fosse maior que a dos heterozigóticos; no entanto, o elevado grau de heterozigose da população B foi responsável pelos valores elevados de  $d$ .

Observaram-se alguns valores negativos de  $\mu+a$  para NRP, AP, AE e PG, o que pode ser explicado pelo efeito epistático de outros sistemas genéticos (outros pares de genes) sobre os genes controlando os caracteres em questão, segundo LIMA *et al* (1984).

Sabe-se que a perda de vigor resultante do aumento da endogamia é função de dois fatores: redução da heterozigosidade em locos que apresentam dominância gênica e exposição de alelos recessivos desfavoráveis presentes na condição heterozigótica no conjunto gênico da população. Maiores depressões assim, devem ser esperadas em caracteres controlados por maior número de fatores dominantes, em populações com elevada frequência de heterozigotos em locos com dominância gênica e em populações que apresentem acentuada carga genética. (FALCONER, 1960).

Os valores de  $(\mu+a)$  e  $d$  para produtividade de grãos são relativamente próximos para a população A em Piracicaba e Ponta Grossa. Mais uma vez, observa-se na população B que o efeito dos heterozigotos ( $d$ ) é maior que o efeito dos homozigotos, confirmando a natureza do caráter (elevado grau de dominância) e a alta frequência de heterozigotos em locos com dominância gênica.

Considerando-se que os valores de  $(\mu+a)$  estimam o comportamento médio de linhagens totalmente endogâmicas, espera-se que melhores linhagens sejam obtidas da população A, com maiores valores de AP, AE e produtividade. Na população B, a exposição de deletérios poderia inviabilizar a obtenção de linhagens.

O caráter NRP mostrou valores de depressão por endogamia: -9,85% e -18,0%, respectivamente para as populações

A e B. Obtiveram-se valores de  $(\mu+a)$  praticamente iguais a zero, em ambas as populações, indicando alto grau de dominância do caráter para as populações estudadas. Valores semelhantes de I% para NRP foram encontrados por NASS e MIRANDA FILHO (1995).

A depressão por endogamia para os caracteres CE, DE, NF e NGF foi baixa em relação aos valores encontrados na literatura, sendo que para o DE praticamente não houve redução em relação à população-base (I = 7,1% para A e I = -0,9% para B). De maneira geral, verificou-se maior contribuição dos homozigotos para esses caracteres na população A (Tabelas 15 e 16).

Quanto à densidade de grãos, observaram-se valores baixos de I%,  $\mu+a$  e d, indicando que este caráter provavelmente já foi fixado nas populações-base A e B.

#### 4.2.3 Análises de variância

Nas Tabelas 19 a 24 são mostradas as análises da variância de todos os caracteres em Piracicaba, com decomposição da variação de tratamentos em: i) variação entre sub-populações e ii) efeito médio de endogamia.

Para a variação entre subpopulações da população A o teste F não mostrou significância para NRP, NF e DN, sendo significativo a 1% para AP, AE, CE, DE, NGF, PA e PG.. Na população B o efeito de variação entre subpopulações foi significativo para todos os caracteres, exceto para DN.

Em Piracicaba, o efeito da depressão por endogamia (SP vs População-base) mostrou significância para NRP, DE e PA na população A. Por outro lado, na população B este efeito foi significativo para AP, AE, CE, NGF e PA.

Na população A este efeito de endogamia média (SP vs População-base) não foi significativo para PG e no entanto mostrou significância para PA, indicando que o caráter

PA representa apenas um componente de produção e que não deve ser utilizado para representar o PG em estudos de endogamia.

Os caracteres AP e AE mostraram diferenças significativas a 1% para as populações A e B, nos três locais avaliados. Já o efeito da endogamia média foi significativo para AP e AE apenas na população B, mais uma vez corroborando a idéia de maior heterozigosidade nessa população.

Para PG o efeito de endogamia foi não significativo em Piracicaba nas duas populações-base A e B; já em Ponta Grossa foi significativo a 5% e a 1%, respectivamente para A e B (Tabelas 26 e 27).

As Tabelas 28 e 29 apresentam as análises de variância conjuntas para AP e AE (três locais: Piracicaba, Ponta Grossa e Rio Verde) e para PG (dois locais: Piracicaba e Ponta Grossa), para ambas as populações em estudo. A variação entre subpopulações foi significativa para AP, AE e PG nas populações A e B, enquanto que o efeito de depressão por endogamia somente foi não significativo para AP na população A. Não houve interação Tratamentos X locais, ainda que o efeito de locais tenha sido altamente significativo, indicando que as subpopulações tiveram comportamento relativo semelhante nos locais estudados quanto a AP, AE e PG.

Nas Tabelas 30, 31 e 32 são apresentadas estimativas de variância ambiental ( $\sigma^2$ ), variância genética entre subpopulações ( $\sigma_s^2$ ) e do coeficiente de herdabilidade ( $h^2\%$ ) para os caracteres estudados, em Piracicaba, Ponta Grossa e Rio Verde, respectivamente. Observa-se que os valores de  $\sigma_s^2$  foram maiores na população B, indicando maior divergência genética entre as subpopulações oriundas de B.

Comparando-se as estimativas de variância genética entre subpopulações com valores de variância entre progênies  $S_1$  encontradas na literatura, constatamos maiores valores para as progênies  $S_1$ . REGITANO NETO (1993) obteve

estimativas de  $\sigma_p^2 S_1$  de  $139 \pm 28,07 \text{ cm}^2$  para AP;  $102,3 \pm 19,04 \text{ cm}^2$  para AE;  $3,727 \pm 3,36 \text{ mm}^2$  para DE. TERASAWA JUNIOR (1993) apresentou valores de  $243,1 \pm 26,2 \text{ cm}^2$  (AP);  $137,5 \pm 15,5 \text{ cm}^2$  (AE);  $237,6 \pm 29,3 \text{ (g/pl)}^2$  (PG) para a população ESALQ- PB 2 e de  $255,4 \pm 27,6 \text{ cm}^2$  (AP);  $109,9 \pm 12,4 \text{ cm}^2$  (AE) e  $145,7 \pm 19,4 \text{ (g/pl)}^2$  (PG) para a população ESALQ- PB 3. Em populações semi-exóticas, NASS (1992) também reportou estimativas de variância genética entre progênies  $S_1$  maiores que aquelas obtidas neste trabalho, para AP, AE, NRP e PG.

Analisando-se os resultados, podemos inferir que a endogamia devida à redução do tamanho de populações conduziu a menores variações entre subpopulações do que seria esperado para progênies  $S_1$ .

Os coeficientes de herdabilidade foram menores do que os relatados para progênies  $S_1$ , exceto para CE e DE, cujos valores foram maiores que os apresentados por REGITANO NETO (1993). Os baixos valores de  $h^2\%$  encontrados para NRP podem ser atribuídos a menores diferenças genéticas entre as subpopulações quanto a esse caráter. Para PG, conforme o esperado, foram obtidos menores valores de  $h^2\%$ , devido à influência de fatores ambientais.

## 5. CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos no presente trabalho, obtiveram-se as seguintes conclusões:

- a distribuição trinomial se adequou a estudos de oscilação gênica, possibilitando o cálculo de frequências do marcador [p(Y)] e a determinação da fixação ou perda de alelos.

- a utilização do marcador Y possibilitou a verificação de coeficientes de endogamia com valores próximos aos esperados, nas duas gerações de endogamia estudadas.

- houve um aumento significativo na frequência do alelo Y após a segunda geração de endogamia, principalmente na população B, para a qual foi obtido valor de seleção de 0,97, indicando uma vantagem seletiva para o gene Y em detrimento ao alelo y, que determina coloração branca do endosperma.

- a redução do tamanho efetivo concorreu para fixação do alelo Y em duas das 29 subpopulações provenientes da população-base B (6,9%), após a segunda geração de endogamia ( $N_E = 5$ ).

- para os caracteres NRP, PA e PG houve maiores diferenças entre a média das subpopulações e das populações-base e maior proporção de subpopulações com média inferior à média das populações-base, corroborando o maior grau de dominância e heterozigosidade dos genes controlando esses caracteres nas

populações em estudo.

- a depressão por endogamia (I%) variou em função da população-base, do caráter e do local, sendo em geral maior para todos os caracteres estudados na população B e para os caracteres NRP, PA e PG em ambas as populações.

- a população A apresentou maiores valores de  $u+a$  e produção de grãos e menor depressão por endogamia (I%) para todos os caracteres avaliados em relação à população B, sendo potencialmente útil para extração de linhagens homozigóticas superiores.

- a população-base B apresentou alto grau de heterozigose provavelmente em função da maior divergência entre as linhagens que a originaram, uma vez que foram obtidos valores significativos do efeito de depressão média e maiores valores de  $d$  (efeito de heterozigotos) para a maioria dos caracteres estudados.



## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, J.A.da C. & MIRANDA FILHO, J.B. Estimativas de parâmetros genéticos para os caracteres do pendão na população ESALQ-PB 1 de milho. **Relatório Científico do Instituto de Genética**, Piracicaba, **13**: 15-21, 1979.
- ANDRADE, J.A. da C. Seleção divergente para tamanho do pendão e posição da espiga na população ESALQ-PB 1 de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1988. 136p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- BAKER, L.H. & CURNOW, R.N. Choice of population size and use of variation between replicated populations in plant breeding selection programs. **Crop Science**, Madison, **9**: 555-60, 1969.
- BURI, P. Gene frequency in small populations of mutant *Drosophila*. **Evolution**, Lancaster, **10**: 367-402, 1956.
- CABALLERO, A. Developments in the prediction of effective population size. **Heredity**, London, **73**: 657-79, 1994.
- CRISÓSTOMO, J.R. Estimação de parâmetros genéticos visando seleção em dois compostos de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1978. 71p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

- CROW, J.F. & KIMURA, M. **An introduction to population genetics**. New York: Harper and Row, 1970. 591p.
- FALCONER, D.S. **Introduction to quantitative genetics**. New York: Ronald Press, 1960. 365p.
- FISHER, R.A. **The genetical theory of natural selection**. Clarendon: Oxford, 1930. 303p.
- GERALDI, I.O. Estimação de parâmetros genéticos de caracteres de pendão em milho (*Zea mays* L.) e perspectivas de melhoramento. Piracicaba, 1977. 103 p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/ USP).
- GOOD, R.L. & HALLAUER, A.R. Inbreeding depression in maize by selfing and full-sibbing. **Crop Science**, Madison, **17**: 935-40, 1977.
- HALLAUER, A.R. Compendium of recurrent selection methods and their application. **Critical Review in Plant Sciences**, **3**(1): 1-33, 1984a.
- HALLAUER, A.R. & SEARS, J.H. Changes in quantitative traits associated with inbreeding in a synthetic variety of maize. **Crop Science**, Madison, **13**: 327-30, 1973.
- HALLAUER, A.R. & MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2.ed. Ames: Iowa State University Press, 1988. 468p.
- HARTL, D.L. & CLARK, A.G. **Principles of population genetics**. Sinauer Ass. Inc., 1989. 682p.

- JONES, D.F. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. **Bulletin of the Connecticut Agricultural Experimental Station**, Connecticut, **207**: 5-100, 1918.
- JONES, D.F. Continued inbreeding in maize. **Genetics**, Princeton, **24**: 462-73, 1939.
- KERR, W.E. & WRIGHT, S. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*: I. **forked**. **Evolution**, Lancaster, **8**: 293-302, 1954a.
- KERR, W.E. & WRIGHT, S. Experimental studies of the distribution of genes frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*: III. **aristapedia** and **spineless**. **Evolution**, Lancaster, **8**: 293-302, 1954b.
- LAMKEY , K.R. & SMITH, O.S. Performance and inbreeding depression of populations representing seven eras of maize breeding. **Crop Science**, Madison, **27**: 695-9, 1987.
- LIMA, M., GIMENES-FERNANDES, N.; MIRANDA FILHO, J.B.; PEREIRA, J.C.V.A. Introduction of maize (*Zea mays* L.) germplasm as source for downy mildew (*Peronosclerospora sorghii*) resistance. **Maydica**, Bergamo, **27**: 159-68, 1982.
- LIMA, M., MIRANDA FILHO, J.B. ; GALLO. P.B. Inbreeding depression in Brazilian populations of maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, **29**: 203-15, 1984.

- MARQUES, J.R.B. Seleção recorrente com endogamia em duas populações de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1988. 145p. (Mestrado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- MIRANDA FILHO, J.B. Cruzamentos dialélicos e síntese de compostos de milho (*Zea mays* L.) com ênfase na produtividade e no porte da planta. Piracicaba, 1974. 115p. (Doutorado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- MIRANDA FILHO, J.B. Obtenção de linhagens endogâmicas em dois compostos de milho. **Relatório Científico do Instituto de Genética**, Piracicaba, **13**: 172-9, 1979.
- MIRANDA FILHO, J.B. & VENCOSKY, R. Considerações sobre o tamanho efetivo de populações para a preservação de germoplasmas. **Relatório Científico do Instituto de Genética**, Piracicaba, **12**: 122-30, 1978.
- MIRANDA FILHO, J.B. & VIÉGAS, G.P. Milho híbrido In: PATERNIANI, E. & VIÉGAS, G.P., ed. **Melhoramento e produção do milho**. Campinas, Fundação CArgill, 1987. v.1, p.275-340.
- MÔRO, J.R. Efeito da alta intensidade de seleção no melhoramento de milho (*Zea mays* L.). Piracicaba, 1982. 52p. (Mestrado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- MOTA, M.G.C. Comportamento de progênies de meios-irmãos e  $S_1$  na variedade de milho (*Zea mays* L.) Centralmex. Piracicaba, 1974. 73p. (Mestrado- Escola Superior de

Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP.)

- NASS, L.L. & MIRANDA FILHO, J.B. Inbreeding depression rates of semi-exotic maize (*Zea mays* L.) populations. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, 1995. No prelo.
- NEI, M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. **Proceedings National Academy of Sciences**, Washington, **70**: 3321-3, 1973.
- NEI, M. & MURATA, M. Effective population size when fertility is inherited. **Genetical Research Cambridge**, Great Britain, **8**: 257-60, 1966.
- RAMALHO, M.A.P. Eficiência relativa de alguns processos de seleção intrapopulacional no milho baseados em famílias não-endógamas. Piracicaba, 1977. 122 p. (Doutorado-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- RAWLINGS, J.O. Present status of research on long and short term recurrent selection in finite populations: choice of population size. **Proc. 2nd. Meet. work. Group Quantitative Genetics**, Raleigh, NC, p. 1-15, 1970.
- REGITANO NETO, A. Avaliação Quantitativa da estrutura genética de uma população de milho pipoca. Piracicaba, 1993. 105p. (Mestrado-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- ROBERTSON, A. A theory of limits in artificial selection. **Proceedings of Royal Society Biological Science**, **153**: 234-9, 1960.

SOUZA Jr., C.L.; GERALDI, I.O.; ZINSLY, J.R. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos de alguns caracteres na população de milho (*Zea mays* L.) Suwan. **Relatório Científico do Departamento de Genética**, Piracicaba, 14: 139-45, 1980a.

SOUZA JUNIOR, C.L.; GERALDI I. O.; VENCOVSKY, R. Progresso genético com seleção em populações com tamanho efetivo reduzido. **In: Congresso Brasileiro de Genética**, Caxambu, 1994, **Resumos. Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, 17 (3) Supplement: C111, 1994.

SPRAGUE, G.F. & EBERHART, S.A. Corn Breeding. **In: Corn and Corn Improvement**. Madison, American Society of Agronomy, 1977. cap.6, p.305-62.

TERASAWA JUNIOR, F. Seleção recorrente com endogamia em duas populações de milho: avaliação quantitativa e perspectivas para seleção de híbridos. Piracicaba, 1993. 168p. (Doutorado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

VENCOVSKY, R. Effective size of monoicous populations submitted to artificial selection. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, 8: 181-91, 1978.

VENCOVSKY, R. Extensão do conceito de Tamanho Efetivo a populações submetidas à seleção. I- Espécies Monóicas. **Relatório Científico do Instituto de Genética**, Piracicaba, 10: 223-8, 1976.

VENCOVSKY, R. Tamanho efetivo em populações submetidas à seleção. Sexos separados. **Relatório Científico do**

- Instituto de Genética**, Piracicaba, **12**: 282-7, 1978.
- VENCOVSKY, R. Herança Quantitativa. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G.P., ed. **Melhoramento e produção do milho**. Campinas, Fundação Cargill, 1987. v.1, p.137-209.
- VENCOVSKY, R.; MIRANDA FILHO, J.B.; SOUZA JUNIOR, C.L. Quantitative genetics and corn breeding in Brazil. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON QUANTITATIVE GENETICS, 2. Raleigh, 1987. **Proceedings**. Sunderland, Sinauer Associates, 1988. p. 465-77.
- VENCOVSKY, R. & BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496p.
- VIANNA, R.T.; GAMA, E.E.G.; NASPOLINI FILHO, V.; MÔRO, J.R.; VENCOVSKY, R. Inbreeding depression of several introduced populations of maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, **27**: 151-7, 1982.
- WRIGHT, S. Evolution in Mendelian populations. **Genetics**, Princeton, **16**: 97-159, 1931.
- WRIGHT, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. **Evolution**, Lancaster, **19**: 395-420, 1965.
- WRIGHT, S. & KERR, W.E. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*: II. **Bar. Evolution**, Lancaster, **8**: 225-240, 1954.

## TABELAS



Tabela 3 - Constituição genotípica para o alelo Y de cinco plantas em subpopulações referentes às populações A e B, após uma geração de endogamia.

Subpopu- lação	Genótipos (A)					Proporção (YY:Yy:yy)	Genótipos (B)					Proporção (YY:Yy:yy)
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	
01#	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)
02	Yy	YY	YY	YY	YY	(0.1.4)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
03	Yy	Yy	Yy	Yy	yy	(0.4.1)	Yy	Yy	Yy	Yy	yy	(0.4.1)
04	Yy	Yy	Yy	Yy	yy	(0.4.1)	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	(0.5.0)
05	YY	Yy	Yy	Yy	yy	(1.3.1)	Yy	Yy	Yy	Yy	yy	(0.4.1)
06	YY	YY	Yy	YY	YY	(2.1.2)	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	(0.5.0)
07	YY	Yy	Yy	Yy	yy	(1.3.1)	Yy	Yy	YY	YY	YY	(0.2.3)
08	YY	Yy	YY	YY	YY	(1.1.3)	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)
09	Yy	YY	Yy	Yy	Yy	(0.5.0)	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)
10	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)
11	YY	YY	Yy	Yy	yy	(2.2.1)	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)
12	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(2.1.2)	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.2.1)
13	YY	Yy	Yy	YY	YY	(1.2.2)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
14	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)
15	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)	YY	Yy	Yy	YY	YY	(1.2.2)
16	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)	Yy	Yy	YY	YY	YY	(0.2.3)
17	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
18	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)
19	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
20	YY	YY	Yy	YY	YY	(2.1.2)	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	(0.5.0)
21	YY	YY	YY	Yy	YY	(3.1.1)	YY	Yy	Yy	Yy	yy	(1.3.1)
22	Yy	Yy	Yy	Yy	YY	(0.4.1)	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	(0.5.0)
23	YY	YY	Yy	Yy	YY	(1.3.1)	Yy	Yy	Yy	Yy	YY	(0.4.1)
24	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)
25	YY	YY	YY	YY	Yy	(4.1.0)	Yy	Yy	yy	YY	YY	(0.2.3)
26	YY	Yy	Yy	Yy	YY	(1.3.1)	YY	YY	Yy	Yy	Yy	(2.3.0)
27	YY	Yy	Yy	YY	YY	(1.2.2)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
28	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
29	YY	Yy	Yy	YY	YY	(1.2.2)	YY	YY	Yy	Yy	YY	(2.2.1)
30	Yy	Yy	YY	YY	YY	(0.2.3)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
31	Yy	Yy	Yy	Yy	YY	(0.4.1)	Yy	Yy	YY	YY	YY	(0.2.3)
32	YY	YY	Yy	Yy	YY	(2.2.1)	Yy	Yy	Yy	Yy	YY	(0.4.1)
33	YY	YY	YY	YY	YY	(1.0.4)	YY	YY	Yy	Yy	YY	(2.2.1)
34	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)	Yy	Yy	yy	YY	YY	(0.2.3)
35	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	(1.4.0)
36	YY	YY	YY	Yy	yy	(3.1.1)	--	--	--	--	--	

# Numeração aleatória entre subpopulações dentro de populações

Tabela 4 - Frequências esperadas ( $f_e$ ) e observadas ( $f_o$ ) de classes genotípicas em sub-populações (N=5) de milho, referentes às populações A e B, após uma geração de endogamia.

Classe	p(Y)	Pr(t)	População A			População B		
			$f_e$	$f_o$	$X^2$	$f_e$	$f_o$	$X^2$
500	1,0	0,0010	0,036	0	0,036	0,035	0	0,035
050	0,5	0,0313	1,127	1	0,014	1,096	5	13,906
005	0,0	0,0010	0,036	0	0,036	0,035	0	0,035
014	0,1	0,0980	0,353	1	1,186	0,343	0	0,343
041	0,4	0,0781	2,812	4	0,502	2,734	4	0,586
104	0,2	0,0049	0,176	1	3,858	0,172	0	0,172
140	0,6	0,0781	2,812	5	1,702	2,734	8	10,143
401	0,8	0,0049	0,176	0	0,176	0,172	0	0,172
410	0,9	0,0098	0,353	1	1,186	0,343	0	0,343
023	0,2	0,0391	1,408	1	0,118	1,368	5	9,643
032	0,3	0,0781	2,812	0	2,812	2,733	0	2,733
203	0,4	0,0098	0,353	0	0,353	0,343	0	0,343
230	0,7	0,0781	2,812	5	1,702	2,734	5	1,878
302	0,6	0,0098	0,353	0	0,353	0,343	0	0,343
320	0,8	0,0391	1,408	0	1,408	1,368	0	1,368
311	0,7	0,0391	1,408	2	0,249	1,368	0	1,368
131	0,5	0,1563	5,627	7	0,335	5,471	5	0,040
113	0,3	0,0391	1,408	1	0,118	1,368	0	1,368
122	0,4	0,1172	4,219	3	0,352	4,102	1	2,346
212	0,5	0,0586	2,110	2	0,006	2,051	0	2,051
221	0,6	0,1172	4,219	2	1,167	4,102	2	1,077

-----

$X^2 = 17,669$  (ns)                       $X^2 = 50,293$  (ns)

p(Y) : frequência gênica

Pr(t): probabilidade na distribuição trinomial;

ns: não significativo ( $P < 0,01$ ), com 35 e 34 g.l. (A e B).

Tabela 5 - Distribuição observada da frequência gênica [p(Y)] entre subpopulações nas populações A e B, após uma geração de endogamia.

p(Y)	Pr(b)	População A			População B		
		f <sub>e</sub>	f <sub>o</sub>	X <sup>2</sup>	f <sub>e</sub>	f <sub>o</sub>	X <sup>2</sup>
0	0,0010	0,036	0	---	0,035	0	---
0,1	0,0098	0,353	1	---	0,343	0	---
0,2	0,0440	1,584	2	1,331	1,540	5	8,152
0,3	0,1172	4,220	1	2,457	4,102	0	4,102
0,4	0,2051	7,384	7	0,020	7,179	5	0,661
0,5	0,2462	8,864	10	0,146	8,617	10	0,222
0,6	0,2051	7,384	7	0,020	7,179	10	1,109
0,7	0,1172	4,220	7	1,831	4,102	5	0,197
0,8	0,0440	1,584	0	1,973	1,540	0	1,918
0,9	0,0098	0,353	1	---	0,343	0	---
1,0	0,0010	0,036	0	---	0,035	0	---
				X <sup>2</sup> = 7,778 (ns)	X <sup>2</sup> = 16,361 (ns)		
				(35 g.l.)	(34 g.l.)		

Pr(b): probabilidade na distribuição binomial;

f<sub>e</sub> : frequência esperada; f<sub>o</sub>: frequência observada;

ns: não significativo (P<0,01).

Tabela 6 - Frequências observadas dos alelos **Y** [ $p(Y)$ ] e **y** [ $q(y)$ ], heterozigosidade observada ( $H_o = 2pq$ ) e coeficiente de endogamia ( $F_s = 1 - H_o/H_e$ ) de cada subpopulação ( $N=5$ ), após uma geração de endogamia.

