

Cruzamentos dialélicos entre clones elite de  
*Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus urophylla*Diallel crosses among elite clones of  
*Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla*Juliana Erika de Carvalho Teixeira<sup>1</sup>, Cesar Augusto Valencise Bonine<sup>2</sup>,  
Donizete da Costa Dias<sup>3</sup>, Edimar Aparecido Scarpinati<sup>4</sup>, Aurélio Mendes Aguiar<sup>5</sup>,  
Fernando Henrique Ribeiro Barrozo Toledo<sup>6</sup>,  
Evandro Vagner Tambarussi<sup>6</sup> e Roland Vencovsky<sup>7</sup>**Resumo**

Os cruzamentos dialélicos são frequentemente utilizados em programas de melhoramento de plantas. Entretanto, na área florestal, o delineamento genético, como o apresentado no presente trabalho, não é comumente encontrado na literatura. Este trabalho teve por objetivo estimar capacidades combinatórias, bem como o efeito recíproco em dialelo envolvendo quatro clones de *Eucalyptus* (*E. grandis* x *E. urophylla*). Para isso, obtiveram-se os híbridos F<sub>1</sub>, recíprocos e as autofecundações (produzindo a geração S1) entre os quatro genitores. Avaliaram-se quatro caracteres de interesse no melhoramento florestal: altura (ALT), diâmetro à altura do peito (DAP), volume de madeira (VOL) e incremento médio anual (IMA). Os experimentos foram avaliados em duas localidades. Os testes F para os quadrados médios referentes à capacidade geral de combinação (CGC) e capacidade específica de combinação (CEC) foram significativos para todos os caracteres avaliados. A significância para o teste do quadrado médio do efeito recíproco, quando observada, indica a presença de efeitos gênicos aditivos e não aditivos no controle dos caracteres. Pelas estimativas dos efeitos, verificou-se que o genitor 1 apresentou o maior efeito positivo de CGC para todos os caracteres, enquanto o genitor 3 apresentou o menor valor. O cruzamento que apresentou a maior estimativa positiva de CEC foi o entre os genitores 1 e 2, para todos os caracteres. Apesar da significância dos efeitos de capacidade combinatória, a média dos genitores é indicador razoável do desempenho dos respectivos cruzamentos. Em média, a depressão endogâmica, a heterose e os efeitos recíprocos foram pronunciados para os clones avaliados, -35,48; 17,23 e |9,42| para IMA, respectivamente, em m<sup>3</sup>/ha/ano e, portanto, não devem ser desprezados pelos melhoristas durante obtenção de novas variedades. Além disso, apesar de significativa a interação dos efeitos genéticos com ambientes não foi pronunciada, o que pode facilitar a seleção de materiais superiores.

**Palavras-chave:** Cruzamentos dialélicos, Melhoramento do *Eucalyptus*, Híbridos, Genética quantitativa.

**Abstract**

Diallel crosses are often used in plant breeding programs. However, for tree breeding this design is not commonly found. This study aimed at estimating combining abilities, as well as the reciprocal effect in diallel design with four clones of *Eucalyptus* (*E. grandis* x *E. urophylla*). For this, F<sub>1</sub> hybrids were obtained; selfed plants (yielding generation S1) and the reciprocals among four clones. Four traits of interest in tree improvement were evaluated: height (ALT), diameter at breast height (DAP), wood volume (VOL) and mean annual

<sup>1</sup>Doutora em Genética e Melhoramento de Plantas. USP – Universidade de São Paulo / ESALQ - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Av. Pádua Dias, 11, Caixa Postal 9, Piracicaba, SP, 13418-900. E-mail: [julianaect@hotmail.com](mailto:julianaect@hotmail.com)

<sup>2</sup>Engenheiro Florestal, MSc., Gerente de Assuntos Regulatórios e PI - Fibria Celulose S.A. Rod. Gen Euryale de Jesus Zerbini, KM84, 12340-010 - Jacareí, SP. Email: [cesar.bonine@fibria.com.br](mailto:cesar.bonine@fibria.com.br)

<sup>3</sup>Bacharel em Ciências Biológicas, MSc. Pesquisador - Fibria Celulose S.A., Rod. Gen. Euryale de Jesus Zerbini, KM 84, 12340-010, Jacareí, SP. E-mail: [donizete.dias@fibria.com.br](mailto:donizete.dias@fibria.com.br)

<sup>4</sup>Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas. Coordenador de Melhoramento Genético Florestal - Fibria, S.A. Rodovia BR158, Km 258, Caixa Postal 529, 7901-970 - Três Lagoas – MS. E-mail: [edimar.scarpinati@fibria.com.br](mailto:edimar.scarpinati@fibria.com.br)

<sup>5</sup>Engenheiro Agrônomo, Doutor. Pesquisador - Fibria Celulose S.A. Rod. Gen. Euryale de Jesus Zerbini, KM 84, 12340-010, Jacareí, SP. E-mail: [aurelio.aguiar@fibria.com.br](mailto:aurelio.aguiar@fibria.com.br)

<sup>6</sup>Doutorando em Genética e Melhoramento de Plantas. USP – Universidade de São Paulo / ESALQ - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Av. Pádua Dias, 11, Caixa Postal 9, Piracicaba, SP, 13418-900. E-mail: [fernandohtoledo@gmail.com](mailto:fernandohtoledo@gmail.com)

<sup>7</sup>Professor Doutor Titular Departamento de Genética. USP – Universidade de São Paulo / ESALQ - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Av. Pádua Dias, 11, Caixa Postal 9, Piracicaba, SP, 13418-900. E-mail: [rvencovsky@usp.br](mailto:rvencovsky@usp.br)

increment (IMA). The experiments were evaluated in two locations. F tests for the mean square of general combining ability (CGC) and specific combining ability (CEC) were significant for all traits. The same test for mean square of the reciprocal effects, when observed, showed additive genetic effects and non-additive ones related to these traits. Through the estimates of these effects, it was found that one clone had the largest positive effect of CGC for all traits, while the parent 3 had the lowest value. The cross that shown the highest positive estimate of CEC was between the clone 1 and 2, for all traits. Despite the significance of the effects of combining ability, the average value of the clone is a reasonable indicator of the performance of its crosses. On average, inbreeding depression, heterosis and reciprocal effects were pronounced for both clones, -35.48, and 17.23, and |9.42| for IMA, respectively in m<sup>3</sup>/ha/year and therefore should not be ignored by breeders when obtaining new varieties. Furthermore, despite significant interactions, genetic with environmental effects were not pronounced, which may facilitate the selection of superior materials.

**Keywords:** Diallel crosses; *Eucalyptus* breeding; Hybrids; Quantitative genetics.

## INTRODUÇÃO

O gênero *Eucalyptus* L'Hérit, pertence à família Myrtaceae e contém aproximadamente 900 espécies (BROOKER; KLEINIG, 2006). Muitas dessas espécies são de grande importância econômica mundial (UDOVIC et al., 1995). O eucalipto foi introduzido em vários países da Europa, Ásia, América do Norte e do Sul. No Brasil, foi inicialmente introduzido pelo Engenheiro Agrônomo Edmundo Navarro de Andrade em 1904 e, hoje em dia, cerca de 73% das áreas reflorestadas (4.873.952 ha) são ocupados por plantios do gênero (ABRAF, 2012).

Os plantios de espécies florestais exóticas no Brasil trouxeram grandes benefícios para o desenvolvimento social e econômico do país, principalmente em áreas onde as características edafo-climáticas eram desfavoráveis à agricultura (SAMPAIO et al., 2000). Diferentes procedências das muitas espécies de *Eucalyptus* foram introduzidas no país ao longo dos anos, e devido à ocorrência natural de híbridos intra e interespecíficos, novas variantes, muitas vezes altamente adaptadas a nova condição ambiental, foram observadas (ARAUJO et al., 2002). Estes novos híbridos intra e/ou interespecíficos foram muito usados pelos melhoristas para plantio comercial e como fonte de variabilidade genética nos programas de melhoramento. Assim, a hibridação interespecífica e posterior clonagem de híbridos superiores tem sido uma prática comum no melhoramento genético do eucalipto no Brasil (ASSIS, 1986, 1987; MARTINS; IKEMORI, 1987). Hoje, os plantios clonais de híbridos prevalecem no país permitindo obter produtividades de 35 a 55 m<sup>3</sup> de madeira por ha/ano (FOELKEL, 2007).

O sucesso com o melhoramento do eucalipto no Brasil é inquestionável e discutido por diversos autores (ABRAF 2012; BISON et al., 2009; AGUIAR et al., 2007). É importante salientar que

muito do ganho obtido com o melhoramento foi visando à seleção de plantas mais produtivas para a indústria de celulose e têm se concentrado nas espécies *E. grandis* e *E. urophylla*, bem como em seus respectivos híbridos (BISON et al., 2007). Além de ser uma importante cultura, contribuindo para a economia do país, o eucalipto contribui para a conservação ambiental e das espécies nativas, reduzindo a exploração destas últimas (SAMPAIO et al., 2000).

Os cruzamentos dialélicos são frequentemente utilizados em programas de melhoramento genético. Eles fornecem informações sobre a capacidade geral de combinação (CGC) dos genitores bem como sobre a capacidade específica de combinação (CEC) dos cruzamentos (VIANA; PINA-MATTA, 2003). Podem também informar sobre a importância dos efeitos recíprocos e efeitos maternos e sobre a grandeza da heterose. Os parâmetros estimados neste tipo de delineamento também contribuem para um melhor entendimento da base genética dos caracteres quantitativos investigados, com destaque para a importância dos efeitos genéticos aditivos e não-aditivos (CRUZ et al., 2004; ESMAIL, 2007). Quando, no experimento, também são incluídos os genitores autofecundados, torna-se possível avaliar a depressão endogâmica.

Dessa forma, o presente trabalho foi realizado visando estimar as capacidades combinatórias bem como os efeitos recíprocos num delineamento completo resultante do inter cruzamento de quatro clones comerciais de *E. grandis* x *E. urophylla*, avaliados em dois ambientes.

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram avaliados quatro clones "elite" híbridos de *E. grandis* x *E. urophylla* provenientes do programa de melhoramento da Empresa Fíbria Celulose (Tabela 1) seus híbridos e S1's.

**Tabela 1.** Relação de procedências de *Eucalyptus* usadas nos cruzamentos de *E. grandis* x *E. urophylla*.  
**Table 1.** Relation of *Eucalyptus* provenance used in the crossings with *E. grandis* x *E. urophylla*.