Subpopulação	População A				População B			
	$p(Y)$	$q(y)$	$H_o$	$F_s$	$p(Y)$	$q(y)$	$H_o$	$F_s$
01	0,7	0,3	0,42	0,16	0,7	0,3	0,42	0,16
02	0,1	0,9	0,18	0,64	0,6	0,4	0,48	0,04
03	0,4	0,6	0,48	0,04	0,4	0,6	0,48	0,04
04	0,4	0,6	0,48	0,04	0,5	0,5	0,50	0,0
05	0,5	0,5	0,50	0,0	0,4	0,6	0,48	0,04
06	0,5	0,5	0,50	0,0	0,5	0,5	0,50	0,0
07	0,5	0,5	0,50	0,0	0,2	0,8	0,32	0,36
08	0,3	0,7	0,42	0,16	0,7	0,3	0,42	0,16
09	0,5	0,5	0,50	0,0	0,7	0,3	0,42	0,16
10	0,6	0,4	0,48	0,04	0,5	0,5	0,50	0,0
11	0,6	0,4	0,48	0,04	0,5	0,5	0,50	0,0
12	0,5	0,5	0,50	0,0	0,5	0,5	0,50	0,0
13	0,4	0,6	0,48	0,04	0,6	0,4	0,48	0,04
14	0,7	0,3	0,42	0,16	0,7	0,3	0,42	0,16
15	0,7	0,3	0,42	0,16	0,4	0,6	0,48	0,04
16	0,5	0,5	0,50	0,0	0,2	0,8	0,32	0,36
17	0,5	0,5	0,50	0,0	0,6	0,4	0,48	0,04
18	0,7	0,3	0,42	0,16	0,5	0,5	0,50	0,0
19	0,7	0,3	0,42	0,16	0,6	0,4	0,48	0,04
20	0,5	0,5	0,50	0,0	0,5	0,5	0,50	0,0
21	0,7	0,3	0,42	0,16	0,5	0,5	0,50	0,0
22	0,4	0,6	0,48	0,04	0,5	0,5	0,50	0,0
23	0,5	0,5	0,50	0,0	0,4	0,6	0,48	0,04
24	0,5	0,5	0,50	0,0	0,5	0,5	0,50	0,0
25	0,9	0,1	0,18	0,64	0,2	0,8	0,32	0,36
26	0,5	0,5	0,50	0,0	0,7	0,3	0,42	0,16
27	0,4	0,6	0,48	0,04	0,6	0,4	0,48	0,04
28	0,6	0,4	0,48	0,04	0,6	0,6	0,48	0,04
29	0,4	0,6	0,48	0,04	0,6	0,4	0,48	0,04
30	0,2	0,8	0,32	0,36	0,6	0,4	0,48	0,04
31	0,4	0,6	0,48	0,04	0,2	0,8	0,32	0,36
32	0,6	0,4	0,48	0,04	0,4	0,6	0,48	0,04
33	0,2	0,8	0,32	0,36	0,6	0,4	0,48	0,04
34	0,6	0,4	0,48	0,04	0,2	0,8	0,32	0,36
35	0,6	0,4	0,48	0,04	0,6	0,4	0,48	0,04
36	0,7	0,3	0,42	0,16	-	-	-	-
Média	0,51		0,4472	0,105	0,5		$\bar{H}_o=0,4543$	0,091

Obs.:  $H_e = 0,5$ .

$$\bar{F} = 1 - \bar{H}_o / H_e.$$

Tabela 7 - Constituição genotípica para o gene Y de cinco plantas constituintes de subpopulações referentes às populações A e B, após duas gerações de endogamia.

Subpopulação	Genótipos (A)					Proporção (YY:Yy:yy)	Genótipos (B)					Proporção (YY:Yy:yy)
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	
01 #	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	0.5.0
02	Yy	YY	YY	YY	YY	0.1.4	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0
03	Yy	Yy	Yy	Yy	--	0.4.0	YY	YY	Yy	Yy	Yy	2.3.0
04	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	1.4.0	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0
05	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0	YY	YY	Yy	Yy	Yy	2.3.0
06	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0	YY	Yy	Yy	YY	--	1.2.1
07	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	1.4.0	Yy	Yy	Yy	YY	YY	0.3.2
08	Yy	Yy	Yy	YY	--	0.3.1	YY	YY	Yy	Yy	--	2.2.0
09	YY	YY	Yy	Yy	Yy	2.3.0	Yy	Yy	Yy	Yy	--	0.4.0
10	YY	YY	Yy	Yy	Yy	2.3.0	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0
11	YY	YY	YY	Yy	Yy	3.2.0	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	1.4.0
12	YY	YY	Yy	YY	YY	2.1.2	YY	YY	Yy	YY	--	1.2.1
13	YY	YY	Yy	Yy	--	2.2.0	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0
14	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0
15	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0
16	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0	YY	Yy	YY	YY	YY	1.1.3
17	Yy	Yy	Yy	Yy	--	0.4.0	Yy	Yy	(eliminada)			
18	YY	YY	YY	Yy	Yy	3.2.0	<b>YY</b>	<b>YY</b>	<b>YY</b>	<b>YY</b>	--	4.0.0
19	Yy	Yy	Yy	YY	--	0.3.1	Yy	Yy	Yy	YY	YY	0.3.2.
20	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	1.4.0	<b>YY</b>	<b>YY</b>	<b>YY</b>	<b>YY</b>	<b>YY</b>	5.0.0
21	YY	YY	(eliminada)				YY	YY	Yy	Yy	--	2.2.0
22	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	1.4.0	YY	Yy	Yy	YY	--	1.2.1
23	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	0.5.0	Yy	Yy	Yy	Yy	--	0.4.0
24	Yy	Yy	YY	YY	--	0.2.2	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0
25	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0	YY	YY	Yy	Yy	--	2.2.0
26	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	0.5.0	YY	YY	Yy	YY	YY	2.1.2
27	Yy	Yy	YY	YY	--	0.2.2	YY	YY	YY	Yy	--	3.1.0
28	YY	Yy	Yy	Yy	--	1.3.0	Yy	Yy	Yy	Yy	Yy	0.5.0
29	YY	YY	Yy	Yy	--	2.2.0	YY	Yy	Yy	Yy	Yy	1.4.0
30	YY	Yy	Yy	YY	--	1.2.1	YY	YY	YY	Yy	Yy	3.2.0

#- subpopulações de 01 a 30 da geração anterior

- numeração aleatória entre plantas

- 21A e 17B: subpopulações perdidas por problemas na polinização

Tabela 8 - Frequências observadas dos alelos **Y** [ $p(Y)$ ] e **y** [ $q(y)$ ], heterozigosidade observada ( $H_o = 2pq$ ) e coeficiente de endogamia ( $F_s = 1 - H_o/H_e$ ) de cada subpopulação ( $N=5$ ), após duas gerações de endogamia.

Subpopulação	População A				População B			
	$p(Y)$	$q(y)$	$H_o$	$F_s$	$p(Y)$	$q(y)$	$H_o$	$F_s$
01	0,875	0,125	0,219	0,562	0,50	0,50	0,50	0,0
02	0,10	0,90	0,18	0,64	0,875	0,125	0,219	0,562
03	0,50	0,50	0,50	0,0	0,70	0,30	0,42	0,16
04	0,60	0,40	0,48	0,04	0,875	0,125	0,219	0,562
05	0,625	0,375	0,469	0,062	0,70	0,30	0,42	0,16
06	0,625	0,375	0,469	0,062	0,50	0,50	0,50	0,0
07	0,60	0,40	0,48	0,04	0,30	0,70	0,42	0,16
08	0,375	0,625	0,47	0,062	0,75	0,25	0,375	0,25
09	0,70	0,30	0,42	0,16	0,50	0,50	0,50	0,0
10	0,70	0,30	0,42	0,16	0,625	0,375	0,469	0,062
11	0,80	0,20	0,32	0,36	0,60	0,40	0,48	0,04
12	0,50	0,50	0,50	0,0	0,50	0,50	0,50	0,0
13	0,75	0,25	0,375	0,25	0,875	0,125	0,219	0,562
14	0,625	0,375	0,469	0,062	0,875	0,125	0,219	0,562
15	0,625	0,375	0,469	0,062	0,625	0,375	0,469	0,062
16	0,875	0,125	0,219	0,562	0,30	0,70	0,42	0,16
17	0,50	0,50	0,50	0,0	--	--	--	--
18	0,80	0,20	0,32	0,36	1,00	0,0	0,0	1,00
19	0,375	0,625	0,469	0,062	0,30	0,70	0,42	0,16
20	0,60	0,40	0,48	0,04	1,00	0,0	0,0	1,00
21	--	--	--	--	0,75	0,25	0,375	0,25
22	0,60	0,40	0,48	0,04	0,50	0,50	0,50	0,0
23	0,50	0,50	0,50	0,0	0,50	0,50	0,50	0,0
24	0,25	0,75	0,375	0,47	0,875	0,125	0,219	0,562
25	0,625	0,375	0,469	0,062	0,75	0,25	0,375	0,25
26	0,50	0,50	0,50	0,0	0,50	0,50	0,50	0,0
27	0,25	0,75	0,375	0,25	0,875	0,125	0,219	0,562
28	0,625	0,375	0,469	0,062	0,50	0,50	0,50	0,0
29	0,75	0,25	0,375	0,25	0,60	0,40	0,48	0,04
30	0,50	0,50	0,50	0,0	0,80	0,20	0,32	0,36
Média	0,58		$\bar{H}_o=0,4231$		0,66		$\bar{H}_o=0,3709$	

Obs.:  $H_e = 0,5$ .

$$\bar{F} = 1 - \bar{H}_o/H_e.$$

Tabela 9- Médias dos caracteres altura da planta (AP), altura da espiga (AE), número de ramificações do pendão (NRP), comprimento da espiga (CE), diâmetro da espiga (DE), número de fileiras (NF), número de grão por fileira (NGF), densidade do grão (DN), peso de 300 grãos (PA) e peso total de grãos (PG) na população-base **A** e em 30 subpopulações (N=5) derivadas por amostragem aleatória. Piracicaba, SP, 1993/94.

Popu- lação	AP cm	AE cm	NRP nº	CE cm	DE cm	NF nº	NGF nº	DN --	PA g	PG g/pl
1	183,7	96,5	13,6	16,6	4,47	12,8	35,9	1,048	92,2	123,1
2	185,8	101,7	15,6	16,0	4,68	13,7	36,1	1,024	82,6	113,2
3	201,0	111,0	15,9	16,8	4,68	13,7	38,1	1,026	87,0	139,6
4	189,3	106,2	16,1	14,9	4,40	13,3	35,5	1,057	76,0	120,1
5	193,8	109,2	16,8	15,9	4,47	13,9	35,9	1,018	77,1	134,0
6	198,5	106,3	15,0	15,2	4,37	12,9	34,3	1,064	81,0	118,3
7	192,2	107,8	16,4	17,0	4,38	13,4	39,1	1,032	81,7	125,1
8	189,5	101,5	16,4	15,6	4,47	13,9	34,0	1,038	82,3	130,6
9	181,5	100,0	16,3	16,1	4,43	13,4	35,5	1,049	80,8	112,9
10	199,7	110,0	16,8	17,1	4,88	14,6	38,2	1,046	93,8	144,8
11	201,8	111,7	15,0	16,9	4,68	12,8	35,0	1,038	90,0	124,0
12	191,0	99,2	16,7	15,9	4,33	13,9	34,9	1,037	74,0	128,6
13	210,8	119,2	16,3	17,0	4,47	13,3	35,9	1,019	87,8	142,4
14	216,7	120,0	16,3	15,1	4,62	13,5	33,8	1,042	81,5	122,5
15	201,0	113,5	13,5	16,3	4,67	13,9	36,9	0,994	78,2	121,5
16	182,2	99,2	13,9	15,4	4,60	13,9	35,4	1,064	79,8	114,6
17	211,3	119,7	16,5	15,6	4,48	12,9	34,3	1,002	84,2	127,6
18	194,5	106,5	18,2	16,2	4,42	14,7	36,3	1,029	70,0	114,9
19	211,8	120,0	17,8	16,0	4,45	13,7	35,8	1,011	82,5	127,9
20	207,3	116,0	15,6	16,0	4,57	14,7	34,6	0,994	85,4	126,6
21	200,5	106,3	15,6	15,6	4,57	14,5	36,2	1,029	76,9	128,0
22	192,3	107,0	17,3	15,7	4,38	13,1	37,4	1,016	80,7	130,3
23	200,2	109,7	13,9	15,7	4,92	13,5	34,0	1,060	94,2	121,5
24	194,7	109,2	16,9	15,7	4,55	14,4	35,7	1,024	73,3	120,4
25	206,3	117,8	16,6	15,5	4,50	13,8	36,8	1,065	80,7	120,2
26	194,5	110,2	17,6	15,7	4,52	13,5	36,1	1,057	81,6	115,8
27	193,5	108,7	14,4	15,7	4,42	13,3	34,1	1,057	80,8	118,9
28	216,8	126,5	16,6	16,5	4,58	13,7	35,1	0,994	79,6	128,3
29	203,7	116,7	15,2	15,6	4,52	13,5	36,3	1,041	77,6	127,8
30	190,5	111,8	17,2	15,2	4,40	14,2	36,1	1,033	70,0	119,7
31	201,3	116,5	17,7	16,2	4,23	13,8	36,2	1,010	86,1	131,4
m	198,0	110,2	16,0	16,0	4,52	13,7	35,8	1,033	81,3	125,0
m <sub>30</sub>	197,9	109,9	16,0	15,9	4,53	13,7	35,8	1,030	81,5	124,8
◀	181,5	95,5	13,5	14,9	4,33	12,8	32,3	0,994	70,0	112,9
▶	216,8	126,5	18,2	17,1	4,92	14,7	39,1	1,064	94,2	144,8

**A=31**= população-base = geração F<sub>2</sub> do híbrido de linhagens.

#- subpopulações de 1 a 30.

◀ , ▶ - valores mínimo e máximo, respectivamente.

Tabela 10. Médias dos caracteres altura da planta (AP), altura da espiga (AE), número de ramificações do pendão (NRP), comprimento da espiga (CE), diâmetro da espiga (DE), número de fileiras (NF), número de grão por fileira (NGF), densidade do grão (DN), peso de 300 grãos (PA) e peso total de grãos (PG) na população-base **B** e em 30 subpopulações (N=5) derivadas por amostragem aleatória. Piracicaba, SP, 1993/94.

Popu- lação	AP cm	AE cm	NRP n°	CE cm	DE cm	NF n°	NGF n°	DN --	PA g	PG g/pl
1	195,7	123,8	26,2	16,1	4,28	14,0	36,9	1,068	71,4	102,4
2	194,8	111,8	24,9	15,1	4,12	13,1	36,7	1,071	75,4	87,9
3	193,5	113,7	21,2	15,4	4,10	13,9	34,6	1,049	75,9	91,1
4	227,5	137,0	23,4	17,2	4,77	14,9	38,9	1,096	87,0	131,2
5	186,0	116,3	19,9	14,6	4,08	13,7	34,1	1,062	75,4	101,7
6	166,0	103,2	24,9	14,7	4,30	13,5	36,4	1,024	69,1	98,4
7	210,8	129,0	24,9	15,4	3,92	13,5	36,9	1,066	69,6	94,9
8	190,7	111,8	21,6	15,5	4,18	13,5	36,4	1,025	71,0	97,9
9	209,0	126,7	25,3	14,9	4,02	12,5	35,7	1,056	67,6	106,0
10	204,8	123,3	27,4	15,6	4,28	13,4	35,9	1,057	72,6	95,0
11	203,0	125,3	21,1	15,6	4,45	14,0	35,9	1,034	73,6	110,1
12	210,7	124,5	26,2	15,6	4,13	13,5	36,9	1,047	76,9	111,3
13	192,3	123,2	25,4	15,2	4,03	13,6	35,3	1,034	69,4	91,3
14	176,7	108,3	23,2	13,8	4,03	13,6	34,5	1,095	71,2	91,8
15	191,5	112,5	21,8	15,3	4,20	13,6	36,1	1,003	73,5	99,1
16	198,0	119,7	20,1	15,4	3,95	13,3	36,9	1,047	66,0	101,3
17	199,5	123,2	21,2	15,0	4,22	14,2	36,3	1,043	69,2	127,3
18	205,8	120,7	21,7	16,0	4,15	13,4	36,6	1,053	75,0	103,9
19	205,0	119,3	22,1	14,5	4,18	12,7	35,9	1,080	71,7	114,6
20	186,7	110,0	23,3	14,6	3,92	13,1	34,7	1,066	70,4	88,0
21	187,0	107,8	24,6	15,6	3,93	12,7	37,8	1,042	68,9	102,3
22	174,3	102,7	22,4	13,6	3,88	12,2	32,7	1,068	71,3	87,0
23	182,3	109,7	21,8	15,2	4,02	13,5	36,3	1,029	70,0	91,6
24	211,3	121,7	23,7	15,4	4,13	13,2	36,0	1,046	75,1	115,8
25	193,0	110,3	18,0	14,7	4,05	12,9	34,4	1,014	72,0	106,9
26	196,0	118,2	20,1	14,9	4,20	13,7	36,8	1,074	68,5	107,1
27	176,0	112,7	19,9	14,4	4,00	14,0	34,3	1,068	60,8	94,5
28	190,2	112,3	25,5	14,8	4,18	13,7	35,9	1,020	65,4	95,2
29	193,7	111,3	20,4	16,0	4,25	13,7	36,3	1,067	73,2	98,4
30	192,8	117,0	22,6	15,1	4,35	13,7	34,6	1,060	79,8	103,7
31	215,8	128,2	25,4	16,2	4,18	12,9	37,8	1,076	82,8	108,3
m	195,5	117,3	22,8	15,2	4,15	13,4	35,9	1,053	72,2	101,8
m <sub>30</sub>	194,8	116,9	22,8	15,2	4,14	13,5	35,9	1,052	71,9	101,6
◀	166,0	102,7	18,0	13,6	3,88	12,2	32,7	1,003	60,8	87,0
▶	227,5	137,0	27,4	17,2	4,77	14,9	38,9	1,096	87,0	131,2

**B=31**= população-base = geração F<sub>2</sub> do híbrido de linhagens.

#- subpopulações de 1 a 30.

◀, ▶ - valores mínimo e máximo, respectivamente, nas subpopulações.



Tabela 11- Médias dos dez caracteres na população-base A ( $m_A$ ) e nas subpopulações ( $m_s$ ), amplitude de variação e estimativas da variância fenotípica entre subpopulações ( $\hat{V}_F$ ). Piracicaba, SP, 1993/94.

Caráter*	$m_A$	$m_s$	$(m_s)_{inf}$	$(m_s)_{sup}$	ampl.	ampl%	$\hat{V}_F$
AP	201,30	197,90	181,50	216,80	35,30	17,9	94,490
AE	116,50	109,90	95,50	126,50	31,00	28,2	53,120
NRP	18,00	15,68	13,20	18,00	4,80	30,6	0,025
CE	16,20	15,94	14,90	17,10	2,20	13,8	0,356
DE	4,23	4,53	4,33	4,92	0,59	13,0	0,020
NF	13,80	13,65	12,80	14,70	1,90	14,1	0,965
NGF	36,20	35,55	32,30	39,10	6,80	19,2	2,091
DN	1,010	1,03	0,99	1,060	0,07	6,8	$4,5 \times 10^{-4}$
PA	86,10	81,10	70,00	94,20	24,20	29,7	7,509
PG	131,40	124,80	112,90	144,80	31,90	25,6	13,140

Tabela 12 - Médias dos dez caracteres na população-base B ( $m_B$ ) e nas subpopulações ( $m_s$ ), amplitude de variação e estimativas da variância fenotípica entre subpopulações ( $V_F$ ). Piracicaba, SP, 1993/94.

Caráter*	$m_A$	$m_s$	$(m_s)_{inf}$	$(m_s)_{sup}$	ampl.	ampl%	$\hat{V}_F$
AP	215,80	194,80	166,00	227,50	61,50	31,6	166,800
AE	128,20	116,90	102,70	137,00	34,30	29,4	63,310
NRP	25,40	22,42	17,60	27,20	9,60	42,8	0,064
CE	16,20	15,19	13,60	17,20	3,60	23,6	0,500
DE	4,18	4,14	3,88	4,77	0,89	21,5	0,033
NF	12,93	13,47	12,20	14,90	2,70	19,2	0,284
NGF	37,80	35,89	32,70	38,90	6,20	17,4	1,542
DN	1,076	1,052	1,00	1,10	0,09	8,8	$10^{-4}$
PA	82,82	71,89	60,80	87,00	26,20	36,4	4,513
PG	108,30	101,60	87,00	131,20	44,20	43,5	23,150

\* AP: altura da planta (cm); AE: altura da espiga (cm); NRP: número de ramificações do pendão; CE: comprimento da espiga (cm); DE: diâmetro da espiga (cm); NF: número de fileiras; NGF: número de grãos por fileira; DN: densidade do grão ( $g/cm^3$ ); PA: peso de amostra de 300 grãos (g) e PG: peso total de grãos (g/planta).

Tabela 13 - Médias dos caracteres altura da planta (AP), altura da espiga (AE) e peso total de grãos (PG) nas populações-base A e B e em 30 subpopulações derivadas por amostragem aleatória e estimativas da variância fenotípica entre sub-populações ( $\hat{V}_F$ ). Ponta Grossa, PR, 1993/94.

Popu- lação (#)	População A			População B		
	AP cm	AE cm	PG g/pl	AP cm	AE cm	PG g/pl
1	185,8	96,7	90,2	178,3	97,5	68,2
2	180,0	90,0	97,9	182,5	105,0	71,4
3	192,5	105,0	113,5	177,5	99,2	66,6
4	172,5	95,0	104,2	211,7	119,2	84,3
5	192,5	105,8	110,2	165,8	95,0	74,8
6	198,3	100,8	99,4	155,0	90,0	75,9
7	188,3	97,5	99,1	172,5	96,7	59,1
8	189,2	94,2	103,1	160,8	90,8	67,4
9	179,2	95,0	95,2	172,5	97,5	72,2
10	180,8	96,7	98,0	179,2	99,2	71,5
11	197,5	100,0	89,4	174,2	97,5	75,7
12	192,5	100,0	99,9	175,0	98,3	70,7
13	207,5	107,5	109,1	158,3	89,2	61,1
14	213,3	119,2	106,4	152,5	84,2	75,3
15	198,3	110,0	99,2	156,7	92,5	62,9
16	184,2	132,5	100,4	172,5	95,8	74,3
17	199,2	105,8	111,3	151,7	86,7	64,4
18	194,2	103,3	100,5	172,5	99,2	69,1
19	198,3	103,3	98,6	172,5	100,0	72,1
20	192,5	95,0	98,4	173,3	100,8	73,9
21	199,2	109,2	98,2	177,5	95,0	74,3
22	189,2	98,3	103,3	171,7	95,0	70,1
23	196,7	107,5	103,6	166,7	95,0	68,8
24	189,2	102,5	89,8	177,5	99,2	80,9
25	200,0	109,2	107,9	181,7	97,5	78,6
26	193,3	103,3	102,2	177,5	105,8	73,6
27	195,8	103,3	103,9	149,2	91,7	62,0
28	205,0	110,8	105,2	162,5	92,5	66,1
29	201,7	110,8	98,9	175,8	101,7	73,0
30	183,3	101,7	101,9	166,7	95,8	72,3
31	190,0	112,5	106,1	186,7	103,3	82,2
<hr/>						
m	192,9	104,0	101,4	171,2	97,0	71,4
m <sub>30</sub>	193,0	103,7	101,3	170,7	96,8	71,0
◀	172,5	94,2	89,4	149,2	84,2	59,1
▶	213,3	119,2	113,5	211,7	119,2	84,3
$\hat{V}_F$	79,79	69,74	34,71	148,58	41,5	33,13

(#): subpopulações de 1 a 30

A e B=31: populações-base=geração F<sub>2</sub> dos híbridos de linhagens.

◀ e ▶: valores mínimo e máximo, respectivamente, nas subpopulações.

Tabela 14 - Médias dos caracteres altura da planta (AP) e altura da espiga (AE) nas populações-base A e B e em 30 subpopulações derivadas por amostragem aleatória e estimativas da variância fenotípica entre subpopulações ( $\hat{V}_F$ ). Rio Verde, GO, 1993/94.

Popu- lação (#)	População A		População B	
	AP cm	AE cm	AP cm	AE cm
1	183,2	91,3	185,7	110,5
2	175,0	87,7	178,5	101,7
3	185,2	98,0	185,5	107,2
4	177,2	90,8	213,5	126,3
5	194,3	100,7	175,2	102,5
6	189,8	94,8	166,7	96,0
7	171,7	86,3	188,8	114,5
8	180,2	91,8	181,0	107,5
9	169,2	92,0	183,7	110,0
10	194,2	95,8	197,0	116,7
11	188,5	99,0	187,8	114,2
12	186,8	90,3	180,0	104,0
13	196,5	100,8	167,0	99,2
14	207,8	111,2	166,0	96,2
15	198,7	110,3	173,5	99,7
16	182,0	93,2	184,0	109,3
17	195,8	103,0	175,8	103,3
18	186,3	100,2	184,8	110,5
19	184,2	95,7	181,7	106,8
20	180,5	89,8	178,0	107,7
21	183,2	92,8	181,2	101,5
22	189,3	99,2	169,3	92,3
23	193,8	94,7	173,7	97,8
24	182,3	94,0	183,3	101,7
25	186,2	100,5	185,5	103,7
26	184,7	96,3	183,8	111,0
27	181,5	91,8	169,0	99,7
28	200,7	110,2	171,8	101,8
29	191,3	101,8	184,3	100,2
30	171,5	85,3	173,5	101,5
31	189,7	100,3	205,3	119,0
-----				
m	186,5	96,4	181,1	105,6
m <sub>30</sub>	186,4	96,3	180,3	105,2
	207,8	111,2	213,5	92,3
	169,2	85,3	166,0	119,0
$\hat{V}_F$	80,77	44,73	95,07	51,00

# : sub-populações de 1 a 30

A e B=31: populações-base=geração F<sub>2</sub> dos híbridos de linhagens

◀ e ▶ : valores mínimo e máximo, respectivamente, nas subpopulações

Tabela 15- Estimativas da depressão por endogamia (I), porcentagem em relação à pop.base A (I%), contribuição dos loci homozigotos ( $\mu+a$ ) e heterozigotos (d) para os dez caracteres estudados. Piracicaba, SP, 1993/94.

Caráter(*)	I	I%	(I%) <sub>inf</sub>	(I%) <sub>sup</sub>	I% $\times$ 5	$\mu+a$	d
AP	-3,4	-1,7	-9,8	7,7	-8,5	167,3	34,0
AE	-6,6	-5,6	-18,0	8,6	-28,0	50,5	66,0
NRP	-1,8	-9,8	-23,7	0,0	-49,0	0,0	18,0
CE	-0,26	-1,6	-8,0	5,5	-8,0	13,6	2,6
DE	0,30	7,1	2,4	16,3	35,5	7,2	-3,0
NF	-0,15	-1,1	-7,2	6,5	-5,5	12,3	1,5
NGF	-0,65	-1,8	-10,8	8,0	-5,5	29,7	6,5
DN	0,024	2,4	-1,6	5,4	12,0	1,21	-0,2
PA	-5,0	-5,8	-18,7	9,4	-29,0	36,1	50,0
PG	-6,6	-5,0	-14,1	10,2	-25,0	65,4	66,0

Tabela 16- Estimativas da depressão por endogamia (I), porcentagem em relação à pop.base B (I%), contribuição dos loci homozigotos ( $\mu+a$ ) e heterozigotos (d) para os dez caracteres estudados. Piracicaba, SP, 1993/94.

Caráter(*)	I	I%	(I%) <sub>inf</sub>	(I%) <sub>sup</sub>	I% $\times$ 5	$\mu+a$	d
AP	-21,0	-9,7	-23,1	5,4	-48,5	5,8	210,0
AE	-11,3	-8,8	-19,9	6,9	-44,0	15,2	113,0
NRP	-2,6	-10,2	-29,5	0,1	-51,0	-0,6	26,0
CE	-1,01	-6,3	-16,2	6,0	-31,5	6,1	10,1
DE	-0,04	-0,9	-7,2	14,1	-4,5	3,87	0,4
NF	0,54	4,1	-5,6	15,0	20,5	18,3	-5,4
NGF	-1,91	-5,1	-13,5	3,0	-25,5	18,7	19,1
DN	-0,024	-2,2	-6,8	1,9	-11,0	0,84	0,2
PA	-10,9	-13,2	-26,6	5,0	-66,0	26,5	109,3
PG	-6,7	-6,2	-19,7	21,2	-31,0	41,3	67,0

(\*)- AP: altura da planta (cm); AE: altura da espiga (cm); NRP: número de ramificações do pendão; CE: comprimento da espiga (cm); DE: diâmetro da espiga (cm); NF: número de fileiras; NGF: número de grãos por fileira; DN: densidade do grão (g/cm<sup>3</sup>); PA: peso de amostra de 300 grãos (g); PG: peso total de grãos (g/planta).

Tabela 17- Estimativas da depressão por endogamia (I),  
 porcentagem em relação à população-base A (I%),  
 contribuição dos loci homozigotos ( $\mu+a$ ) e  
 heterozigotos (d) para os caracteres altura da planta  
 (AP), altura da espiga (AE) e peso total de grãos  
 (PG). 1993/94.

Caráter		I	I%	(I%) <sub>inf</sub>	(I%) <sub>sup</sub>	$\mu+a$	d
AP	P.Grossa	3,0	1,6	-9,2	12,3	220,0	-30,0
	R.Verde	-3,3	-1,7	-10,8	9,5	156,7	33,0
AE	P.Grossa	-8,8	-7,8	-16,3	6,0	24,5	88,0
	R.Verde	-4,0	-4,0	-15,0	10,9	60,3	40,0
PG	P.Grossa	-4,8	-4,5	-15,7	7,0	58,1	48,0

Tabela 18- Estimativas da depressão por endogamia (I),  
 porcentagem em relação à população-base B (I%),  
 contribuição dos loci homozigotos ( $\mu+a$ ) e  
 heterozigotos (d) para os caracteres altura da planta  
 (AP), altura da espiga (AE) e peso total de grãos  
 (PG). 1993/94.

Caráter		I	I%	(I%) <sub>inf</sub>	(I%) <sub>sup</sub>	$\mu+a$	d
AP	P.Grossa	-16,0	-8,6	-20,1	13,4	26,7	160,0
	R.Verde	-25,0	-12,2	-19,1	4,0	-44,7	250,0
AE	P.Grossa	-6,5	-6,3	-18,5	15,4	38,3	65,0
	R.Verde	-13,8	-11,6	-22,4	0,0	-19,0	138,0
PG	P.Grossa	-11,2	-13,6	-28,1	2,6	-29,8	112,0

Tabela 19- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para altura de planta (AP), altura da espiga (AE) e número de ramificações do pendão (NRP), na população-base A e em 30 subpopulações (N=5) de milho. Piracicaba, SP, 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados Médios		
		AP (cm/pl) <sup>2</sup>	AE	NRP (no/pl) <sup>2</sup>
Repetições	5	--	--	--
Tratamentos	30	550,361**	316,350**	9,383 <sup>ns</sup>
Subpopulações (S)	29	566,956**	318,698**	9,147 <sup>ns</sup>
S vs A #	1	69,111 <sup>ns</sup>	248,267 <sup>ns</sup>	16,237 <sup>ns</sup>
Erro	150	172,593	117,359	6,808
-----				
Dentro	744	212,796	157,204	10,223
-----				
CV%		7,37	11,38	20,80

ns - não significativo.

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs A é medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 20- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para comprimento da espiga (CE), diâmetro da espiga (DE), número de fileiras (NF) e número de grãos por fileira (NGF), na população-base A e em 30 sub-populações (N=5) de milho. Piracicaba, SP, 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados Médios			
		CE	DE (cm/pl) <sup>2</sup>	NF	NGF (n°/pl) <sup>2</sup>
Repetições	5	--	--	--	--
Tratamentos	30	2,078**	0,134**	1,695**	9,823*
Subpopulações (S)	29	2,136**	0,121**	1,750**	10,126**
S vs A #	1	0,384 <sup>ns</sup>	0,507**	0,093 <sup>ns</sup>	1,052 <sup>ns</sup>
Erro	150	0,612	0,040	0,472	5,445
-----					
Dentro	744	2,674	0,132	2,366	17,426
-----					
CV%		10,25	8,06	11,24	11,66

ns - não significativo.

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs A é medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 21 - Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para densidade (DN), peso da amostra de 300 grãos (PA) e produção de grãos (PG), na população-base A e em 30 sub-populações (N=5) de milho. Piracicaba, SP, 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados Médios			(g/pl) <sup>2</sup>
		DN (g/cm <sup>3</sup> ) <sup>2</sup>	PA (g/am) <sup>2</sup>	PG	
Repetições	5	--	--	--	
Tratamentos	30	0,0027 <sup>ns</sup>	221,262*	389,577**	
Subpopulações (S)	29	0,0027 <sup>ns</sup>	225,247**	394,123**	
S vs A #	1	0,0032 <sup>ns</sup>	105,703**	257,738**	
Erro	150	0,0022	24,049	199,083	
CV%		4,59	6,03	11,29	

ns - não significativo

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs A é medida da depressão por endogamia (I)



Tabela 22- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para altura de planta (AP), altura da espiga (AE) e número de ramificações do pendão (NRP), na população-base B e em 30 sub-populações (N=5) de milho. Piracicaba, SP, 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados Médios		
		AP (cm/pl) <sup>2</sup>	AE	NRP (n°/pl) <sup>2</sup>
Repetições	5	--	--	--
Tratamentos	30	1052,911**	391,742**	32,420**
Subpopulações (S)	29	1000,827**	379,834**	32,254**
S vs B #	1	2563,356**	737,058**	37,232 <sup>ns</sup>
Erro	150	192,820	96,339	14,880
-----				
Dentro	744	213,750	154,852	11,045
-----				
CV%		7,48	10,61	14,50

ns - não significativo

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs B é medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 23- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para comprimento da espiga (CE), diâmetro da espiga (DE), número de fileiras (NF) e número de grãos por fileira (NGF), na população- base B e em 30 sub-populações (N=5) de milho. Piracicaba, SP, 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados Médios			
		CE (cm/pl) <sup>2</sup>	DE	NF (nº/pl) <sup>2</sup>	NGF
Repetições	5	--	--	--	--
Tratamentos	30	3,104**	0,192**	1,703**	9,654**
Subpopulações (S)	29	3,001**	0,199**	1,704**	9,254**
S vs B #	1	6,094**	0,009 <sup>ns</sup>	1,658 <sup>ns</sup>	21,256*
Erro	150	0,660	0,037	0,518	4,134
-----					
Dentro	744	2,930	0,110	2,142	20,099
-----					
CV%		11,26	7,99	13,45	12,47
-----					

ns - não significativo

\*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs B é medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 24- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para densidade (DN), peso de amostra de 300 grãos (PA) e produção de grãos (PG), na população- base B e em 30 sub-populações (N=5) de milho. Piracicaba, SP, 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados Médios		
		DN (g/cm <sup>3</sup> ) <sup>2</sup>	PA (g/am) <sup>2</sup>	PG (g/pl) <sup>2</sup>
Repetições	5	--	--	--
Tratamentos	30	0,0030 <sup>ns</sup>	153,972 <sup>**</sup>	679,801 <sup>**</sup>
Subpopulações (S)	29	0,0030 <sup>ns</sup>	135,337 <sup>**</sup>	694,353 <sup>**</sup>
S vs B #	1	0,0032 <sup>ns</sup>	692,610 <sup>**</sup>	257,789 <sup>ns</sup>
Erro	150	0,0022	33,127	282,444
CV%		4,44	7,97	16,50

ns - não significativo

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs B é medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 25- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para altura de planta (AP), altura da espiga (AE) e produção de grãos (PG), em 30 subpopulações (N=5) e na população-base A. Ponta Grossa, PR, 1993/94.

Fontes de variação	Quadrados Médios				(g/pl) <sup>2</sup>
	GL	AP	AE	PG	
		(cm/pl) <sup>2</sup>			
Repetições	5	--	--	--	
Tratamentos	30	460,206**	283,154**	205,823**	
Subpopulações (S)	29	473,544**	275,268**	199,138**	
S vs A #	1	73,405 <sup>ns</sup>	511,845 <sup>ns</sup>	399,698*	
Erro	150	156,324	145,401	64,713	
Dentro	744	--	--		
CV%		6,46	11,66	7,93	

ns - não significativo

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs A é medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 26- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para altura de planta (AP), altura da espiga (AE) e produção de grãos (PG), em 30 subpopulações (N=5) e na população-base B. Ponta Grossa, PR, 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados Médios		
		AP (cm/pl) <sup>2</sup>	AE	PG (g/pl) <sup>2</sup>
Repetições	5	--	--	--
Tratamentos	30	910,797**	249,632**	216,449**
Subpopulações (S)	29	891,147**	249,636**	199,036**
S vs B #	1	1476,147**	249,534 <sup>ns</sup>	721,441**
Erro	150	152,765	80,159	60,534
Dentro	744	--	--	--
CV%		7,22	9,23	10,90

ns - não significativo

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - o contraste S vs B é medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 27- Quadrados Médios obtidos na análise de variância em blocos casualizados e coeficientes de variação (CV%) para altura de planta (AP) e altura da espiga (AE), nas populações-base A e B e em 30 subpopulações (N=5) de milho. Rio Verde, GO, 1993/94.

Fontes de variação	GL	População A		População B	
		Quadrados Médios			
		AP	AE	AP	AE
		(cm/pl) <sup>2</sup>		(cm/pl) <sup>2</sup>	
Repetições	5	--	--	--	--
Tratamentos	30	471,599**	261,918**	672,775**	333,083**
Subpopulações (S)	29	485,703**	267,723**	570,723**	306,224**
S vs A ou B #	1	62,595 <sup>ns</sup>	93,575 <sup>ns</sup>	3632,259**	1112,022**
Erro	150	114,923	92,227	146,149	78,937
-----					
Dentro	744	328,817	245,015	303,522	199,288
-----					
CV%		9,72	16,23	9,62	13,37

ns - não significativo.

\*, \*\* - significativo a 5% e a 1%, respectivamente.

# - os contrastes são medida da depressão por endogamia (I).

Tabela 28- Quadrados médios obtidos na análise de variância conjunta, em blocos casualizados em 3 locais, para altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), média geral e coeficiente de variação (CV%), nas 30 subpopulações e nas populações-base A e B de milho. 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados médios (cm/pl) <sup>2</sup>			
		População A		População B	
		AP	AE	AP	AE
Blocos/locais#	15	--	--	--	--
Locais	2	6146,7**	8535,5**	27826,0**	19360,0**
Tratamentos	30	1212,9**	641,7**	2280,8**	769,3**
Subpopulações (S)	29	1253,8**	637,8**	2099,3**	726,8**
S vs. Controle	1	26,5ns	755,8**	7545,7**	2000,6**
Trat X Locais	60	118,5ns	110,8ns	218,0ns	118,5ns
Erro médio	450	125,9	117,7	166,9	86,9
Média geral		192,5	103,4	182,5	106,5
CV%		5,83	10,49	7,08	8,76

# Piracicaba (SP), Ponta Grossa (PR) e Goiás (GO).

Tabela 29- Quadrados médios obtidos na análise de variância conjunta, em blocos casualizados em 2 locais, para produção de grãos (PG), média geral e coeficiente de variação (CV%), nas 30 subpopulações e nas populações-base A e B de milho. 1993/94.

Fontes de variação	GL	Quadrados médios PG (g/pl) <sup>2</sup>	
		População A	População B
Blocos/locais#	10	---	---
Locais	1	53.606,0**	86.167,0**
Tratamentos	30	412,9**	613,5**
Subpopulações (S)	29	352,6*	550,5**
S vs. Controle	1	2162,3**	2439,0**
Trat X Locais	30	199,3ns	282,8ns
Erro médio	300	166,3	171,5
Média geral		113,4	86,6
CV%		11,37	15,1

# Piracicaba (SP) e Ponta Grossa (PR).



Tabela 30- Estimativas da variância ambiental ( $\hat{\sigma}^2$ ), variância genética entre subpopulações ( $\hat{\sigma}_s^2$ ) e do coeficiente de herdabilidade ( $\hat{h}^2\%$ ) para os caracteres altura de planta (AP), altura da espiga (AE), numero de ramificacoes do pendao (NRP), comprimento da espiga (CE), diâmetro da espiga (DE), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (PA) e peso total de grãos (PG). Piracicaba, SP, 1993/94.

POPULAÇÃO-BASE A			
Caráter	$\hat{\sigma}^2$	$\hat{\sigma}_s^2$	$\hat{h}^2\%$
AP (cm)	172,593 ± 4,531	65,727 ± 4,845	69,56
AE (cm)	117,359 ± 3,146	33,556 ± 2,735	63,18
NRP	6,808 ± 0,036	0,390 ± 0,007	25,58
CE (cm)	0,612 ± 0,099	0,254 ± 0,018	71,35
DE (cm)	0,040 ± 0,002	0,014 ± 0,003	67,74
NF	0,472 ± 0,027	0,213 ± 0,002	73,03
NGF	5,445 ± 0,219	0,780 ± 0,088	46,22
PA (g)	24,049	33,533	89,32
PG (g/pl)	199,083	32,517	49,48
POPULAÇÃO-BASE B			
Caráter	$\hat{\sigma}^2$	$\hat{\sigma}_s^2$	$\hat{h}^2\%$
AP (cm)	192,820 ± 4,946	134,668 ± 8,505	80,73
AE (cm)	96,339 ± 2,730	47,249 ± 3,237	74,64
NRP	14,880 ± 0,130	2,896 ± 0,078	53,87
CE (cm)	0,660 ± 0,034	0,390 ± 0,026	78,00
DE (cm)	0,037 ± 0,001	0,027 ± 0,002	81,41
NF	0,518 ± 0,025	0,198 ± 0,015	69,64
NGF	4,134 ± 0,229	0,853 ± 0,080	55,33
PA (g)	33,127	17,035	75,52
PG (g/pl)	282,444	68,652	59,32

Tabela 31- Estimativas da variância ambiental ( $\hat{\sigma}^2$ ), variância genética entre subpopulações ( $\hat{\sigma}_s^2$ ), e do coeficiente de herdabilidade ( $\hat{h}^2\%$ ) para os caracteres altura da planta (AP), altura da espiga (AE) e peso total de grãos (PG). Ponta Grossa, PR, 1993/94.

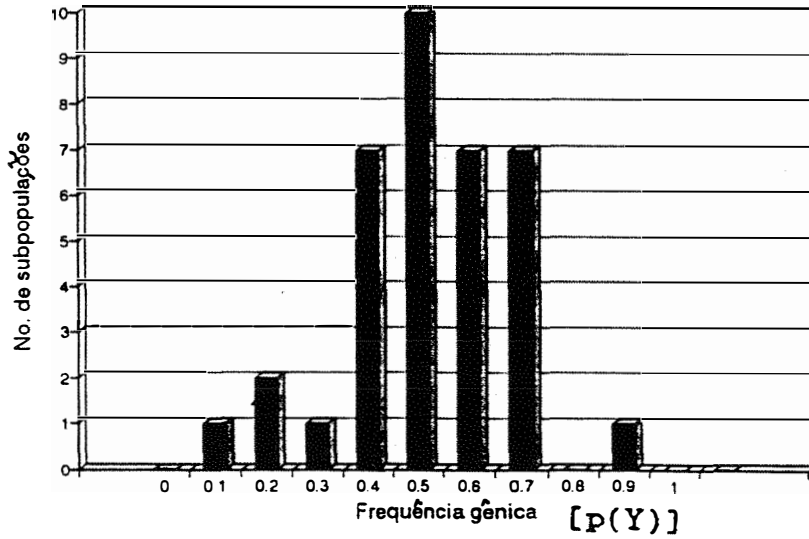
	POPULAÇÃO-BASE A			POPULAÇÃO-BASE B		
	AP (cm)	AE (cm)	PG (g/pl)	AP (cm)	AE (cm)	PG (g/pl)
$\hat{\sigma}^2$	156,324	145,401	64,713	152,765	80,159	60,534
$\hat{\sigma}_s^2$	52,870	21,644	22,404	123,064	28,246	23,084
$\hat{h}^2\%$	67,00	47,18	67,500	82,86	67,890	69,540

Tabela 32- Estimativas da variância ambiental ( $\sigma^2$ ), variância genética entre subpopulações ( $\sigma_s^2$ ) e do coeficiente de herdabilidade ( $h^2\%$ ) para os caracteres altura da planta (AP) e altura da espiga (AE). Rio Verde, GO, 1993/94.

	POPULAÇÃO-BASE A		POPULAÇÃO-BASE B	
	AP (cm)	AE	AP (cm)	AE
$\hat{\sigma}^2$	114,923 ± 4,306	92,227 ± 3,304	146,149 ± 4,596	78,937 ± 2,746
$\hat{\sigma}_s^2$	61,800 ± 4,136	29,249 ± 2,294	70,762 ± 4,864	37,881 ± 2,610
$\hat{h}^2\%$	76,45	65,55	74,39	74,22

## FIGURAS

POPULAÇÃO A  
Distribuição da frequência gênica



POPULAÇÃO B  
Distribuição da frequência gênica

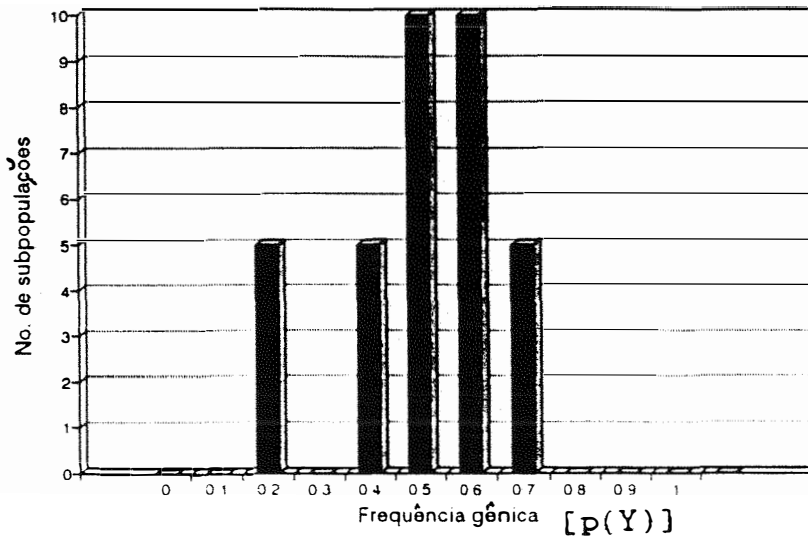
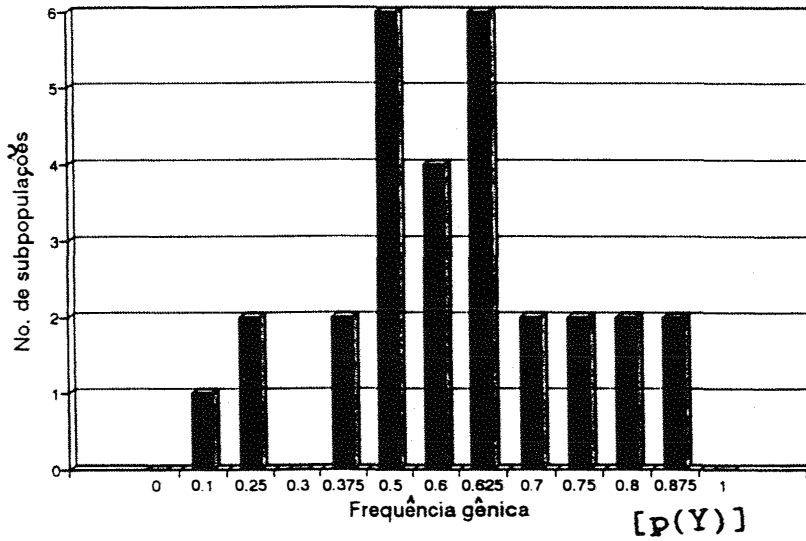


Figura 1 - Distribuição da frequência gênica [p(Y)] entre subpopulações das populações A e B, após uma geração de endogamia.

POPULAÇÃO A  
Distribuição da frequência gênica



POPULAÇÃO B  
Distribuição da frequência gênica

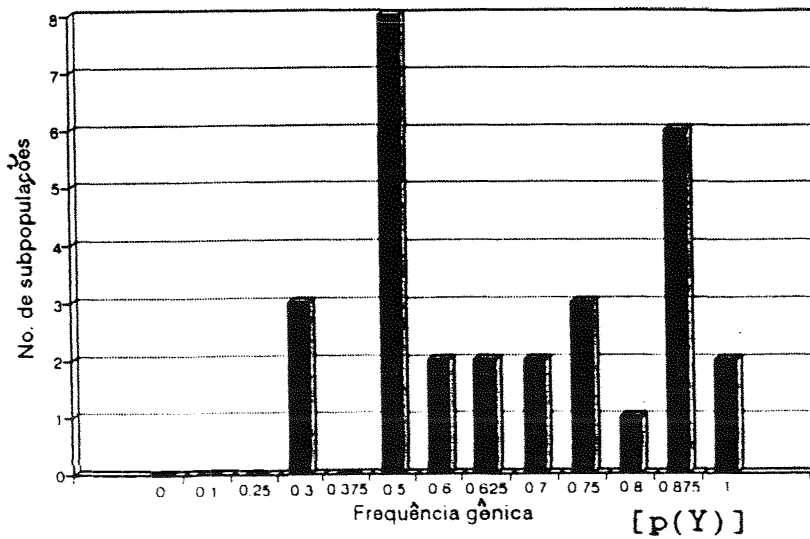
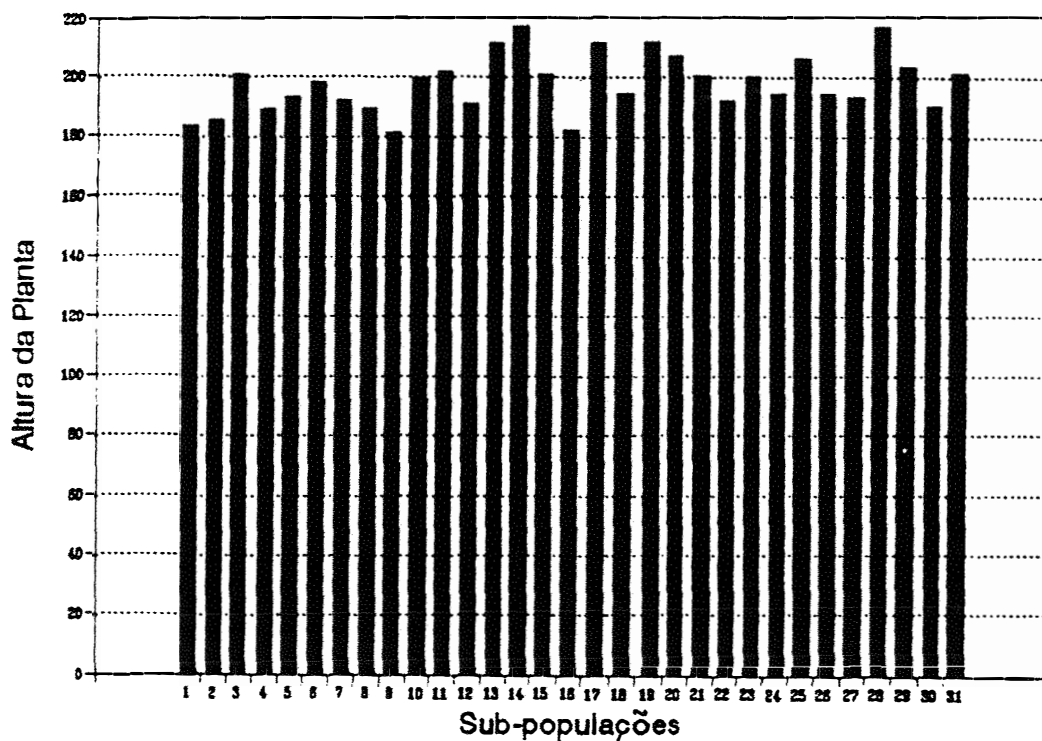


Figura 2 - Distribuição da frequência gênica  $[p(Y)]$  entre subpopulações das populações A e B, após duas gerações de endogamia.