Clones "elite"		Origem	
Identificação	Código	Local de selecao	População sob seleção
1	CO41H	Luiz Antônio-SP	AR4-M7-1 - Aracruz
2	TC31H	Mogi-Guaçu-SP	H13 - Champion
3	VR3748H	Jacareí-SP	Pomar Híbrido - Ripasa
4	C389H	Altinópolis-SP	Híbrido espontâneo de <i>E. grandis</i>

Estes clones foram inter cruzados, obtendo-se os seis cruzamentos  $F_1$  e cinco das seis combinações de recíprocos possíveis. Estes mesmos clones foram autofecundados obtendo-se a geração  $S_1$ , perfazendo ao todo 19 tratamentos. Os ensaios foram instalados em um delineamento de blocos casualizados, em duas localidades (Itapetininga, SP e Serra Branca, PB). Foram utilizadas seis repetições com dez plantas por parcela. Em 2005, dados fenotípicos foram tomados ao nível de plantas individuais, com idade de 36 meses, para os seguintes caracteres: altura de planta (ALT), diâmetro à altura do peito (DAP), volume de madeira (VOL) e incremento médio anual (IMA). Esses clones são propriedade da empresa Fibria Celulose S.A.

Os dados foram submetidos à análise de variância em duas etapas, considerando a estrutura experimental e posteriormente o delineamento genético. Para a primeira parte da análise considerou-se o modelo:

$$Y_{ijklm} = \mu + a_i + b_{j(i)} + c_k + t_{l(k)} + (at)_{il} + e_{jl(i)} + d_{ijlm'} \quad (1)$$

em que,

$Y_{ijklm}$ : é observacao fenotípica obtida na planta  $m$ , do tratamento  $l$ , no bloco  $j$  e no ambiente  $i$ ;  
 $\mu$ : é uma constante inerente a todas as observações (média geral);

$a_i$ : é o efeito do ambiente  $i$  ( $i = 1; 2$ );

$b_{j(i)}$ : é o efeito do bloco  $j$  dentro do ambiente  $i$ ;

$c_k$ : é o efeito do grupo  $k$  de tratamentos, sendo  $k = 1$  para os genitores,  $k = 2$  para os cruzamentos  $F_1$ ,  $k = 3$  para os recíprocos e  $k = 4$  para as gerações  $S_1$ ;

$(at)_{il}$ : é a interação do tratamento  $l$  com o ambiente  $i$ ;

$e_{jl(i)}$ : é o erro experimental relativo à parcela  $jl$  no ambiente  $i$  e  $e \sim N(0, \sigma^2)$ ; e

$d_{ijlm}$ : é o erro experimental relativo à planta  $m$  do tratamento  $l$  no bloco  $j$  do ambiente  $i$  e  $d \sim N(0, \sigma^2)$ .

Com a finalidade de obter informações úteis para o melhoramento, as médias dos genótipos foram comparadas por meio de contrastes estabelecidas a priori (SEARLE, 1997). A Tabela 2 fornece os elementos explicativos dos contrastes.

Na Tabela 2 o contraste CT1 quantifica o efeito médio de cruzamentos recíprocos; CT2 mede a heterose média, CT3 a depressão endogâmica média relativamente aos clones genitores. A significância de cada contraste foi verificada pelo teste  $t$  bilateral de Student conforme exposto por Pimentel-Gomes (2009). Na segunda etapa da análise de variância, excluíram-se os tratamentos dos materiais  $S_1$  para realizar análise dialélica conforme proposto por Griffing (1956), método I, que é específica para dialelos com  $n^2$  combinações dos  $n$  clones. Cruz et al. (2004), demonstram os procedimentos para a análise dos dados com essa estrutura. Foram feitas adaptações ao método para adequar o modelo às condições experimentais e a fim de explorar os dados mais eficientemente (dois ambientes e dez observações por parcela). Dessa maneira, o modelo 1 foi estendido incorporando-se os efeitos genéticos, conforme segue, excluindo os dados de  $S_1$  ( $k = 4$ ).

$$t_l = g_n + g_{n'} + s_{nn'} + r_{nn'} \quad (2)$$

$$(at)_{il} = (ag)_{in} + (ag)_{in'} + (as)_{inn'} + (ar)_{inn'} \quad (3)$$

Neste desdobramento,  $g_n$  e  $g_{n'}$  são os efeitos de capacidade geral de combinação dos genitores  $n$  e  $n'$ , respectivamente  $s_{nn'}$  é o efeito da capa-

**Tabela 2.** Estrutura dos contrastes investigados, coeficientes médios dos grupos.

**Table 2.** Structure of the investigated contrasts; mean group coefficients.

Contrastes	Coeficientes das médias dos grupos			
	Genitores (1)	F1's (2)	Recíprocos (3)	S <sub>1</sub> 's (4)
CT <sub>1</sub>	0	1	-1	0
CT <sub>2</sub>	-1	1/2	1/2	0
CT <sub>3</sub>	1	0	0	-1

cidade específica entre os genitores  $n$  e  $n'$  e  $r_{nn}$ , o efeito de cruzamentos recíprocos. A expressão 3 contém os efeitos da interação dos efeitos da expressão 2 com os ambientes. Nestas expressões  $i = 1; 2$  e  $n$  (e  $n'$ ) igual a 1, 2, 3, 4.

Por se tratar de um dialélico incompleto, devido à falta de um cruzamento recíproco, as estimativas dos efeitos foram obtidas resolvendo-se o sistema de equações normais com as restrições  $\sum_n \hat{g}_n = 0, \sum_{n,n} \hat{r}_{nn} = 0$ , para todo  $n$ , bem como  $\hat{r}_{mm} = -\hat{r}_{mm}$  (VENCOSKY; BARRIGA, 1992). A significância dessas estimativas, em relação à zero, foi verificada pelo teste  $t$  bilateral de Student, sendo suas variâncias obtidas conforme apresentado por Cruz et al. (2004).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

As médias gerais dos materiais genéticos, para os quatro caracteres avaliados, estão mostradas na Tabela 3.