## POPULAÇÃO A



## POPULAÇÃO B

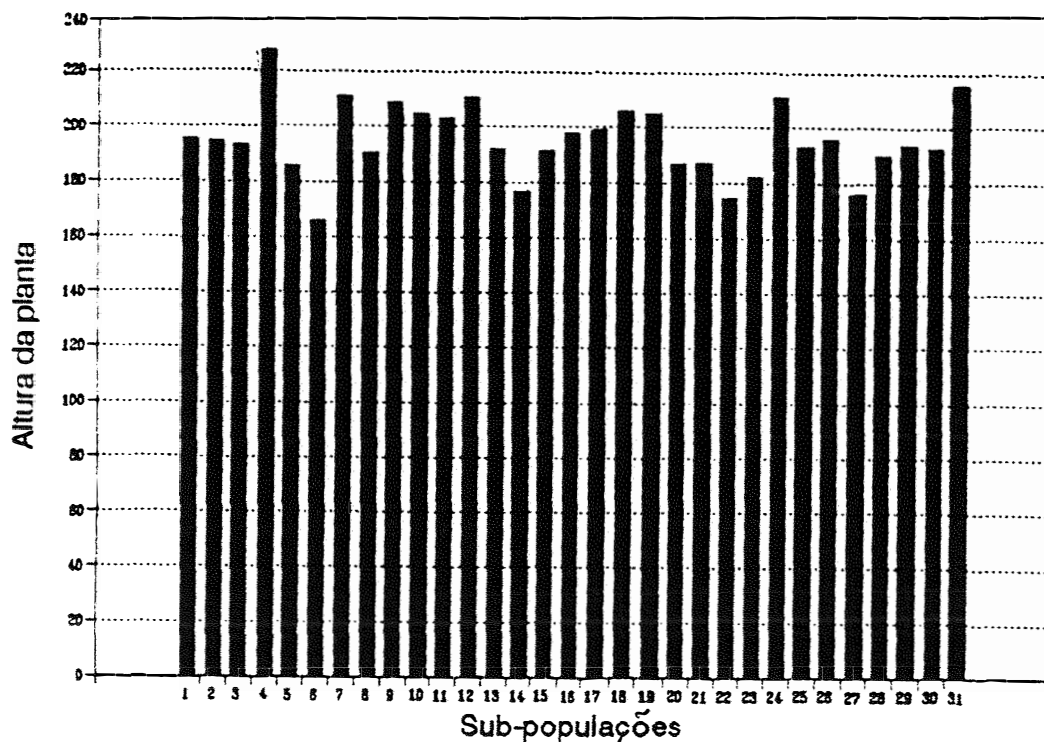
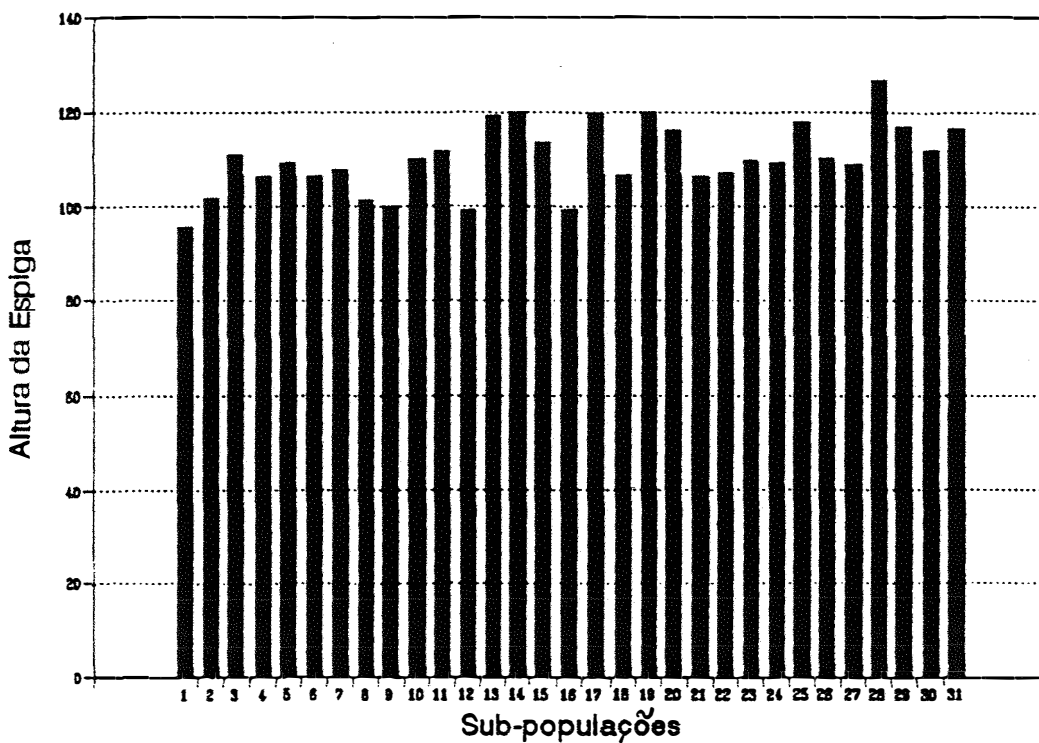


Figura 3 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter altura da planta (cm). Piracicaba, SP, 1993/94.

## POPULAÇÃO A



## POPULACAO B

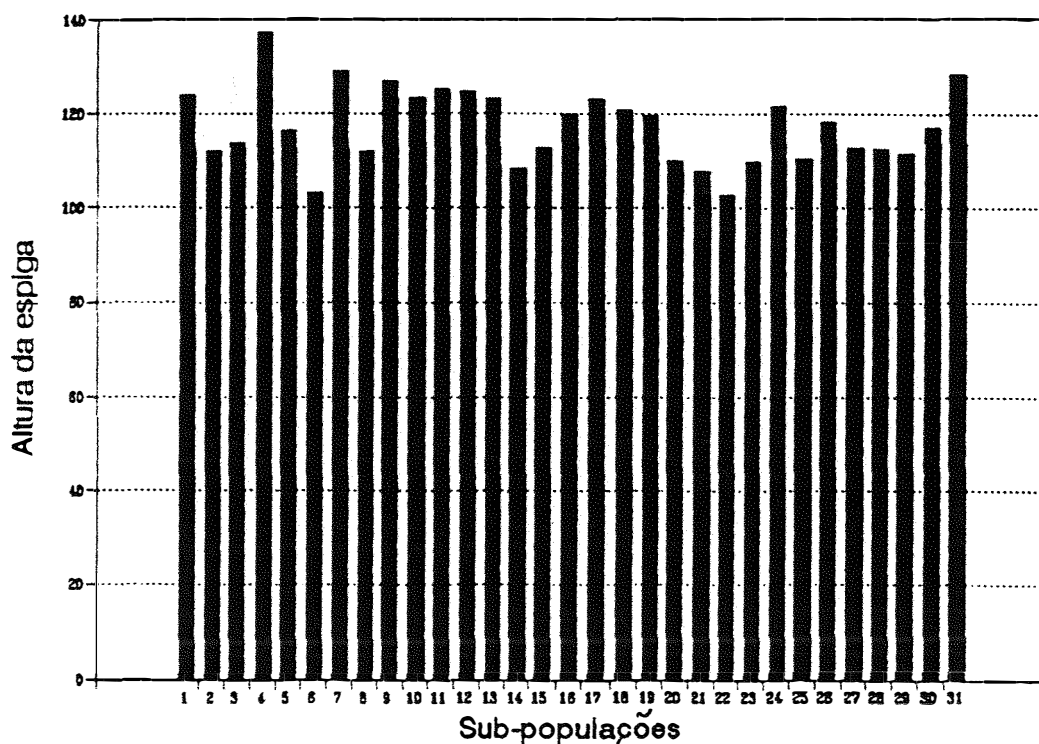
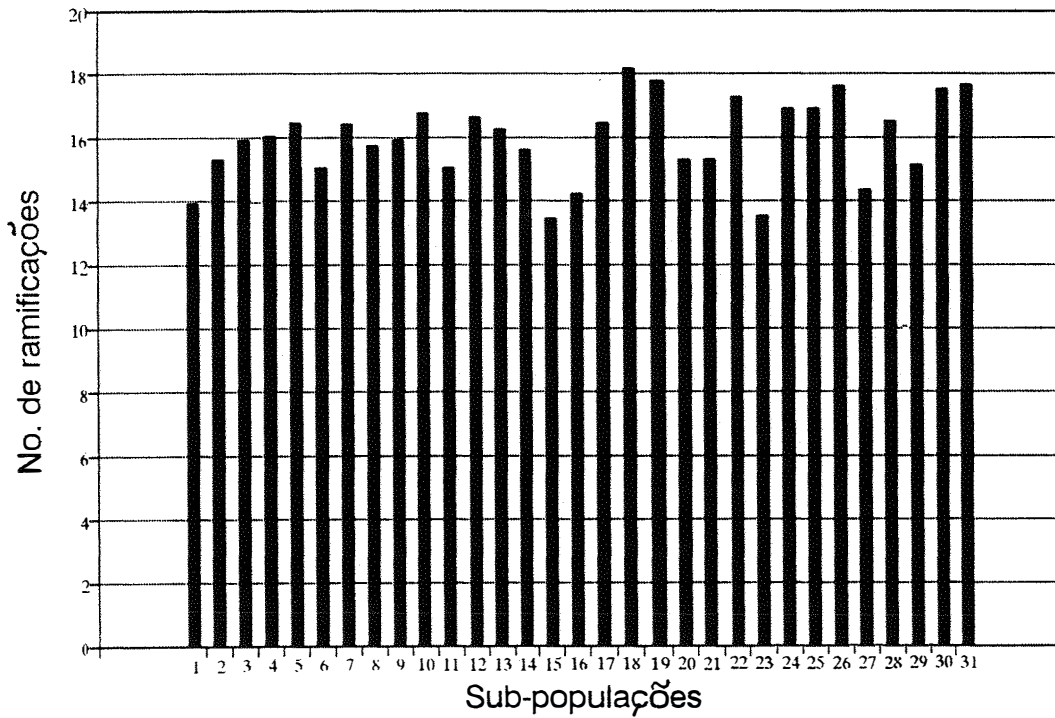


Figura 4 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter altura da espiga (cm). Piracicaba, SP, 1993/94.



## POPULACAO B

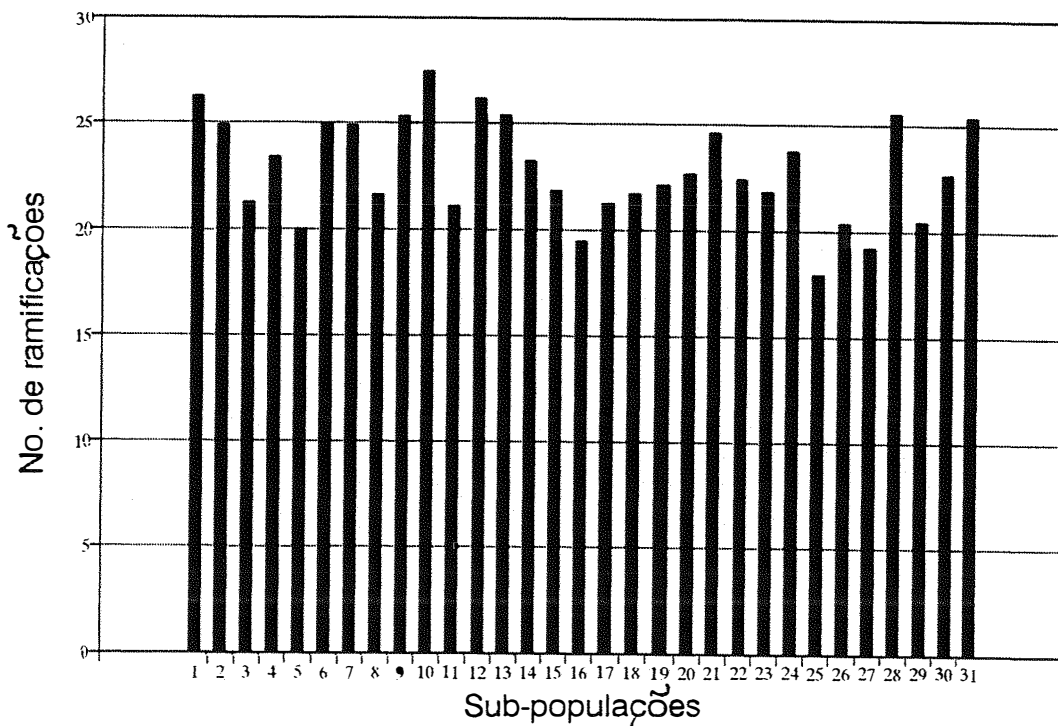
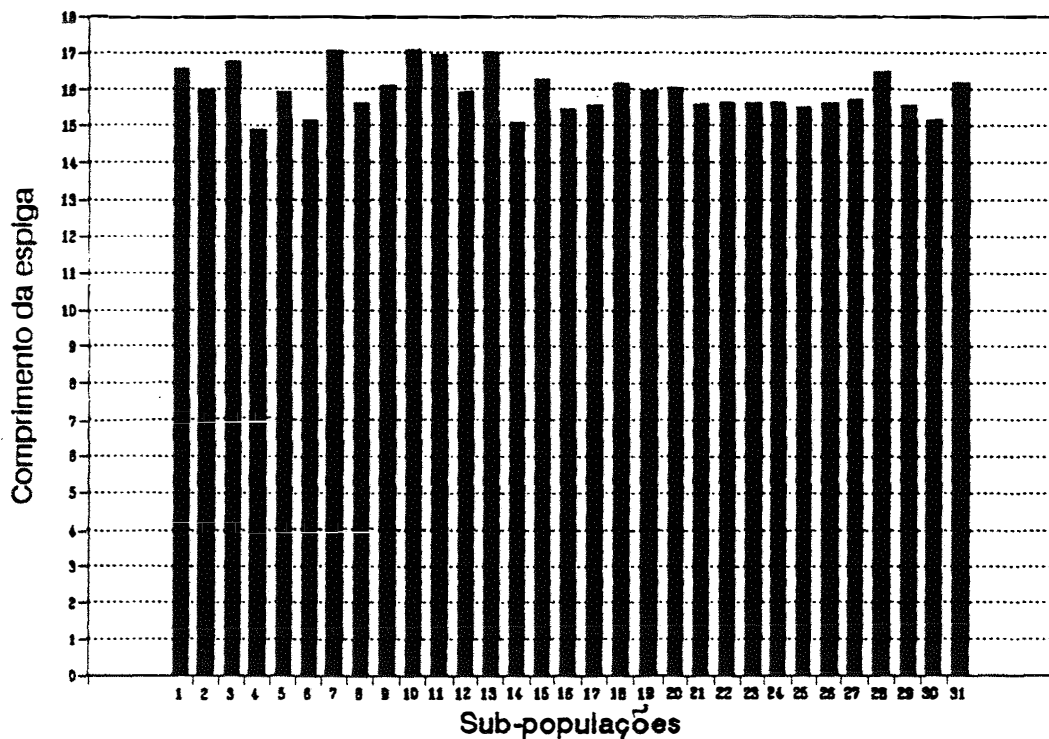


Figura 5 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter número de ramificações do pendão. Piracicaba, SP, 1993/94.





POPULAÇÃO B

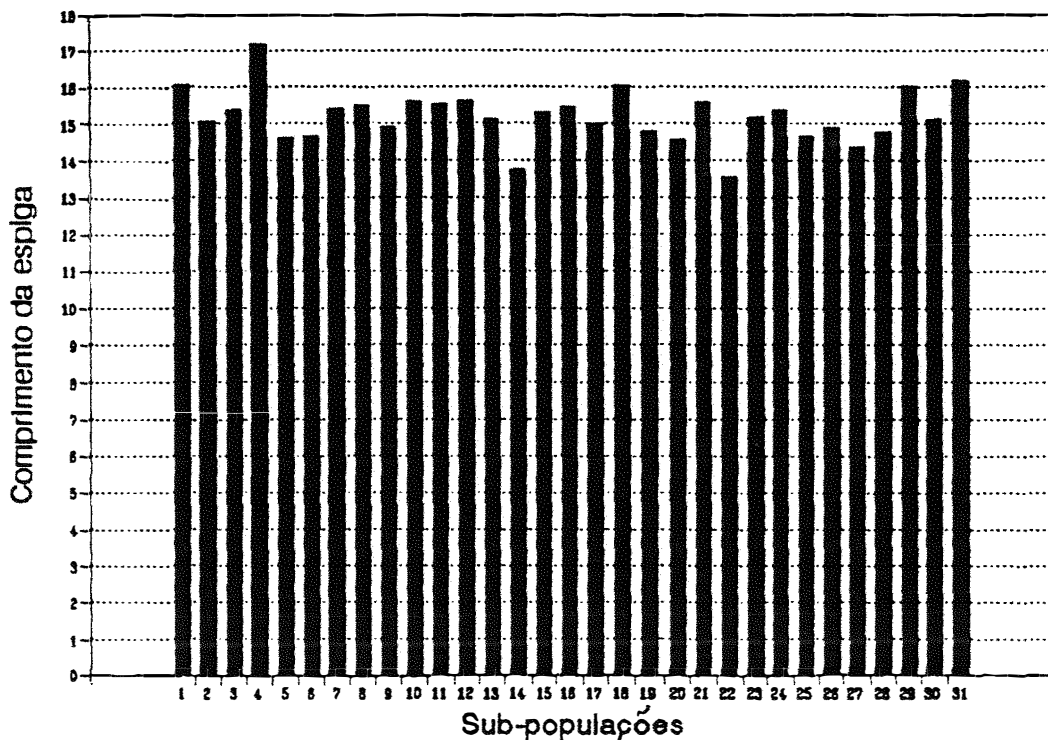
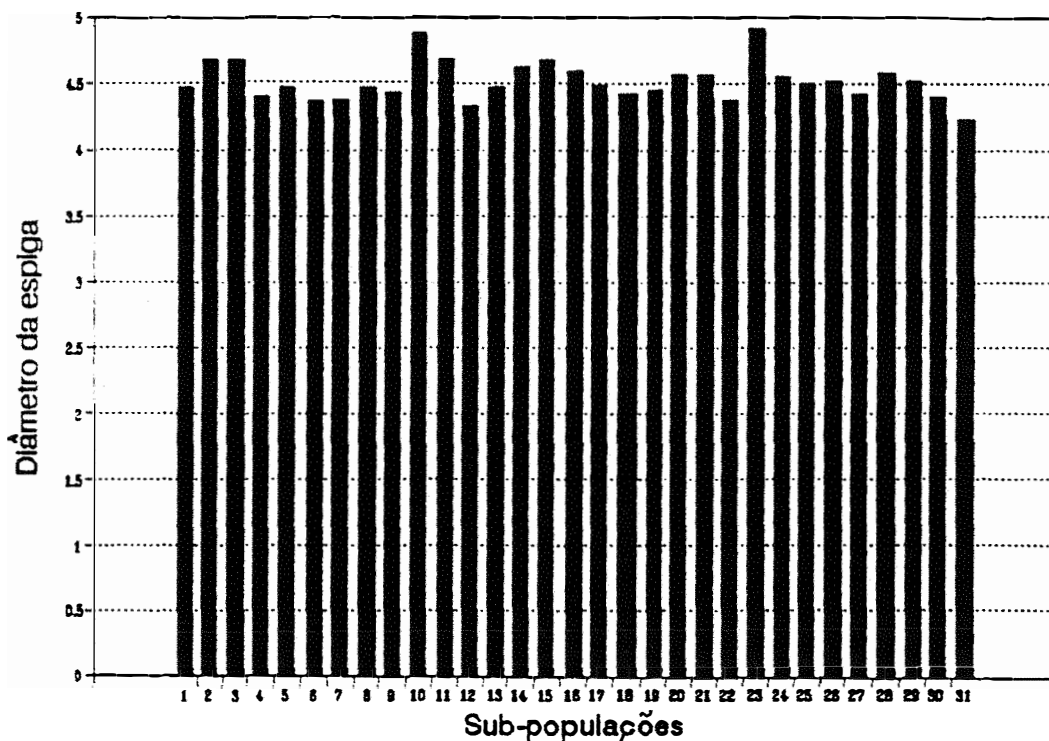


Figura 6 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter comprimento da espiga (cm). Piracicaba, SP, 1993/94.

## POPULAÇÃO A



## POPULAÇÃO B

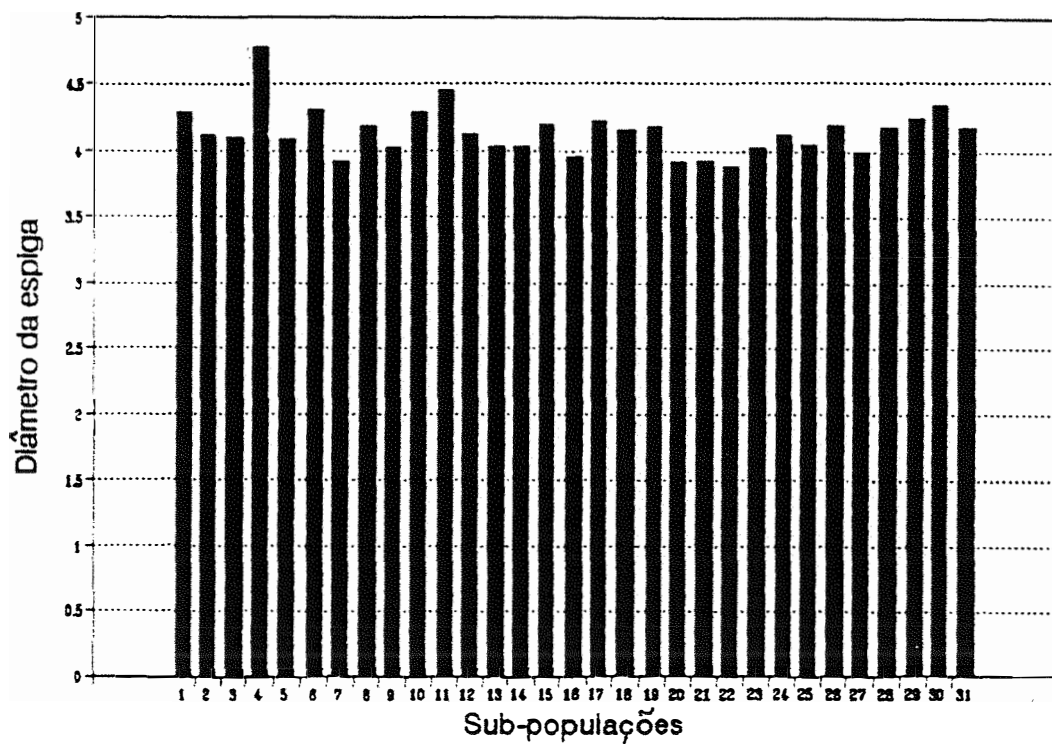
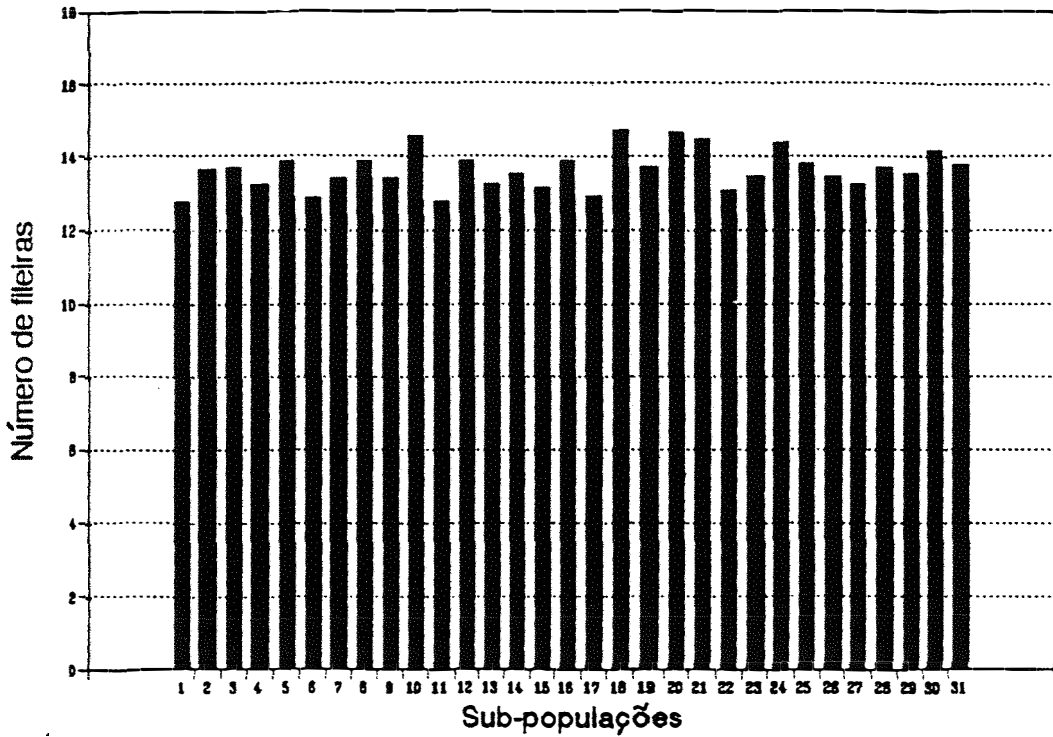


Figura 7 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter diâmetro da espiga (cm). Piracicaba, SP, 1993/94.



## POPULAÇÃO B

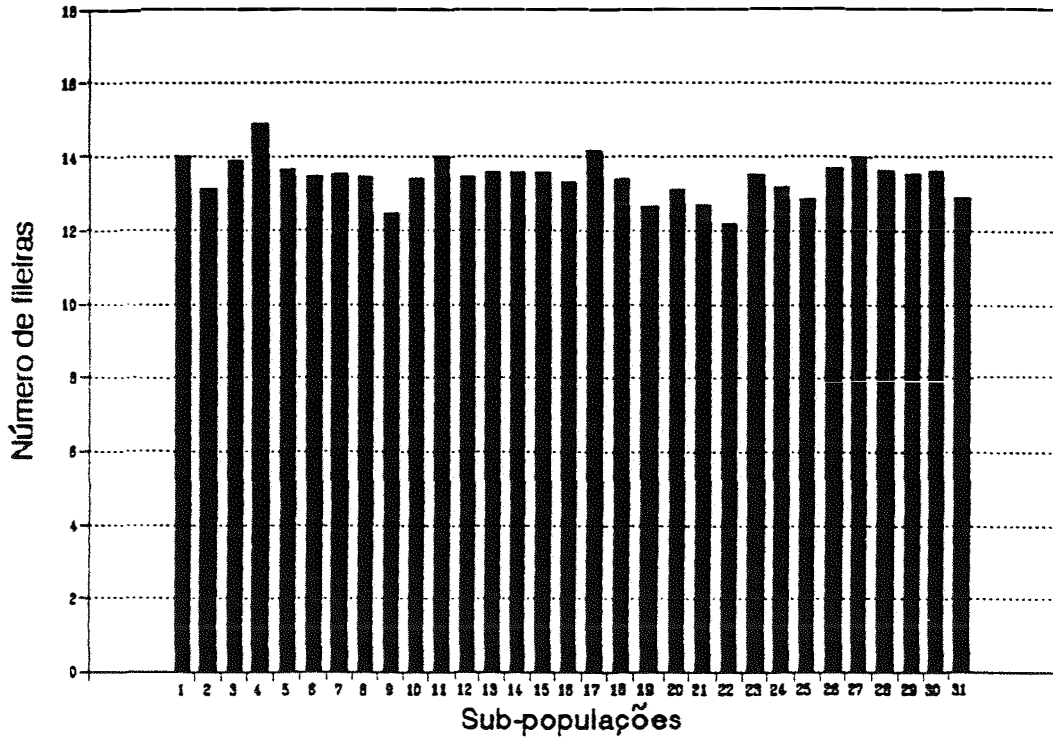
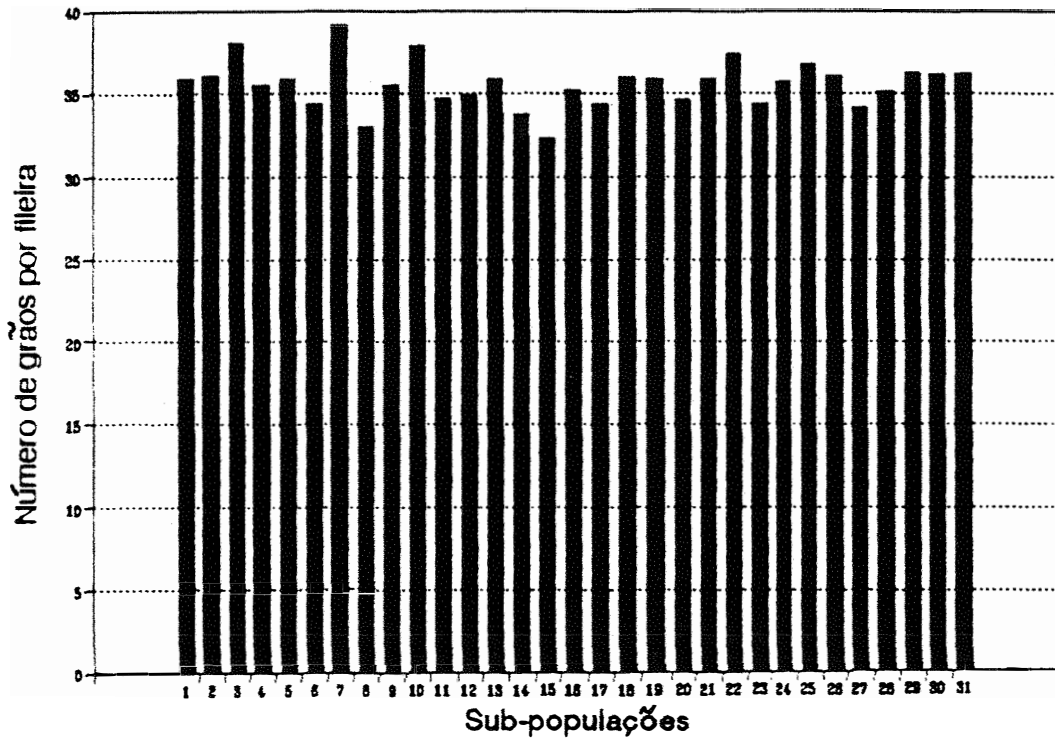


Figura 8 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter número de fileiras. Piracicaba, SP, 1993/94.



## POPULAÇÃO B

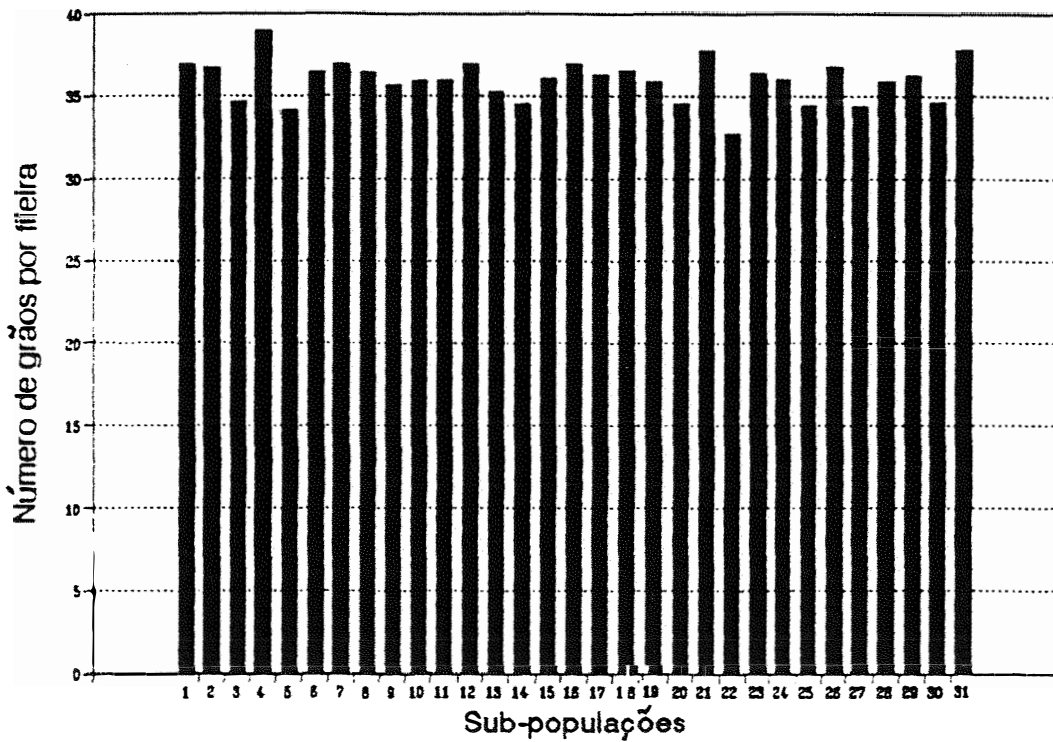
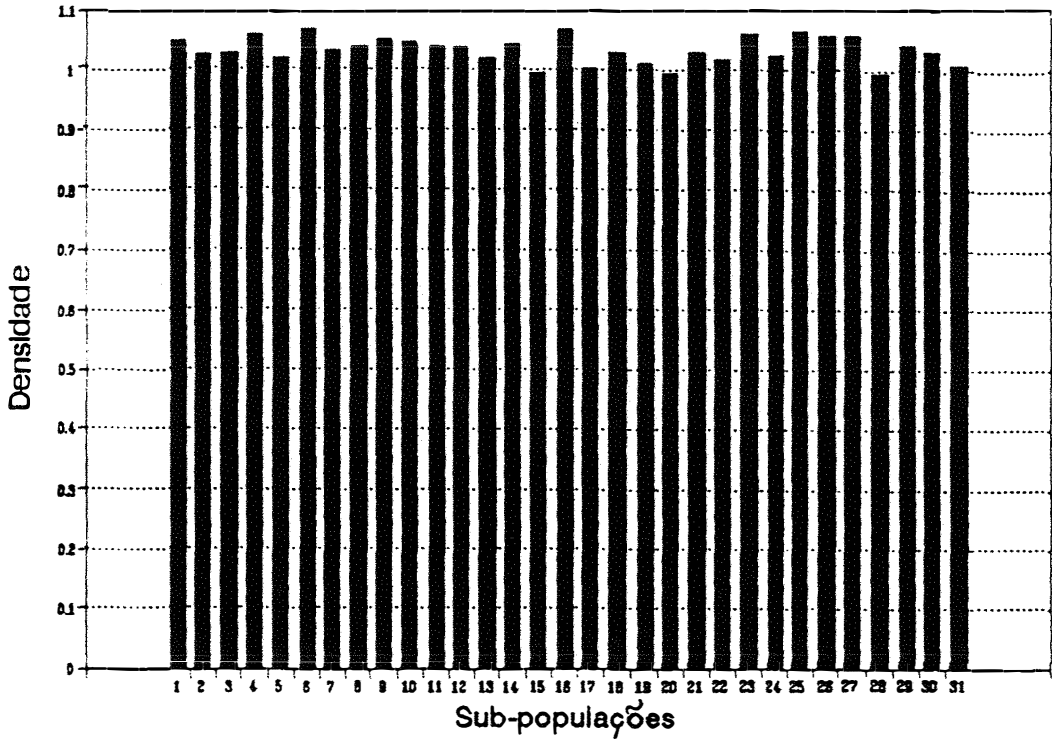


Figura 9 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter número de grãos por fileira. Piracicaba, SP, 1993/94.



POPULAÇÃO B

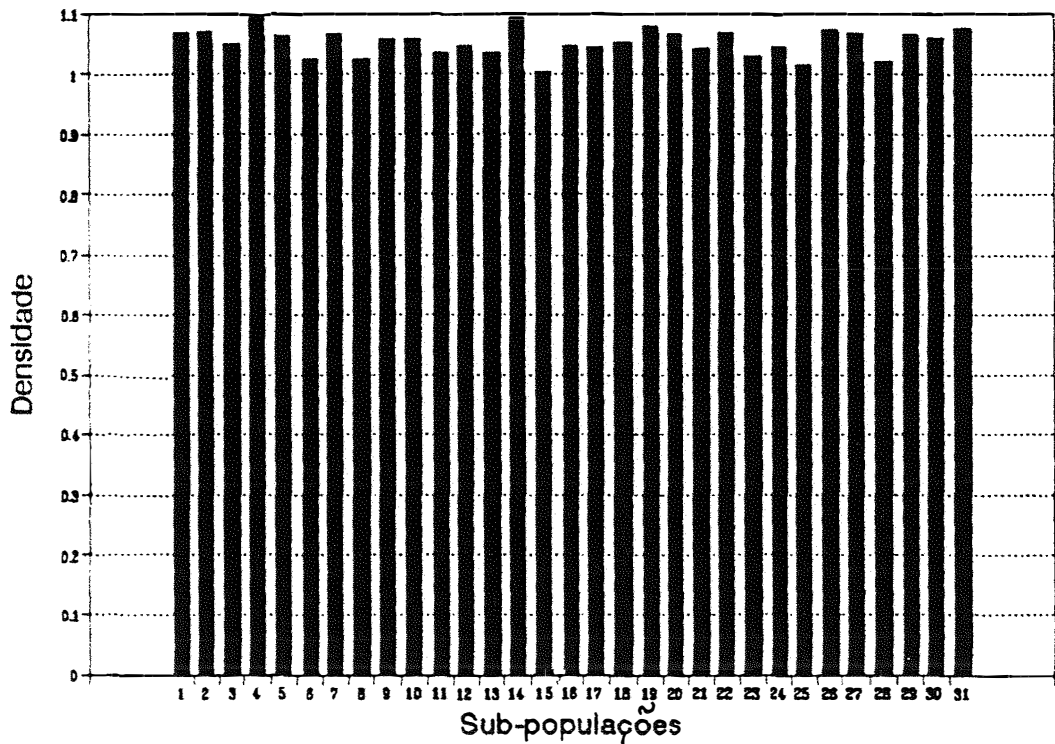
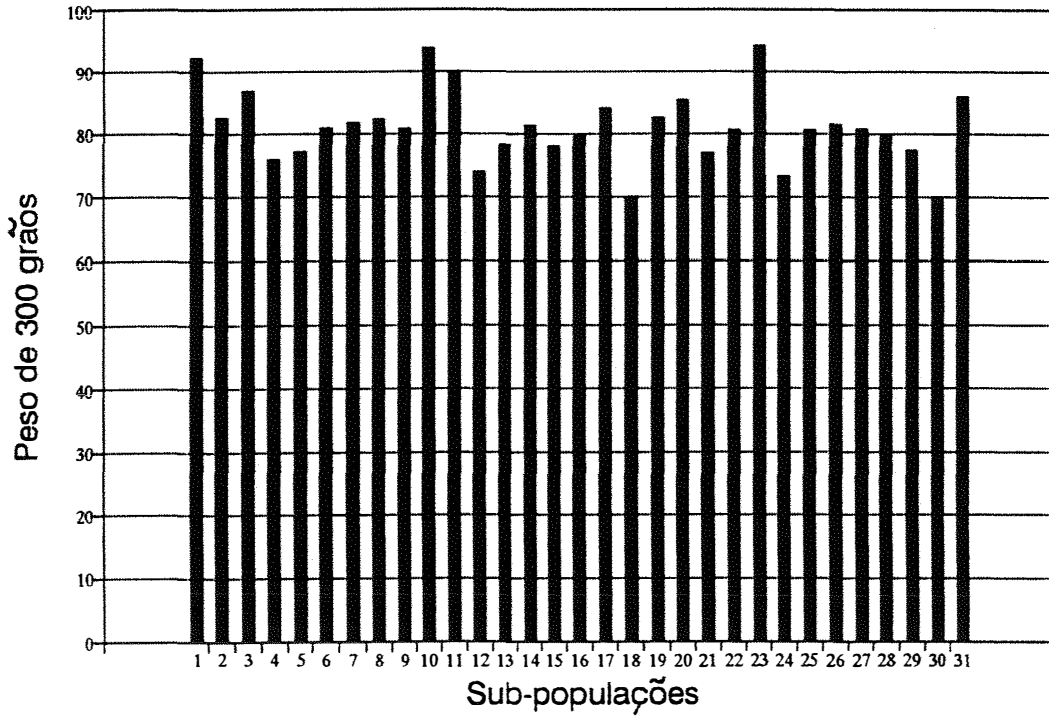


Figura 10 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter densidade. Piracicaba, SP, 1993/94.



POPULAÇÃO B

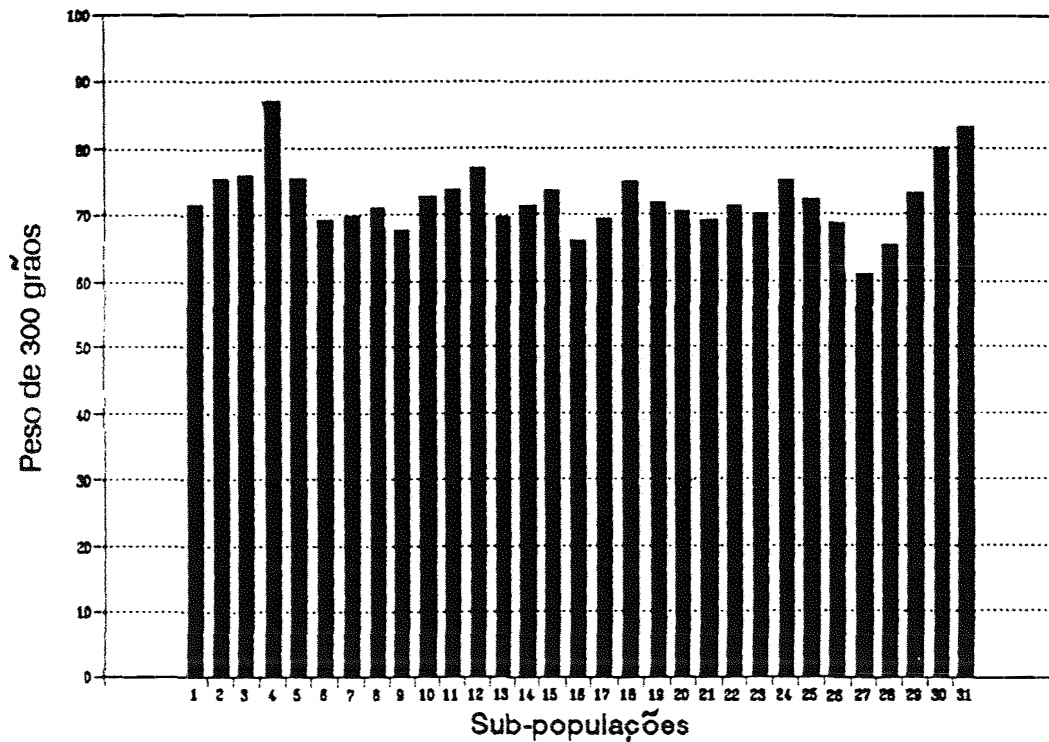
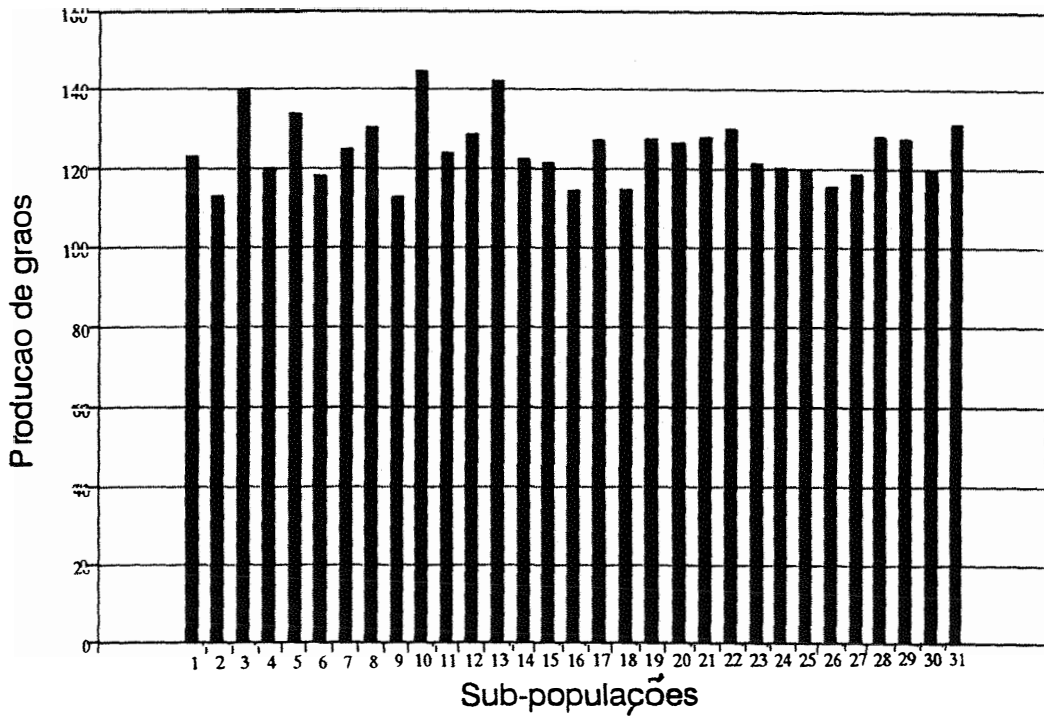


Figura 11 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter peso de 300 grãos (g). Piracicaba, SP, 1993/94.



## POPULAÇÃO B

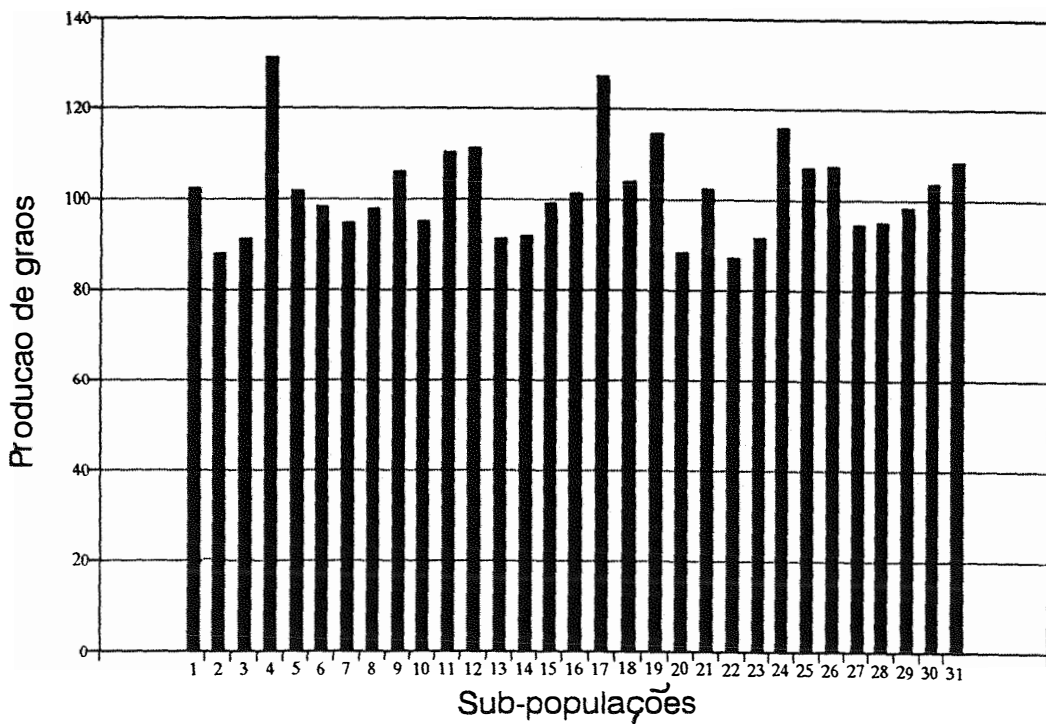
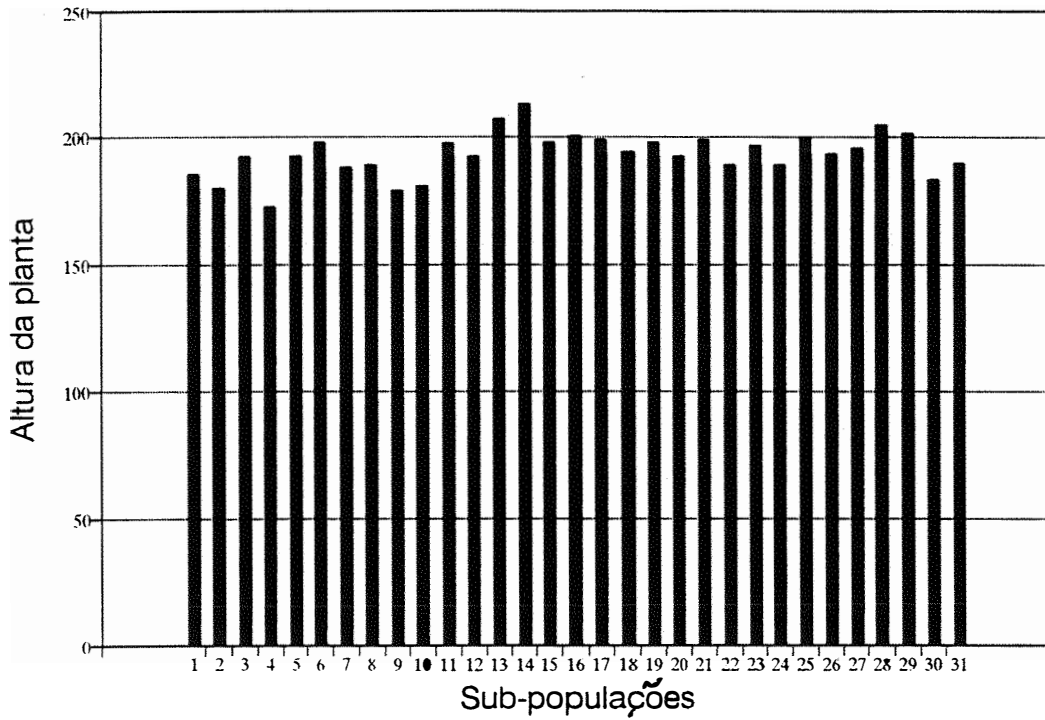


Figura 12 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter produção (g/pl). Piracicaba, SP, 1993/94.