A respectiva análise preliminar da variância é dada na Tabela 4.

Os genitores diferiram em relação ao IMA e ao VOL (Tabela 4), foram homogêneos em relação à altura da planta e ligeiramente heterogêneos quanto ao DAP. Uma vez que os genitores são originários a partir de procedências distintas (Tabela 1), diferenças fenotípicas são esperadas e foram observadas para as caracteres IMA, VOL e DAP.

**Tabela 3.** Médias gerais de tratamentos (Clones, Híbridos, Recíprocos e  $S_1$ ) para os quatro caracteres avaliados (altura da planta - ALT, diâmetro à altura do peito - DAP, incremento médio anual - IMA e volume da madeira - VOL). Clones de *E. grandis* x *E. urophylla*.

**Table 3.** Overall averages of treatments (Clones, Hybrids, and Reciprocal  $S_1$ ) for the four traits; (plant height - ALT, diameter at breast height - DAP; mean annual increment - IMA and the timber volume - VOL). Clones of *E. grandis* x *E. urophylla*.

Caracteres	Genitor masculino/feminino	1	2	3	4	$S_1$
ALT (m)	1	17,718	16,569	14,875	16,868	13,449
	2	17,219	17,455	*	14,106	12,013
	3	15,008	12,797	16,942	14,268	13,965
	4	14,963	13,715	15,845	17,736	13,002
DAP (cm)	1	12,844	12,254	10,513	12,42	9,587
	2	12,688	12,627	*	10,731	8,167
	3	10,360	9,474	11,711	10,338	9,788
	4	10,809	10,011	11,626	12,461	9,139
IMA (m <sup>3</sup> /ha/ano)	1	59,679	54,061	39,323	56,846	30,128
	2	57,859	56,129	*	41,760	22,582
	3	36,803	31,823	48,482	39,483	36,781
	4	41,584	35,608	48,933	56,551	33,231
VOL (m <sup>3</sup> )	1	0,1074	0,0972	0,0707	0,0542	0,0542
	2	0,1041	0,1010	*	0,0406	0,0406
	3	0,0662	0,0572	0,0872	0,0662	0,0662
	4	0,0748	0,0641	0,088	0,0598	0,0598

\*Essa combinação não estava presente nos experimentos.

**Tabela 4.** Análise de variância com desdobramento de tratamentos entre os "grupos" (Híbridos, Recíprocos,  $S_1$ ) para os quatro caracteres avaliados (altura de plantas - ALT, diâmetro a altura do peito - DAP, incremento médio anual - IMA e volume de madeira - VOL). Clones de *E. grandis* x *E. urophylla*.

**Table 4.** Analysis of variance with treatment split between "groups" (Hybrids, Reciprocal,  $S_1$ ) for the four characters evaluated, plant height - ALT, diameter at breast height - DAP, mean annual increment (IMA) and volume timber - VOL). Clones of *E. grandis* x *E. urophylla*.

F.V	G.L	ALT		DAP		IMA		VOL	
		Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor
Ambientes	1	175,23	<0,01	27,76	0,13	25616,00	<0,01	0,0837	<0,01
Repetições/Ambientes	10	30,55	-	5,86	-	1027,00	-	0,0033	-
Grupos	3	1509,42	<0,01	836,93	<0,01	478940,00	<0,01	0,1553	<0,01
Tratamentos/Grupos	15	150,80	<0,01	95,46	<0,01	6995,00	<0,01	0,0227	<0,01
Híbridos	6	243,74	<0,01	131,20	<0,01	8881,00	<0,01	0,0289	<0,01
Recíprocos	5	193,28	<0,01	132,37	<0,01	9896,00	<0,01	0,0320	<0,01
$S_1$	3	74,34	0,02	53,86	0,02	4385,00	<0,01	0,0142	<0,01
Clones	3	15,74	0,54	28,28	0,08	2590,00	0,02	0,0084	0,02
Ambientes x Tratamentos	17	43,97	<0,01	18,25	0,10	1970,00	<0,01	0,0064	<0,01
Erro	175	22,00	-	12,25	-	735,00	-	0,0024	-
Dentro	1932	14,85		8,28		453,71		0,015	
Médias		15,185		10,924		13,560		0,078	
$Cv_g$ (%)		30,9		32,0		62,6		128,2	

Em todos os caracteres a estimativa do contraste genitores *vs*  $S_1$  foi negativa, ou seja, a média dos genitores é significativamente maior que a média da geração  $S_1$ , um indicativo da presença de depressão por endogamia. O fenômeno da depressão endogâmica também pode ser visto examinando-se as médias da Tabela 3. Também, os efeitos de cruzamentos recíprocos foram insignificantes, em termos médios, pela existência de estimativas positivas e negativas (Tabela 5).

Na Tabela 5 nota-se, também, que houve indicação de heterose (contraste CT2) apenas para o IMA e o VOL. A depressão endogâmica em termos médios, por sua vez, foi muito pronunciada em todos os caracteres (contraste CT3). Tal resultado é esperado, tendo em vista a natureza provavelmente muito heterozigótica dos genitores e da existência de efeitos de dominância. Altas taxas de heterozigosidade têm sido relatadas em eucalipto (ODA et al., 1989; ALVES et al., 2009; BISON et al., 2009).

Em relação à heterose manifestada em cruzamentos interclonais, os dados indicam não ser possível ter conclusões generalizadas. Al-

guns trabalhos envolvendo clones híbridos de *Eucalyptus* têm citado diferenças na constatação da heterose. Assis (2000) mostrou que, para a densidade da madeira, a variância de dominância tem menor importância na manifestação desse caráter. Entretanto, Bison et al. (2007), observaram que a heterose média para CAP foi de 38,7%. Os dados da literatura estão em concordância com os do presente trabalho, ou seja, a heterose pode se manifestar para certos caracteres, mas não de forma generalizada.

Os cruzamentos dialélicos possuem a vantagem de permitir identificar boas combinações híbridas e fazer inferências sobre a capacidade de combinação dos genitores envolvidos nos cruzamentos (CRUZ et al., 2004). Para a análise da variância complementar (Tabela 6) verifica-se pronunciada significância dos testes *F* relativos à capacidade geral de combinação (CGC) e específica de combinação (CEC). Pode-se observar que os genitores, apesar de ser um grupo relativamente homogêneo no comportamento *per se*, em relação à altura das plantas e ao DAP (Tabela 6), não mostraram homogeneidade para a CGC.

**Tabela 5.** Estimativas dos contrastes, indicativos de depressão endogâmica (CT3), efeitos recíprocos (CT1) e de heterose (CT2), para os quatro caracteres avaliados (altura de plantas - ALT, diâmetro a altura do peito - DAP, incremento médio anual - IMA e volume de madeira - VOL). Clones de *E. grandis* x *E. urophylla*.

**Table 5.** Estimates of contrasts, indicative of inbreeding depression (CT3), reciprocal effects (CT1) and heterosis (CT2), for the four traits (plant height - ALT, diameter at breast height - DAP, mean annual increment - IMA and timber volume - VOL). Clones of *E. grandis* x *E. urophylla*.

Contraste	ALT		DAP		IMA		VOL	
	Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor
CT3: $S_1$ vs Genitor	-7,20	<0,01	-3,39	<0,01	-35,48	<0,01	-0,06	<0,01
CT1: Híbridos vs Recíprocos	-2,26	0,19	-0,34	0,79	-9,42	0,32	-0,02	0,32
CT2: F1 vs Genitores	1,93	0,26	1,38	0,27	17,26	0,07	0,03	0,07

**Tabela 6.** Análise de variância complementar enfocando a capacidade geral (CGC), específica (CEC) e efeitos recíprocos (REC) pelo método de Griffing modelo I, para os quatro caracteres avaliados (altura de planta - ALT, diâmetro a altura do peito - DAP, incremento médio anual - IMA e volume da madeira - VOL). Clones de *E. grandis* x *E. urophylla*.

**Table 6.** Analysis of variance supplement focusing on the general combining ability (GCA); specific combining ability (SCA) and reciprocal effects (REC) by the method of Griffing model I for the four traits (plant height - ALT, diameter at breast height - DAP, mean annual increment (IMA) and the timber volume - VOL). Clones of *E. grandis* x *E. urophylla*.

F.V	G.L	ALT		DAP		IMA		VOL	
		Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor	Q.M.	p-valor
Ambientes	1	206,74	<0,01	24,22	0,17	26935,50	<0,01	0,0879	<0,01
Repetições/Ambientes	10	23,91	-	7,62	-	1053,64	-	0,0034	<0,01
Tratamentos	14	294,87	<0,01	146,14	<0,01	10240,50	<0,01	0,0332	<0,01
CGC	3	190,18	<0,01	146,88	<0,01	10994179,00	<0,01	0,0357	<0,01
CEC	6	528,04	<0,01	218,68	<0,01	14722862,00	<0,01	0,0478	<0,01
REC	5	79,58	<0,01	59,07	<0,01	4517718,00	<0,01	0,0146	<0,01
Ambientes x Tratamentos	14	44,24	0,03	18,76	0,13	1925,29	<0,01	0,0062	<0,01
CGC x Locais	3	75,54	0,02	51,28	<0,01	5329,51	<0,01	0,0173	<0,01
CEC x Locais	6	60,30	0,02	17,60	0,23	1740,51	0,05	0,0056	0,05
REC x Locais	5	7,34	0,9	2,08	0,98	270,18	0,89	0,0009	0,89
Erro	140	22,87		12,80		796,12		0,0026	
Dentro	1575	12,88		7,32		429,95		0,0014	

A capacidade geral de combinação de um genitor é decorrente do desvio de seu desempenho médio em combinações híbridas. Quando existe predominância de CGC, isso indica que no controle do caráter há predominância dos efeitos aditivos. Já a CEC é estimada como desvio do comportamento em relação ao que seria esperado com base nas CGC's dos genitores. Assim, ela avalia a contribuição dos efeitos não aditivos, de dominância ou epistasia, na expressão dos caracteres (CRUZ et al., 2004; BISON et al., 2009).

Embora as diferenças fossem significativas em todos os casos, o quadrado médio da CEC foi consistentemente maior que a dos demais efeitos (CGC e REC). Destaca-se a significância do quadrado médio da CEC para o caráter IMA. No desdobramento da interação entre tratamentos e ambientes, por outro lado, os efeitos da interação capacidade geral x ambientes foram sempre maiores em magnitude que os demais efeitos. A fonte de variação da interação entre CGC e ambientes foi consistentemente significativa para os caracteres avaliados.