POPULAÇÃO B

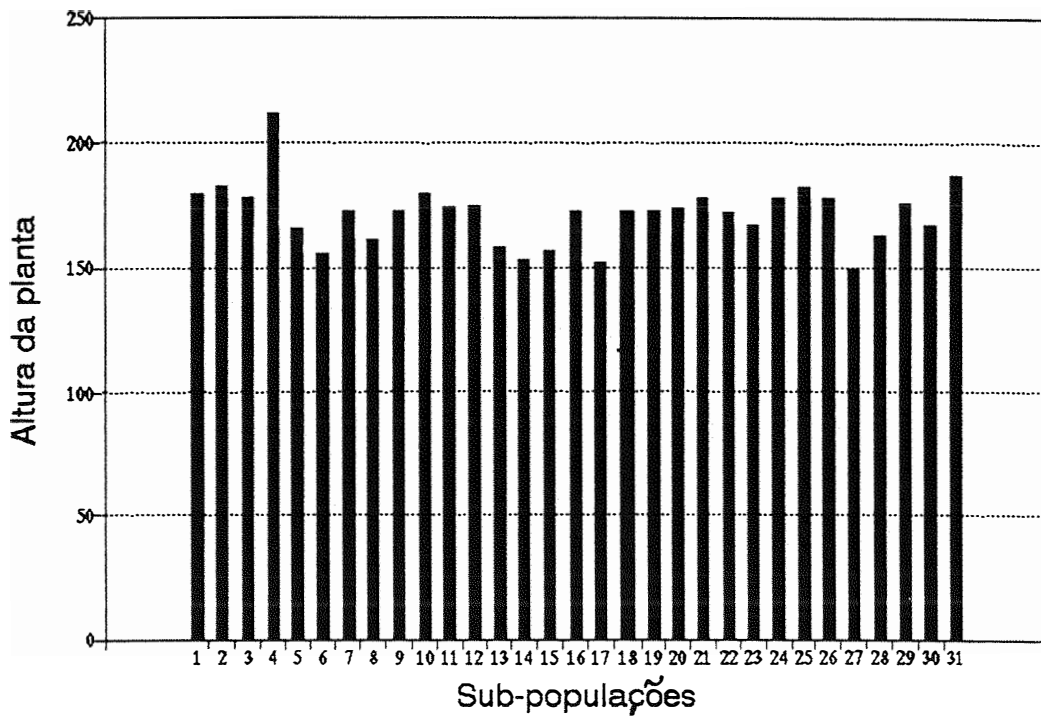
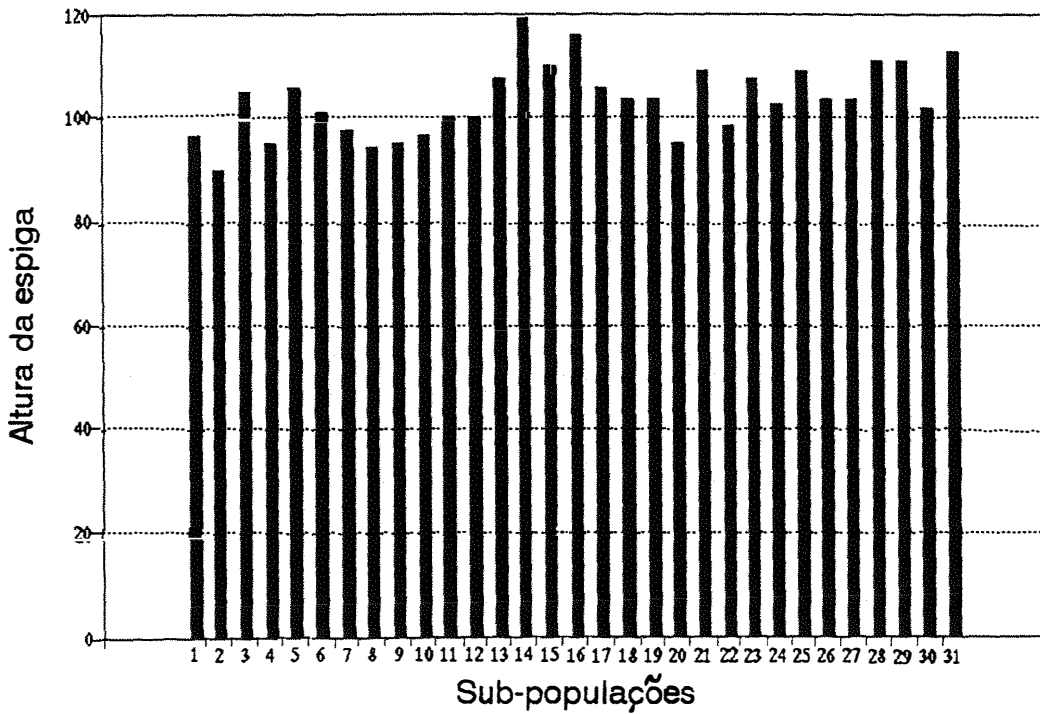


Figura 13 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter altura da planta (cm). Ponta Grossa, PR, 1993/94.





## POPULAÇÃO B

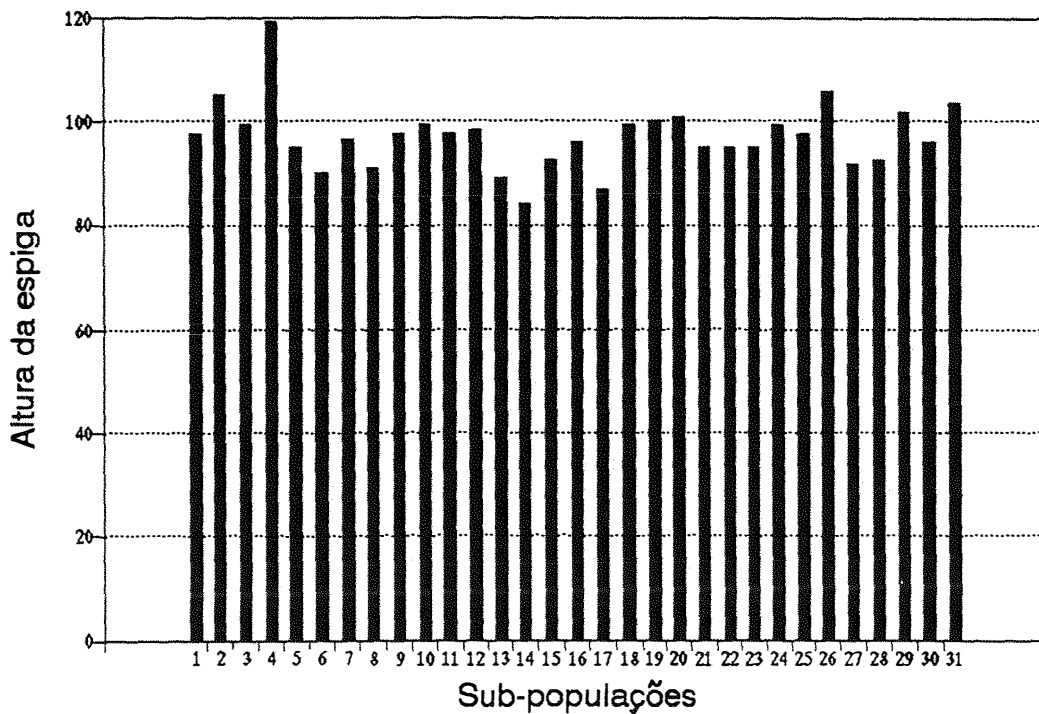
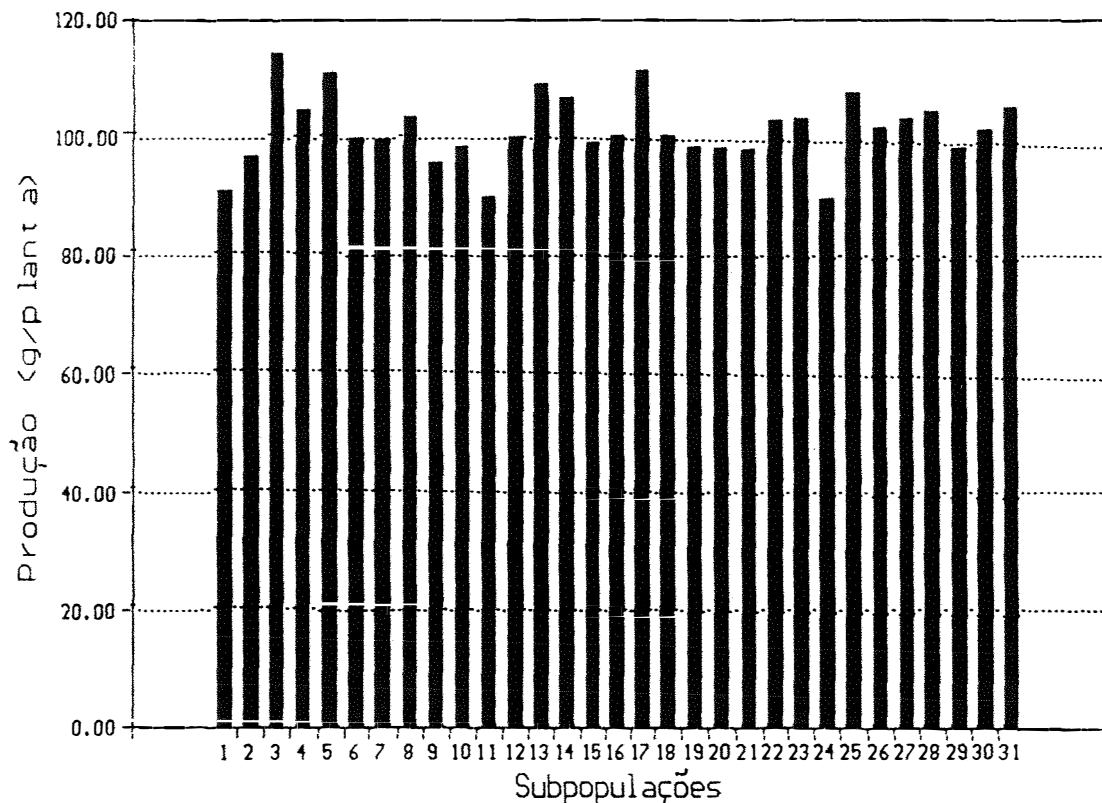


Figura 14 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter altura da espiga (cm). Ponta Grossa, PR, 1993/94.

POPULAÇÃO A



POPULAÇÃO B

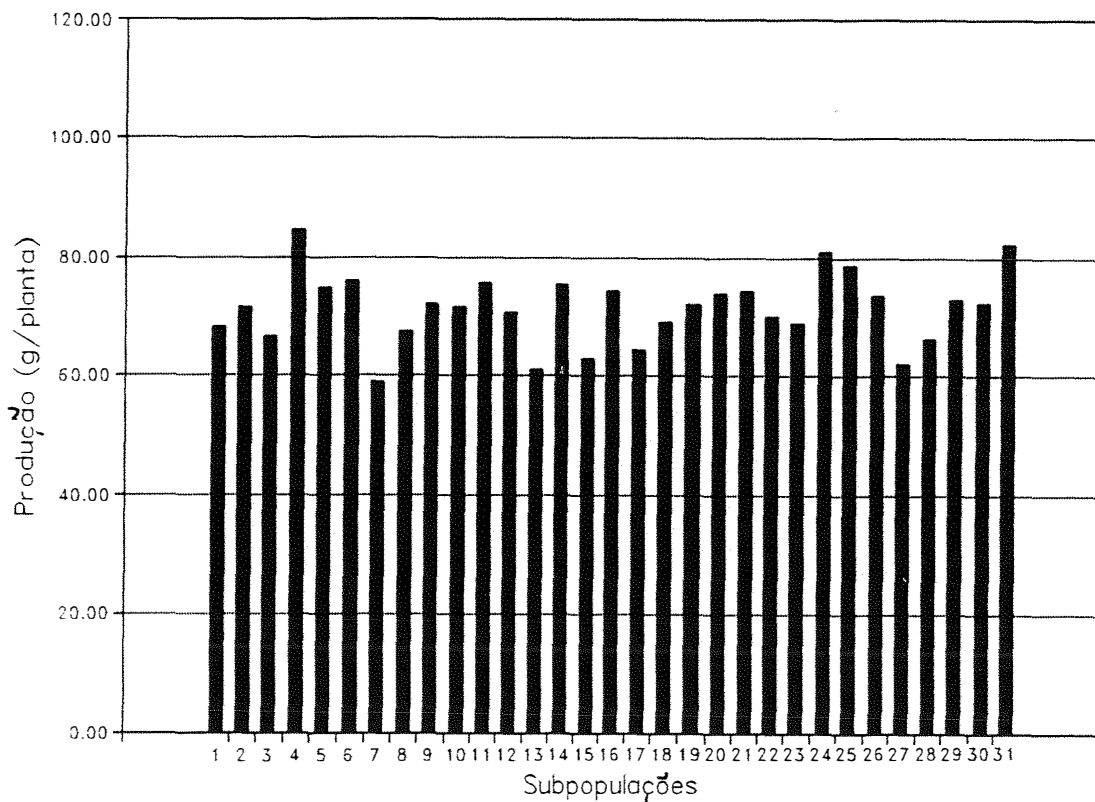
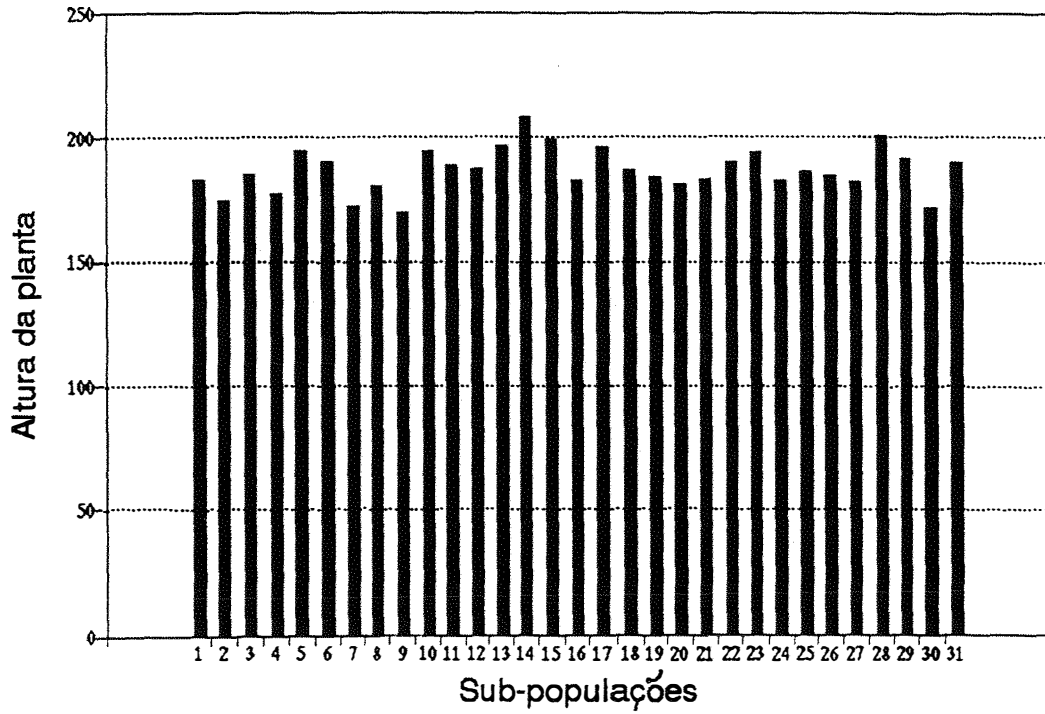


Figura 15 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e da população-base (A=31 e B=31) para o caráter produção de grãos (g/planta). Ponta Grossa, PR, 1993/94.



## POPULAÇÃO B

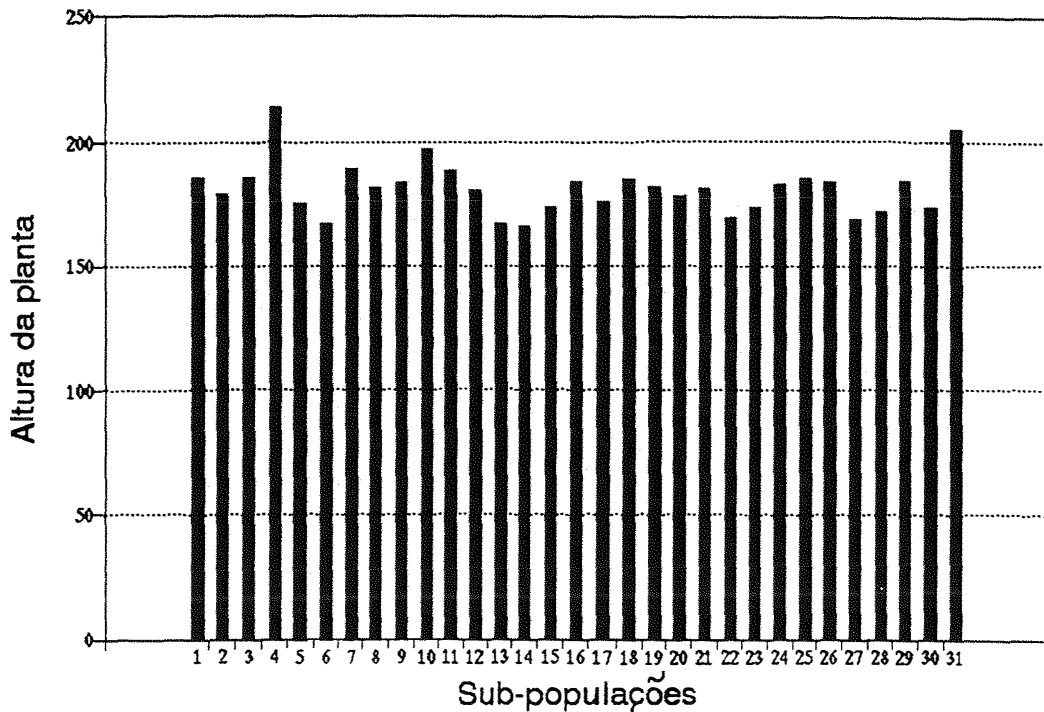
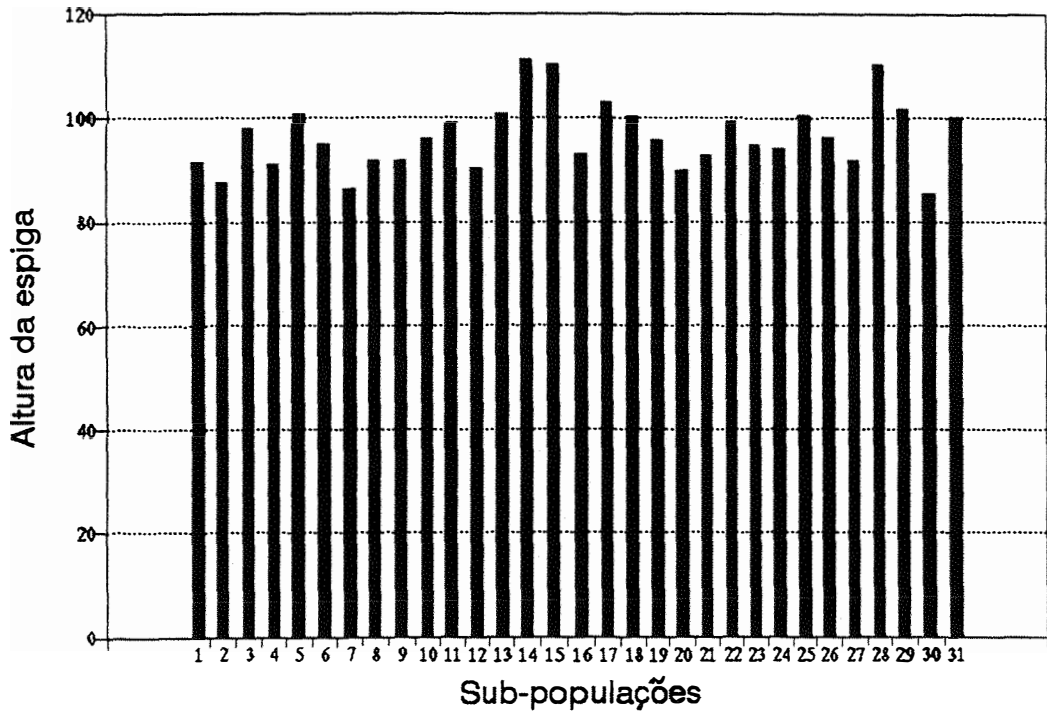


Figura 16 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter altura da planta (cm). Rio Verde, GO, 1993/94.



## POPULAÇÃO B

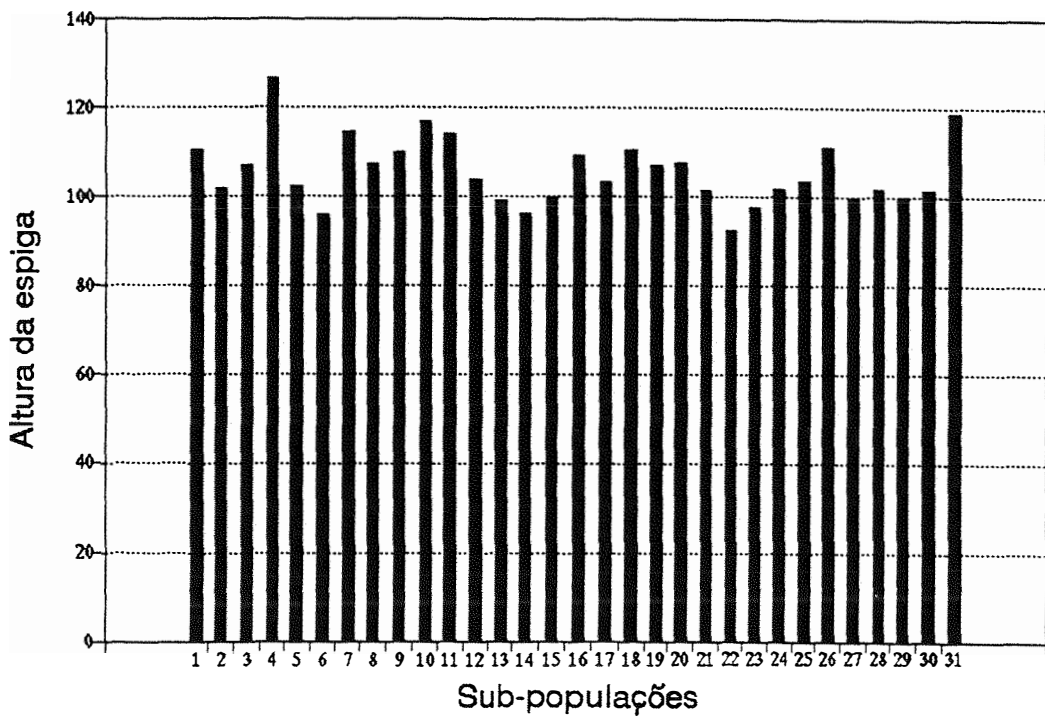


Figura 17 - Representação métrica de médias de 30 subpopulações e das populações-base (A = 31 e B = 31) para o caráter altura da espiga (cm). Rio Verde, GO, 1993/94.

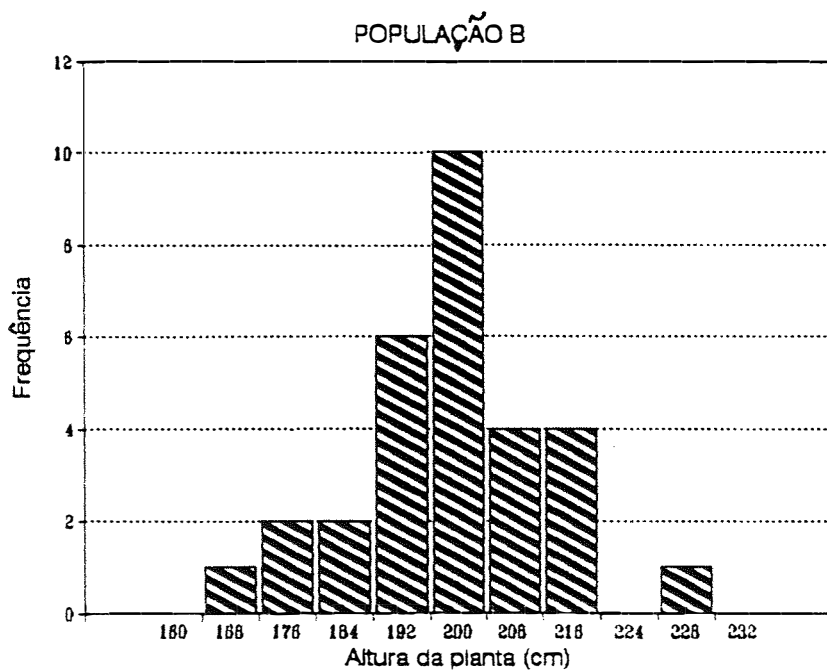
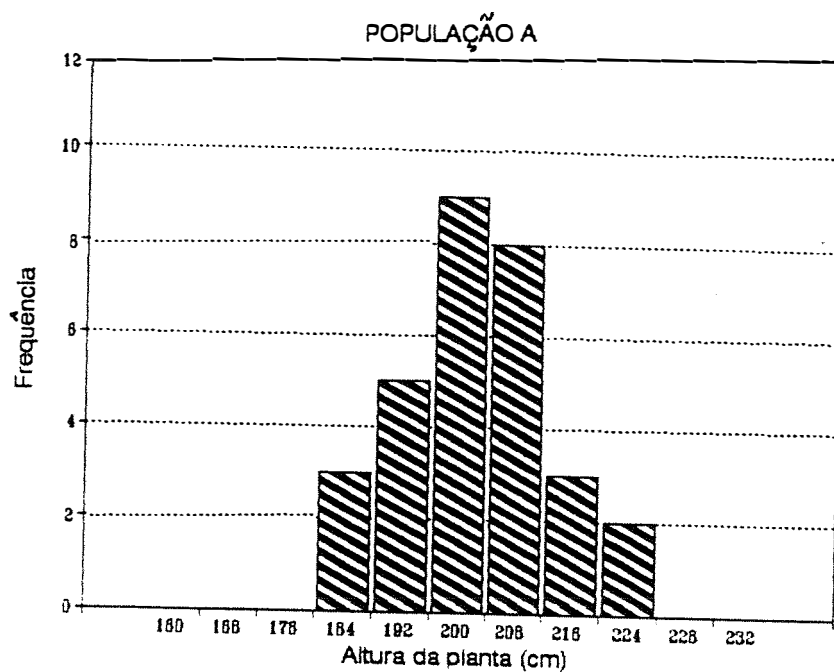


Figura 18 - Distribuição de médias de subpopulações para altura de planta nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