Pelas estimativas dos efeitos (Tabela 7), verifica-se que o genitor 1 apresentou a maior con-

tribuição positiva de capacidade geral para todos os caracteres, enquanto o genitor 3 apresentou a menor contribuição. Observando-se as estimativas de capacidade específica ( $s_{nn}$ ) verifica-se que as maiores estimativas são justamente as dos genitores em desempenho per se (quando  $n = n$ ), sendo o genitor 3 de maior efeito. O híbrido que apresentou a maior estimativa positiva foi o observado entre os genitores 1 e 2, para todos os caracteres. As médias desse cruzamento também indicaram essa tendência (Tabela 3).

Quanto aos efeitos recíprocos pode-se observar que algumas combinações híbridas apresentaram comportamentos não consistentes nos caracteres avaliados, ou seja, apresentam estimativas significativas em um caráter enquanto em outros são não significativas (a exemplo de  $r_{14}$  e  $r_{23}$ ). Outras combinações, entretanto, apresentam sistematicamente estimativas de efeito recíproco não significativo. Assim, nesse caso, independentemente do genitor usado como genitor masculino ou feminino o cruzamento apresenta desempenho equivalente. Neste caso a estimativa da CEC é útil na indicação das melhores

**Tabela 7.** Estimativas dos efeitos de capacidade geral ( $\hat{g}_n$ ), de capacidade específica ( $\hat{s}_{nn}$ ) e efeitos recíprocos ( $\hat{r}_{mn}$ ) da análise dialélica para os quatro caracteres avaliados (altura de planta - ALT, diâmetro a altura do peito -DAP, incremento médio anual - IMA e volume da madeira - VOL). Média dos dois ambientes. *E. grandis* x *E. urophylla*.

**Table 7.** Estimated effects of general ability (gns), the specific capacity (SNN `s) and reciprocal effects (rnn `s) Diallel analysis for the four traits (plant height - ALT, diameter at breast height -DAP, mean annual increment - IMA and the timber volume - VOL). Average of the two environments. *E. grandis* x *E. urophylla*.

	ALT			DAP			IMA			VOL		
	est*	s(̂m)	p-valor***	est	s(̂m)	p-valor	est	s(̂m)	p-valor	est	s(̂m)	p-valor
$\hat{g}_1$	0,65	0,11	<0,01	0,47	0,08	<0,01	3,92	0,62	0,01	0,0070	0,0011	<0,01
$\hat{g}_2$	-0,13	0,11	0,14	0,07	0,08	0,22	0,36	0,62	0,41	0,0006	0,0011	0,28
$\hat{g}_3$	-0,047	0,11	<0,01	-0,53	0,08	<0,01	-4,71	0,62	<0,01	-0,0085	0,0011	<0,01
$\hat{g}_4$	-0,05	0,11	0,33	-0,01	0,08	0,47	0,44	0,62	0,39	0,0008	0,0011	0,23
$\hat{s}_{11}$	0,64	0,26	0,03	0,51	0,19	0,02	4,96	1,52	0,95	0,0090	0,0027	<0,01
$\hat{s}_{12}$	0,71	0,19	<0,01	0,58	0,14	<0,01	4,93	1,13	0,71	0,0089	0,0020	<0,01
$\hat{s}_{13}$	-0,91	0,19	<0,01	-0,86	0,14	<0,01	-7,94	1,13	0,80	-0,0143	0,0020	<0,01
$\hat{s}_{14}$	-0,44	0,19	0,03	-0,23	0,14	0,08	-1,94	1,13	0,59	-0,0035	0,0020	0,04
$\hat{s}_{22}$	2,17	0,26	<0,01	1,21	0,19	<0,01	8,94	1,52	1,00	0,0161	0,0027	<0,01
$\hat{s}_{23}$	-1,33	0,19	<0,01	-0,77	0,14	<0,01	-5,12	1,13	0,72	-0,0092	0,0020	<0,01
$\hat{s}_{24}$	-1,55	0,19	<0,01	-1,03	0,14	<0,01	-8,75	1,13	0,82	-0,0157	0,0020	<0,01
$\hat{s}_{33}$	2,32	0,26	<0,01	1,46	0,19	<0,01	11,28	1,52	1,00	0,0203	0,0027	<0,01
$\hat{s}_{34}$	-0,08	0,19	0,37	0,17	0,14	0,15	1,78	1,13	0,58	0,0032	0,0020	0,06
$\hat{s}_{44}$	2,08	0,26	<0,01	1,09	0,19	<0,01	8,91	1,52	1,00	0,0161	0,0027	<0,01
$\hat{r}_{12}$	0,34	0,24	0,14	0,23	0,18	0,15	2,04	1,43	0,73	0,0037	0,0026	0,08
$\hat{r}_{13}$	0,07	0,24	0,42	-0,08	0,18	0,37	-1,26	1,43	0,65	-0,0023	0,0026	0,19
$\hat{r}_{14}$	-0,95	0,24	<0,01	-0,81	0,18	<0,01	-7,63	1,43	0,98	-0,0137	0,0026	<0,01
$\hat{r}_{23}$	-3,15	0,24	<0,01	-2,05	0,18	<0,01	-16,24	1,43	1,00	-0,0293	0,0026	<0,01
$\hat{r}_{24}$	-0,20	0,24	0,27	-0,36	0,18	0,05	-3,84	1,43	0,82	-0,0056	0,0026	0,02
$\hat{r}_{34}$	0,78	0,24	0,01	0,64	0,18	<0,01	4,69	1,43	0,91	0,0084	0,0026	<0,01

\*est: estimativa do efeito, \*\*  $\hat{s}(m)$ : erro padrão da respectiva estimativa, \*\*\* p-valor: probabilidade relativa ao teste t sob hipótese de nulidade.

combinações híbridas e na escolha do genitor, não importando se este entrará como genitor masculino ou feminino no cruzamento a ser realizado (Tabela 7).