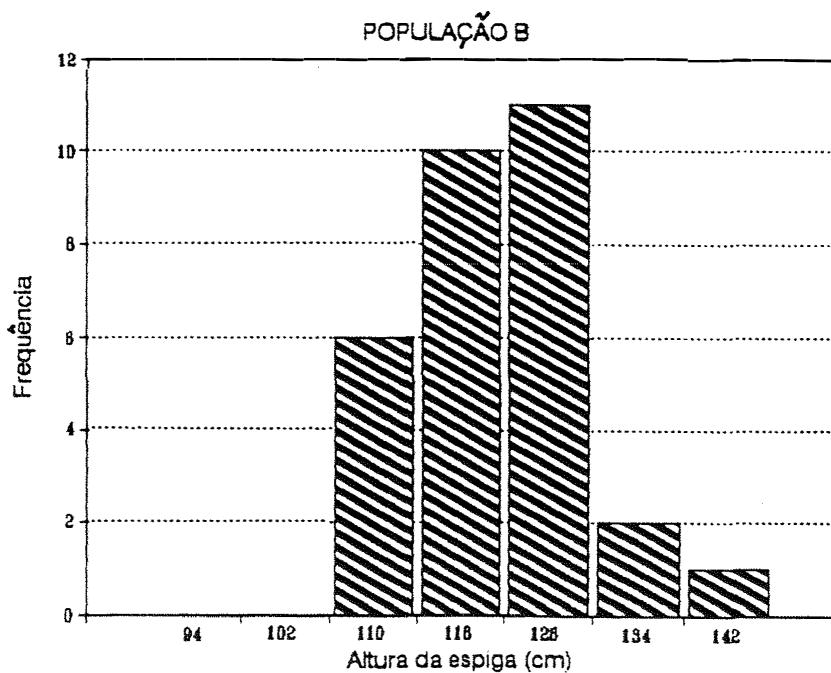
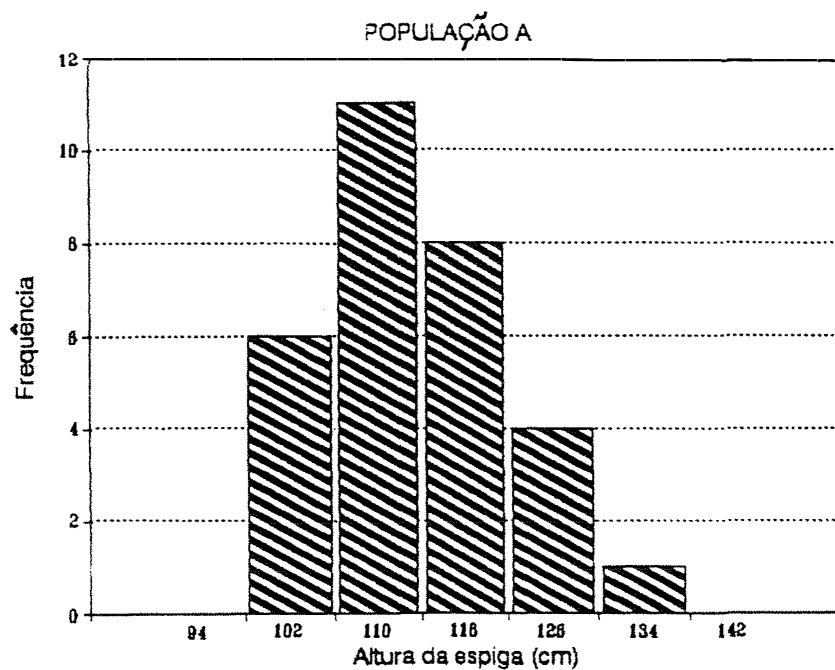


Figura 19 - Distribuição de médias de subpopulações para altura de espiga nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

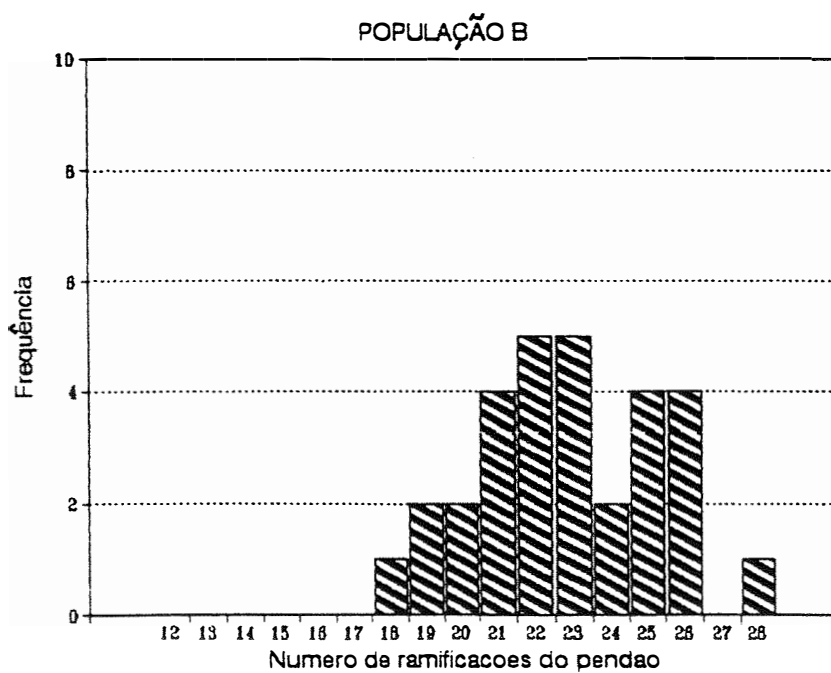
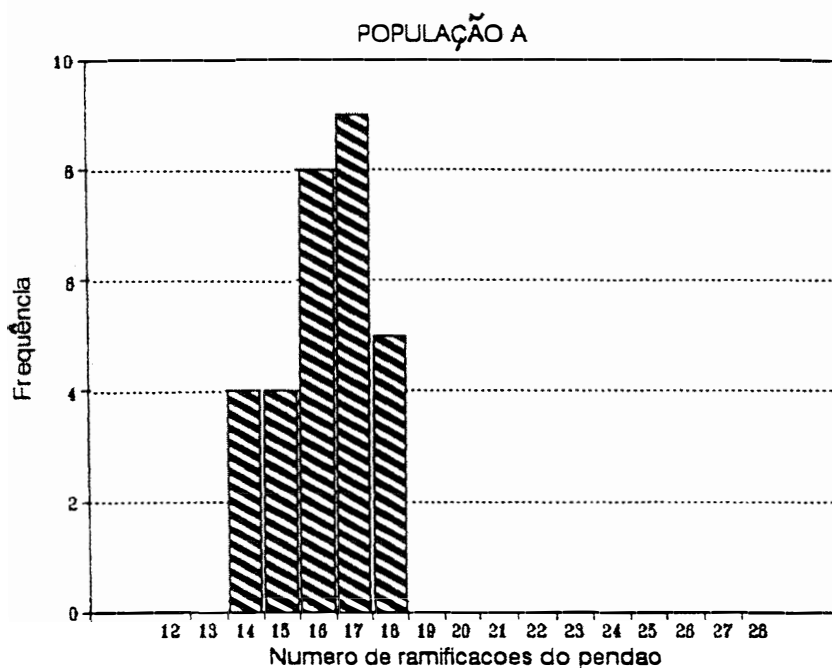


Figura 20 - Distribuição de médias de subpopulações para número de ramificações do pendão nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

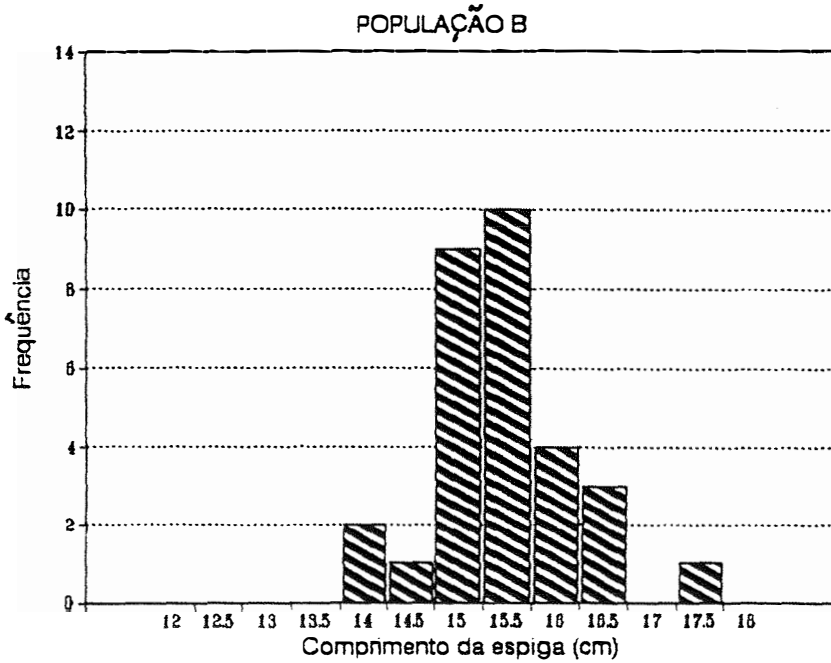
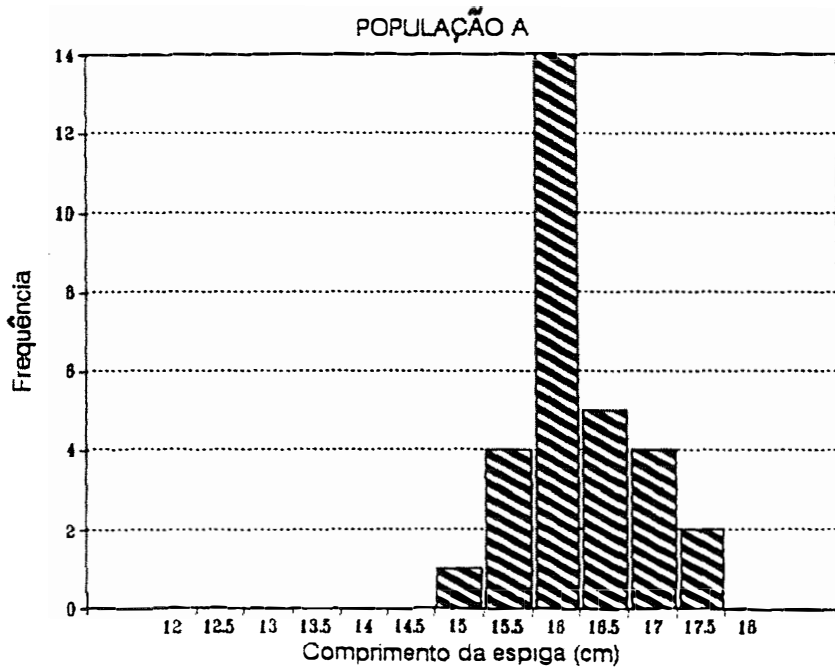


Figura 21 - Distribuição de médias de subpopulações para comprimento da espiga nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.



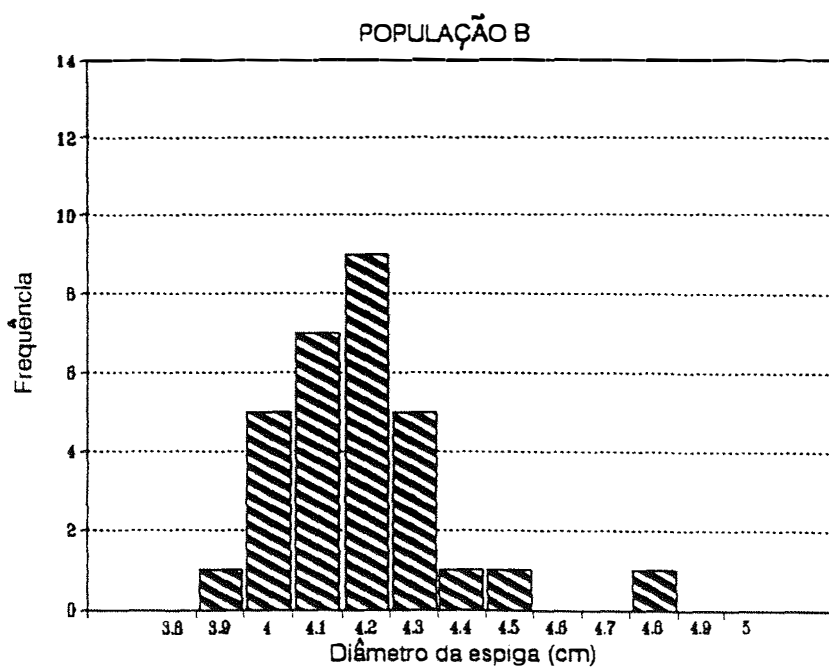
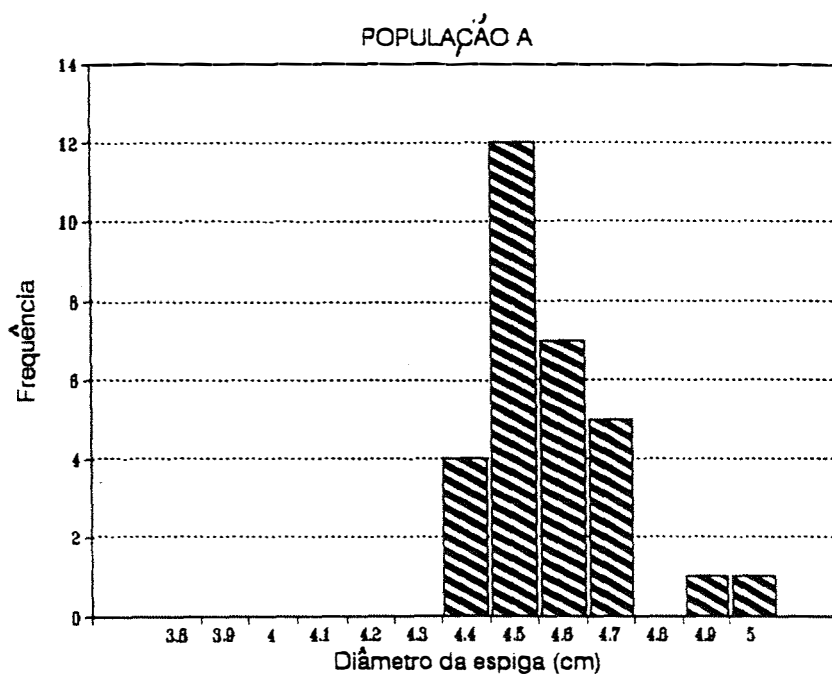


Figura 22 - Distribuição de médias de subpopulações para diâmetro da espiga nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

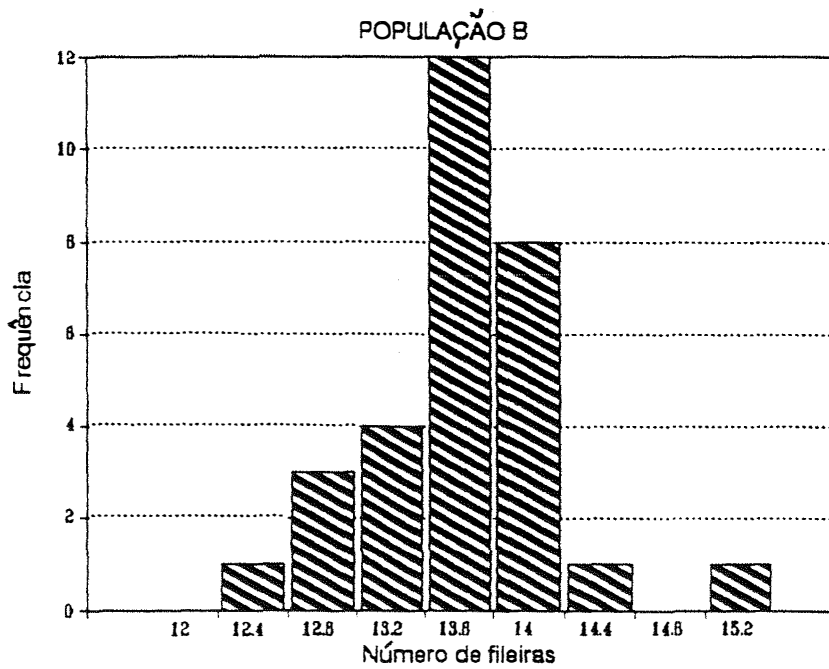
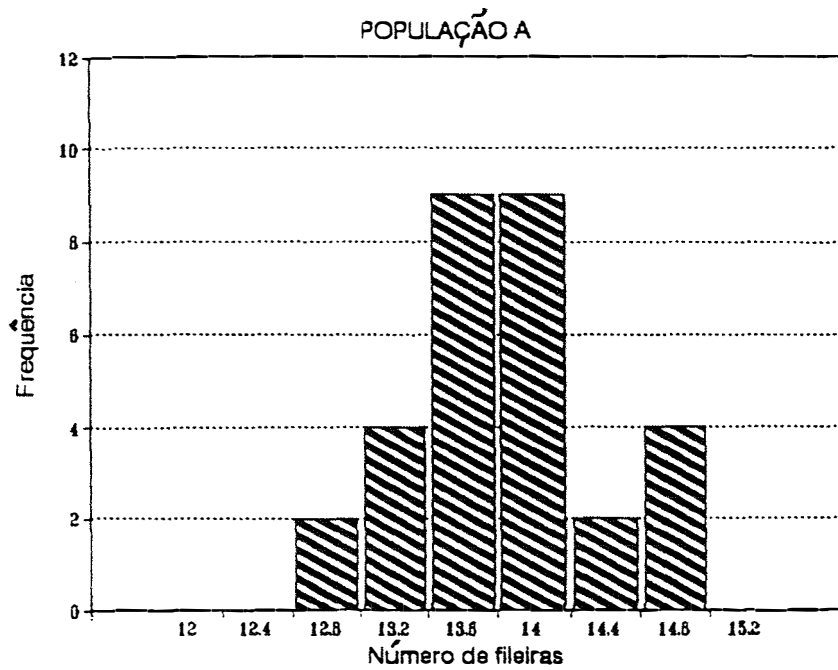


Figura 23 - Distribuição de médias de subpopulações para número de fileiras nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

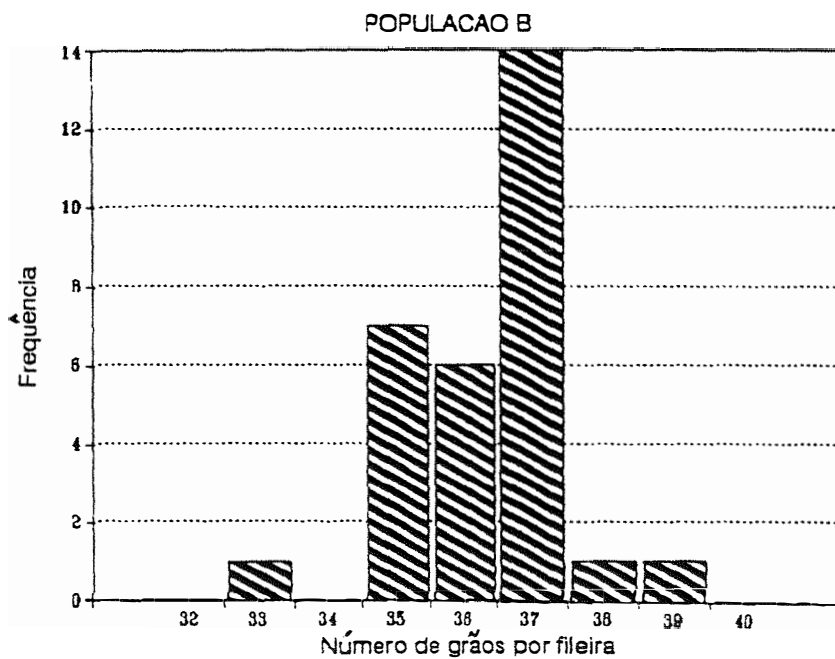
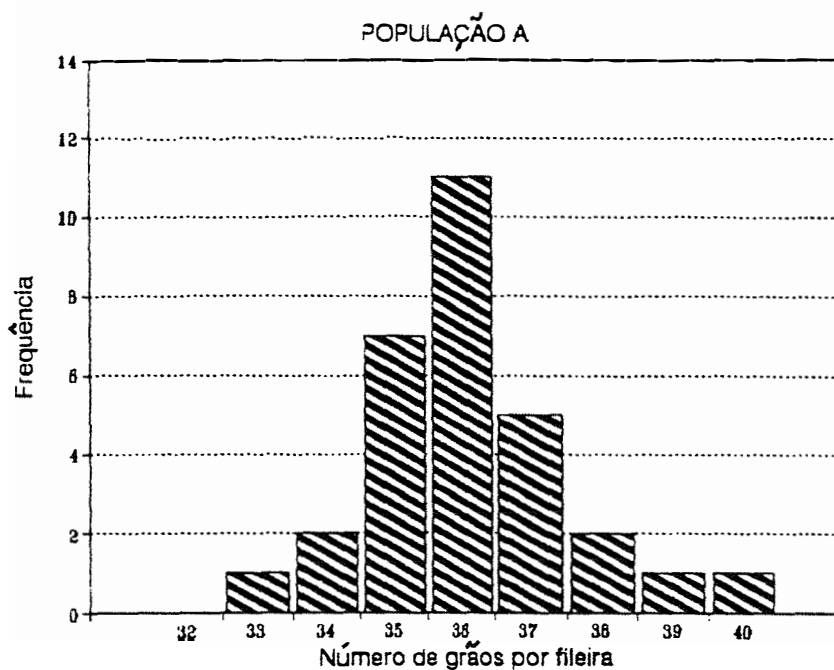


Figura 24 - Distribuição de médias de subpopulações para número de grãos por fileira nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

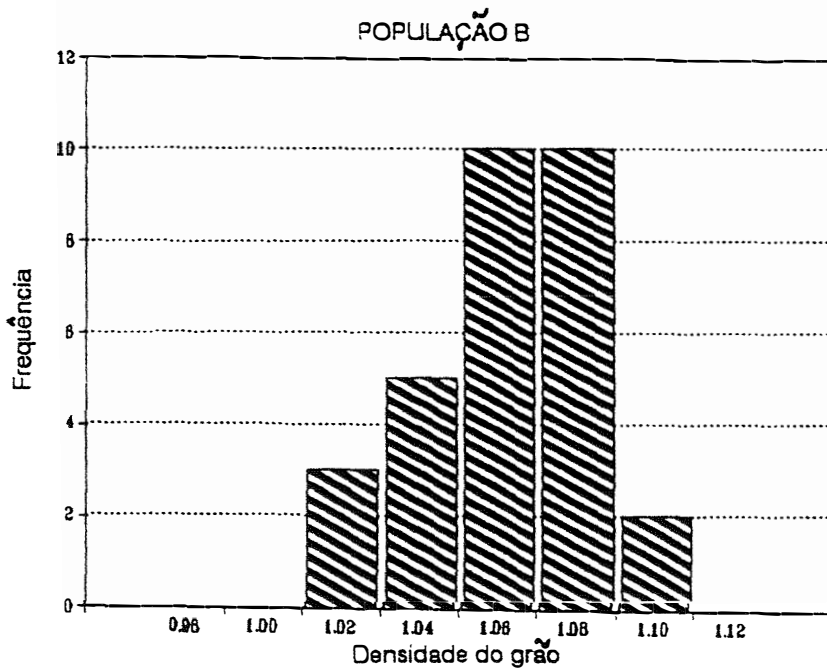
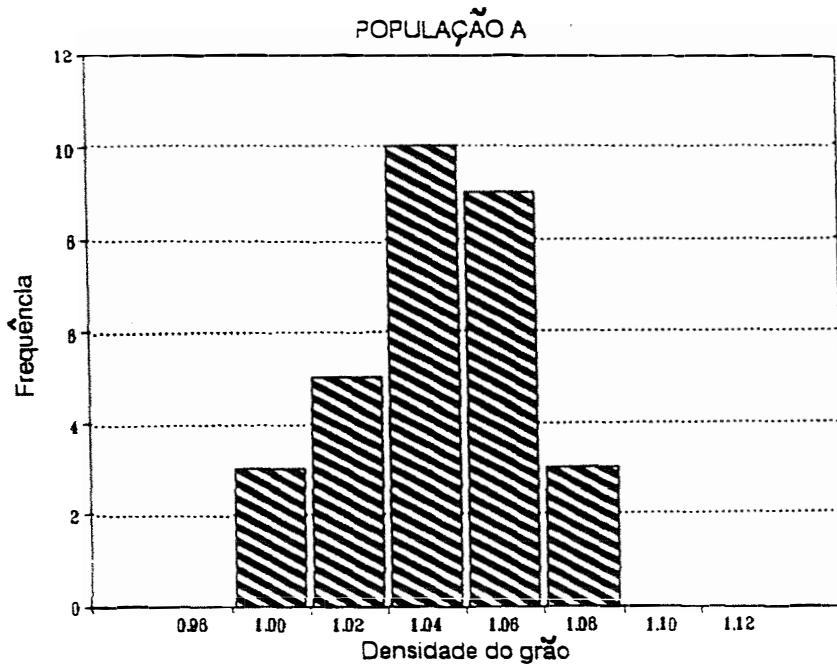


Figura 25 - Distribuição de médias de subpopulações para densidade de grãos nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