Considerando a estimativa dos efeitos de CGC por ambiente, para os caracteres altura e IMA, apesar de não haver concordância nas magnitudes dos efeitos entre os ambientes, os efeitos foram não significativamente diferentes de zero pelo teste *t*. Desse modo, apesar da significância dos efeitos de CGC x Ambientes, os dados mostram que essa interação foi do tipo simples, pois o ordenamento dos clones quanto à CGC, não é grandemente alterado para a ALT e o IMA, comparando-se os dois ambientes (Tabela 8).

Em resumo, o dialelo indicou a presença de efeitos aditivos na expressão dos caracteres. A ocorrência de efeitos aditivos na expressão de caracteres de *Eucalyptus* é comum na literatura (PAULA et al, 1996; AGUIAR et al., 2007). O dialelo indicou também a existência de efeitos não aditivos. A presença de dominância também tem sido relatada (BISON et al., 2009; AGUIAR et al., 2007). É interessante salientar

que, para culturas como os eucaliptos, a existência de efeitos de dominância pode ser utilizada na seleção clonal numa população sob melhoramento, maximizando, dessa forma, os ganhos genéticos por capitalizar a variância genética total (RESENDE; BARBOSA, 2005).

Em uma condição em que os cruzamentos dialélicos não são realizados ou são inviáveis, pode-se perguntar quanto de informação útil está contida no comportamento dos clones *per se* e seu potencial em cruzamentos?

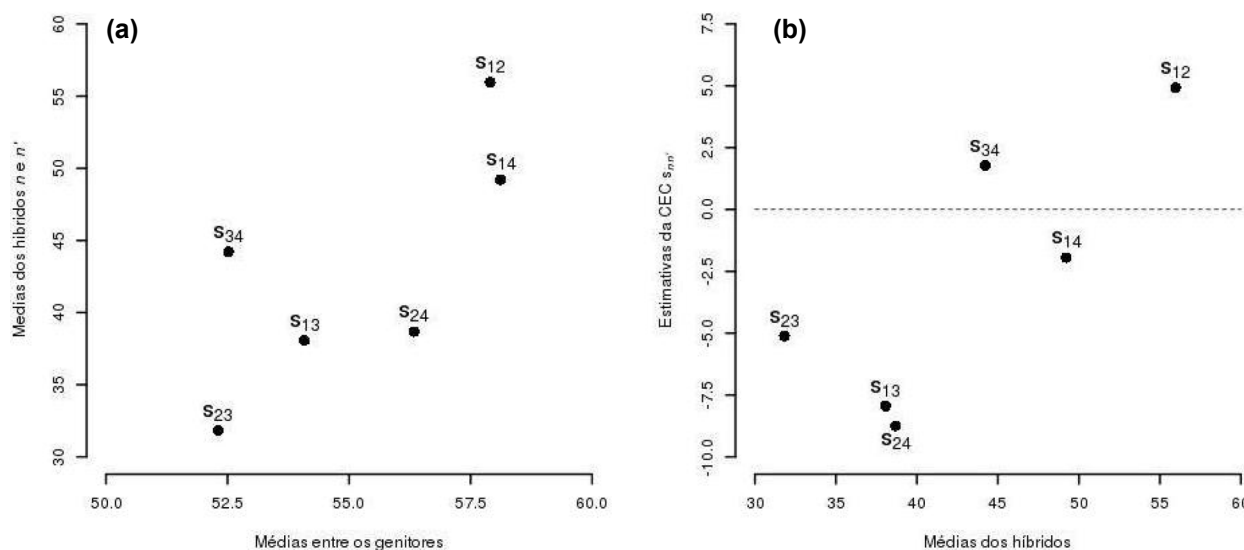
A título de ilustração, construíram-se gráficos de associação entre as médias dos híbridos  $F_{1,ii}$  e as médias dos respectivos genitores  $n$  e  $n'$  envolvidos nos cruzamentos (Figuras 1 e 2). Pode-se observar uma tendência, de que quanto maiores às médias dos genitores envolvidos, maiores as médias dos respectivos híbridos, um indicativo da ação aditiva dos efeitos. Isso sugere que se pode utilizar a exploração desses efeitos por métodos intrapopulacionais, como: seleção massal, seleção recorrente de progênies de polinização aberta, irmãos completos e endogâmicas como proposto por Bordallo et al. (2005) (Figura 1A e 1B).

**Tabela 8.** Estimativas dos efeitos de capacidade geral ( $\hat{g}$ ) da análise dialélica por ambiente, para a altura de planta (ALT) e o incremento médio anual (IMA). Clones de *E. grandis* x *E. urophylla*.

**Table 8.** Estimates of the effects of general ability ( $\hat{g}$ ) diallel analysis by the environment, the plant height (ALT) and mean annual increment (IMA). Clones of *E. grandis* x *E. urophylla*.