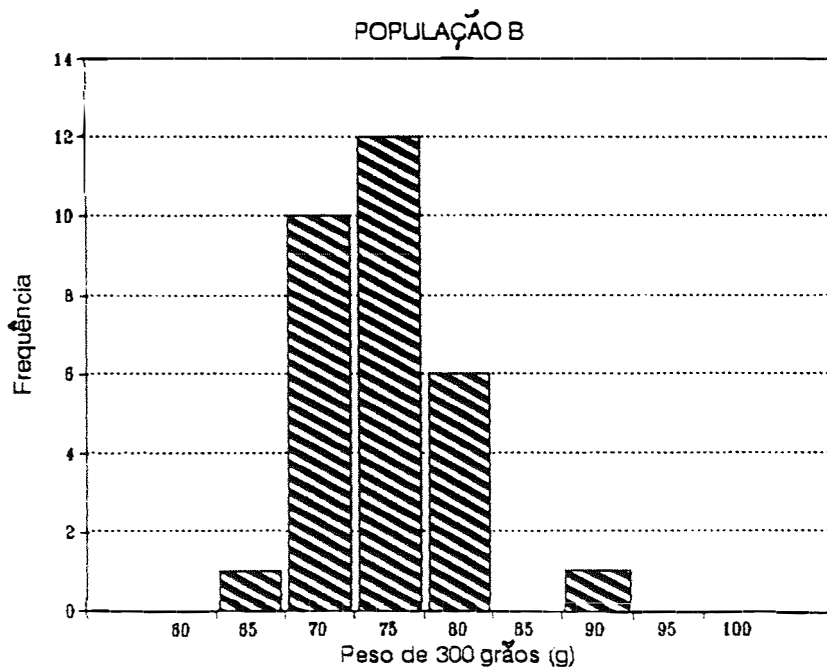
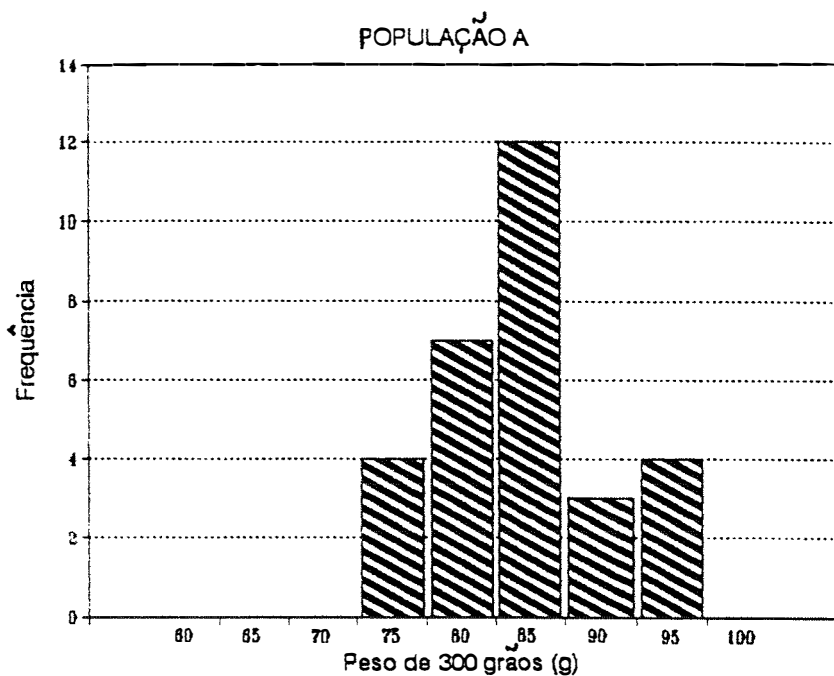


Figura 26 - Distribuição de médias de subpopulações para peso de amostra de 300 grãos nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

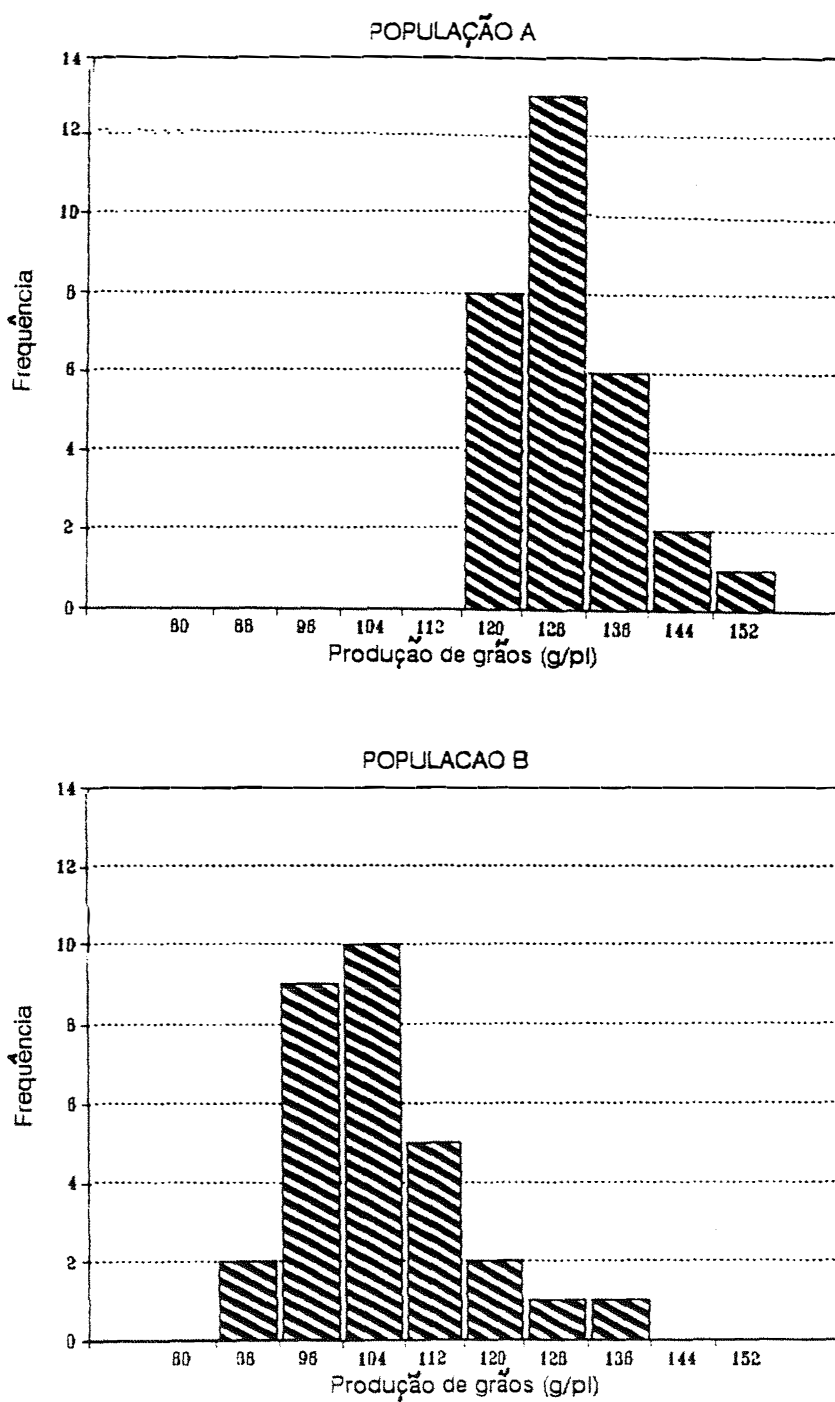
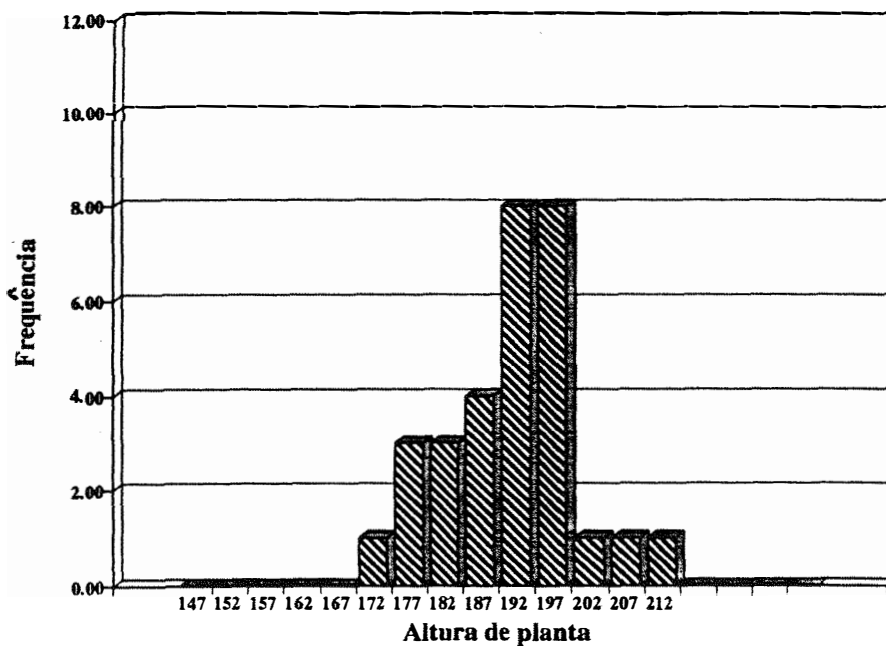


Figura 27 - Distribuição de médias de subpopulações para peso de grãos nas populações A e B. Piracicaba, SP, 1993/94.

## POPULAÇÃO A



## POPULAÇÃO B

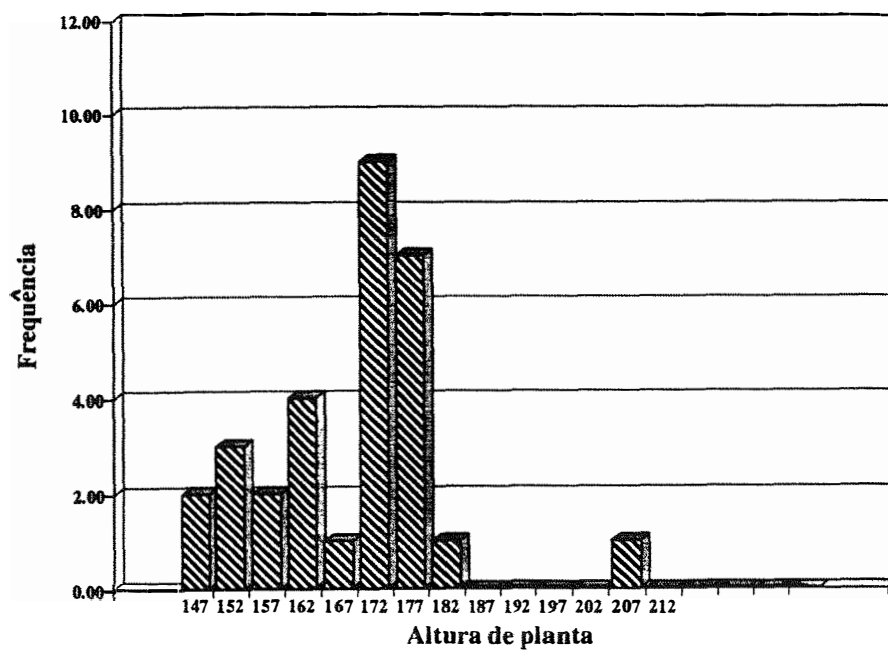
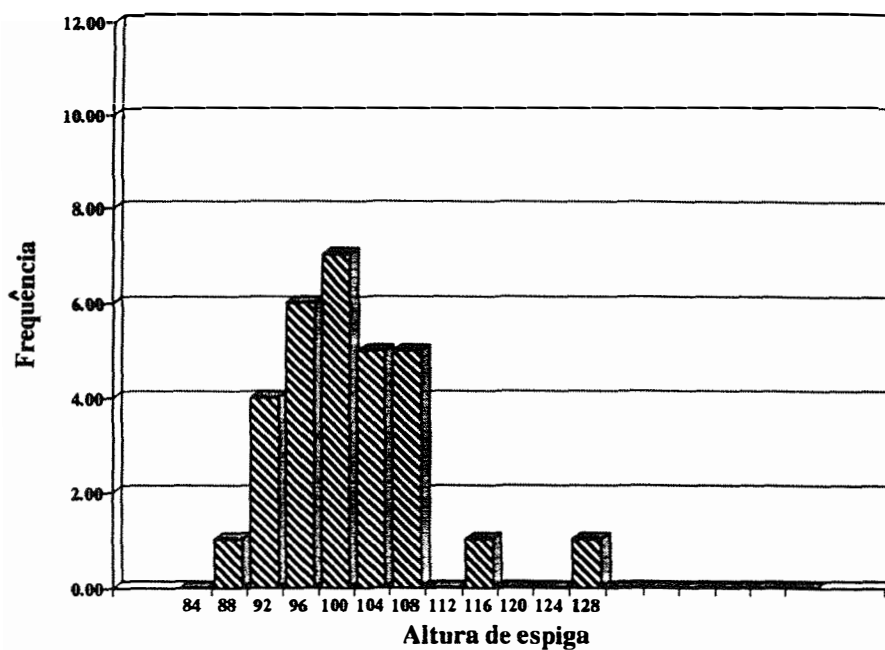


Figura 28 - Distribuição de médias de subpopulações para altura de planta nas populações A e B. Ponta Grossa, PR, 1993/94.

## POPULAÇÃO A



## POPULAÇÃO B

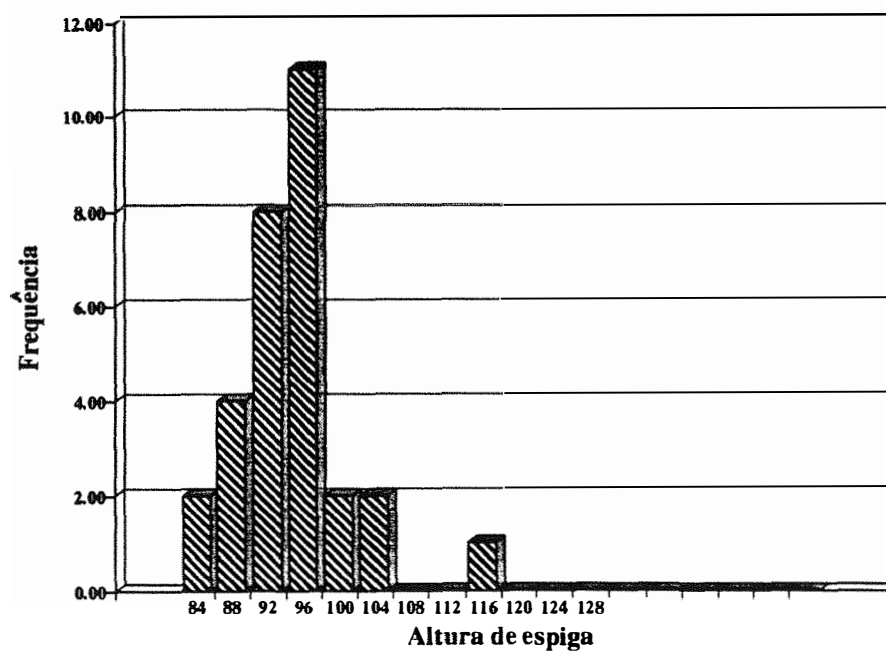


Figura 29 - Distribuição de médias de subpopulações para altura de espiga nas populações A e B. Ponta Grossa, PR, 1993/94.



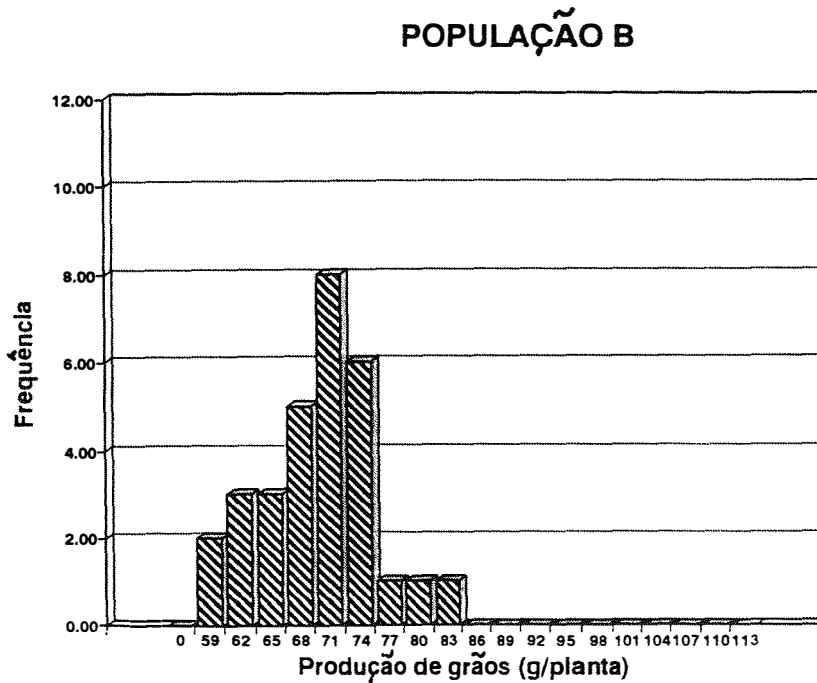
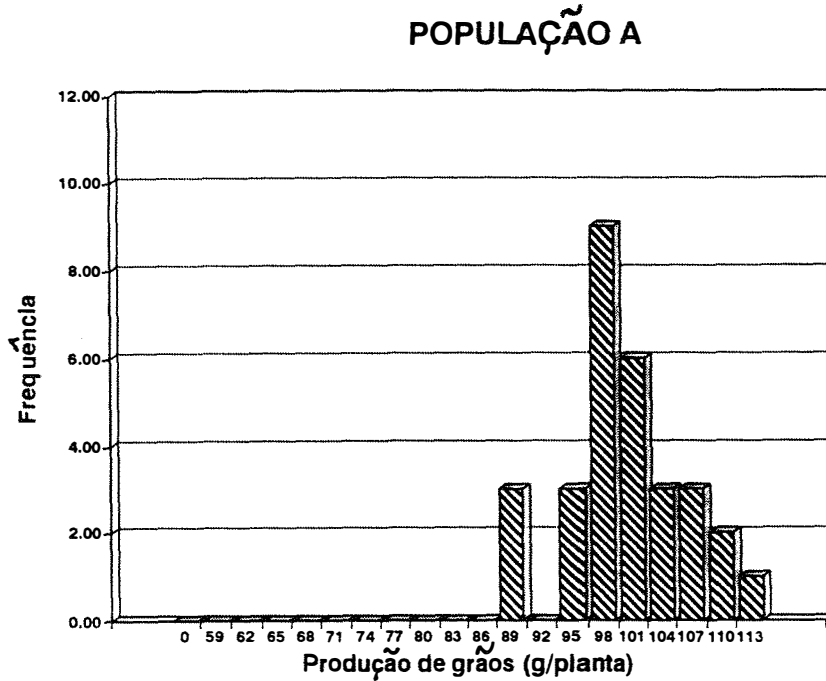
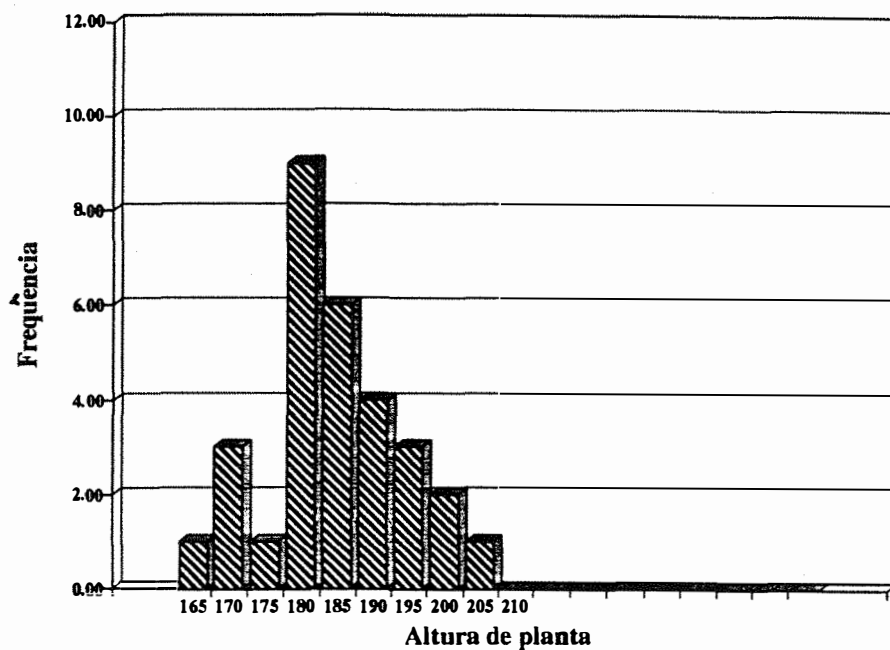


Figura 30 - Distribuição de médias de subpopulações para peso de grãos nas populações A e B. Ponta Grossa, PR, 1993/94.

## POPULAÇÃO A



## POPULAÇÃO B

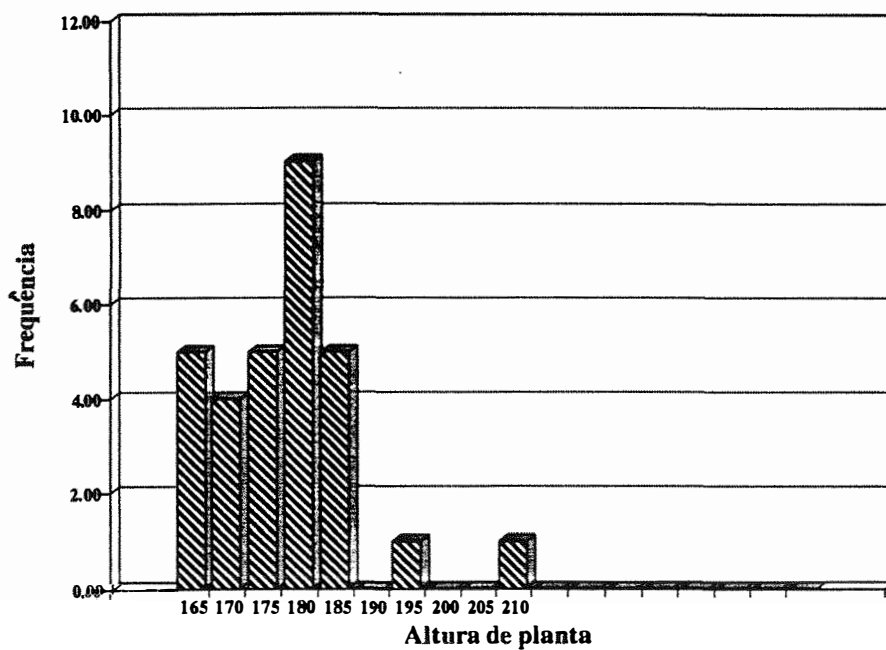
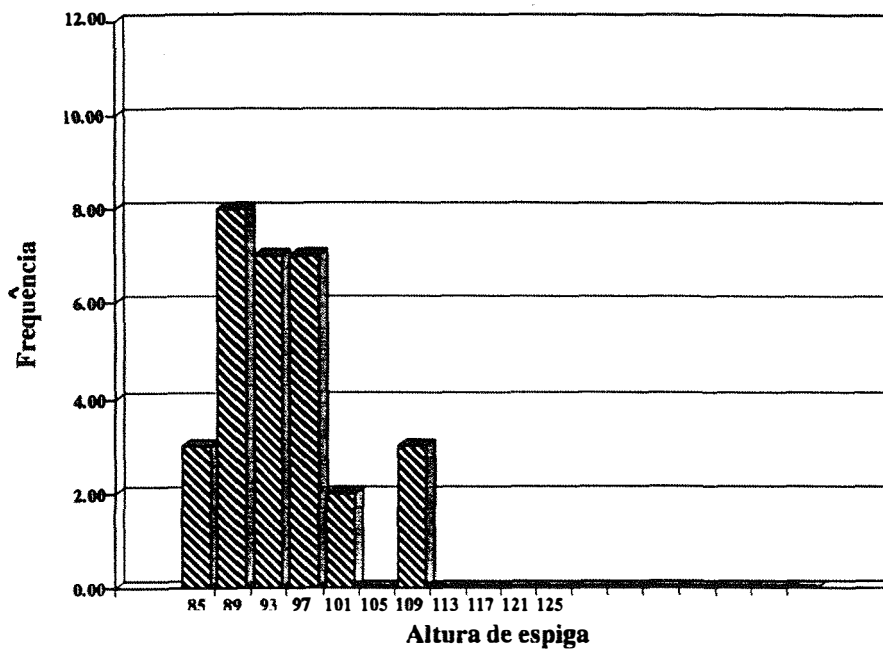


Figura 31 - Distribuição de médias de subpopulações para altura de planta nas populações A e B. Rio Verde, GO, 1993/94.

## POPULAÇÃO A



## POPULAÇÃO B

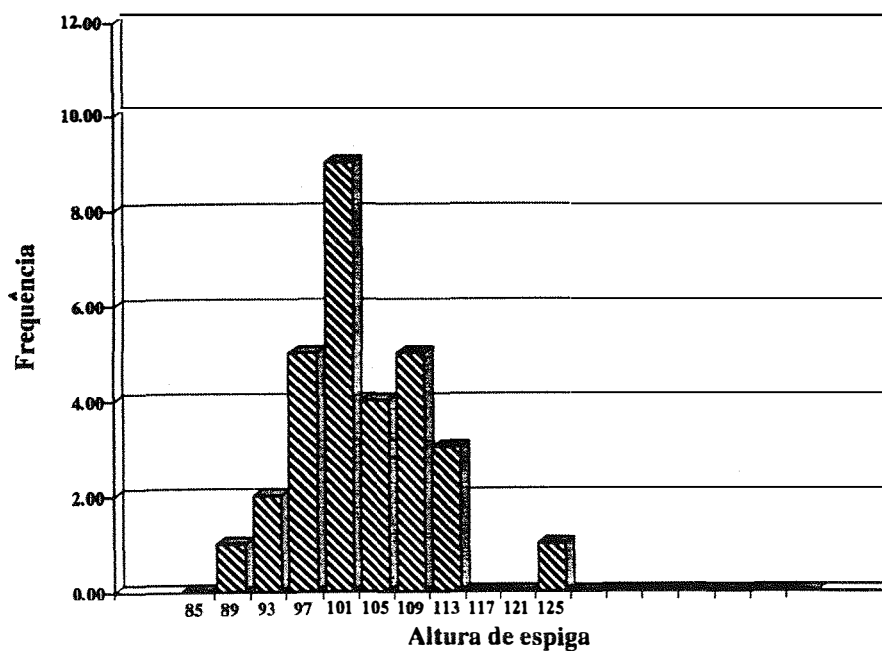


Figura 32 - Distribuição de médias de subpopulações para altura de espiga nas populações A e B. Rio Verde, GO, 1993/94.