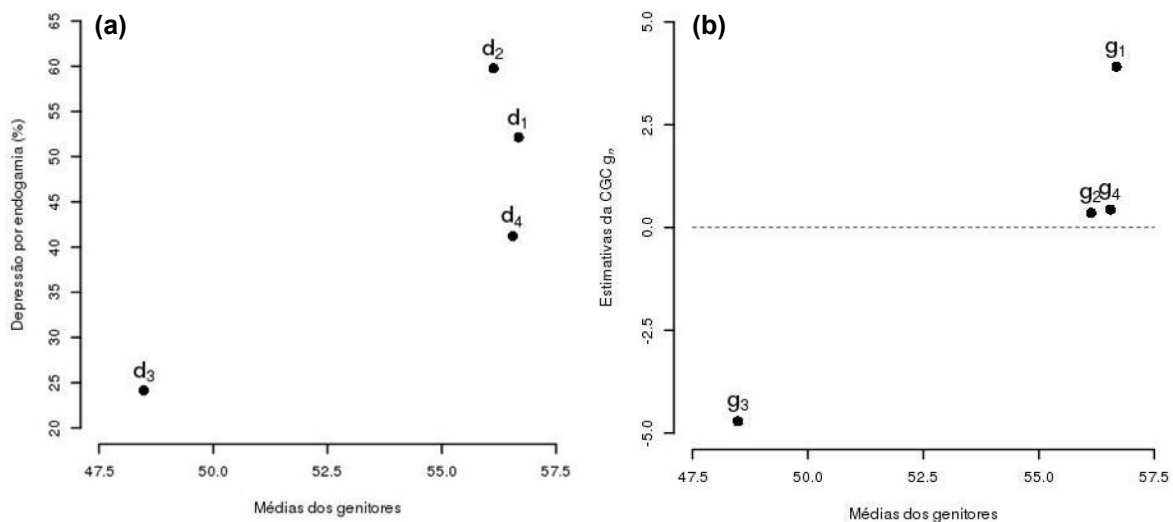
	ALT				IMA			
	Ambiente 1		Ambiente 2		Ambiente 1		Ambiente 2	
	est*	p-valor**	est	p-valor	est	p-valor	est	p-valor
$\sigma_{C_1}$	0,98	<0,01	0,31	0,20	6,68	0,99	1,12	0,68
$\sigma_{C_2}$	-0,01	0,49	-0,25	0,24	1,46	0,73	-0,83	0,64
$\sigma_{C_3}$	-0,70	0,03	-0,22	0,27	-6,67	0,99	-2,68	0,87
$\sigma_{C_4}$	-0,27	0,23	0,17	0,32	-1,47	0,73	2,39	0,84

\*est: estimativa do efeito. \*\* p-valor: probabilidade relativa ao teste *t* sob hipótese de nulidade.



**Figura 1.** Associação entre as médias dos pares de genitores e as dos respectivos cruzamentos (A) e entre as médias dos cruzamentos e as respectivas estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) (B). Caráter IMA, *E. grandis* x *E. urophylla*, 2005.

**Figure 1.** Relationship between the pair of mean of genitors and the cross between them (A) and between cross mean and estimate of specific combination abilities (CEC) (B). Trait IMA, *E. grandis* x *E. urophylla*.



**Figura 2.** Associação entre as médias dos pares de genitores e as depressões por endogâmicas dos respectivos F2 (A) e entre as médias de cada genitor e as respectivas estimativas de capacidade geral de combinação (B). Caráter IMA. *E. grandis* x *E. urophylla*, 2005.

**Figure 2.** Relationship between the pair average of the genitors and endogamic depression in F2 generation (A) and between means of each genitor and respective estimate of general combination abilities (B) Trait IMA. *E. grandis* x *E. urophylla*, 2005.

Na associação das médias dos híbridos e as estimativas de capacidade específica, da mesma forma, pode-se notar uma tendência de que quanto maiores às médias dos híbridos maiores as estimativas das capacidades específicas (Figura 1B). Da mesma forma, fazendo-se a correspondência entre as médias dos respectivos genitores e o percentual de “decréscimo” de desempenho na geração  $S_1$  (depressão por endogamia) pode-se observar que os genitores de melhor desempenho apresentam maiores reduções percentuais de desempenho na geração  $S_1$  (Figura 2A). Outra relação que vale destacar é que os genitores que apresentaram maiores desempenhos *per se* foram os que apresentaram as maiores estimativas de capacidade geral em cruzamentos (Figura 2B).

## CONCLUSÕES

Os clones (1 e 4) diferem quanto à CGC, apesar de serem relativamente semelhantes para dois dos quatro caracteres avaliados (Altura e IMA);

A depressão endogâmica, decorrente da autofecundação dos clones, foi pronunciada em todos os caracteres;

A heterose manifestou-se pronunciada em alguns cruzamentos;

Os efeitos recíprocos constituíram elementos não desprezíveis em certos cruzamentos. Esse fato deve ser considerado pelo melhorista;

A interação dos efeitos genéticos com ambientes não se apresentaram como empecilho para a seleção dos materiais superiores. Pois esta não

afeta o ordenamento dos materiais avaliados; e

As médias de clones parentais avaliado neste trabalho podem ser usadas como indicadores aproximados do comportamento dos respectivos cruzamentos, caso os dialelos não estejam disponíveis ou sejam inviáveis, do ponto de vista prático.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAF. Anuário estatístico da associação brasileira dos produtores das florestas plantadas: Ano base 2010. Brasília, p. 27, 2012.

AGUIAR, M.S.; FERREIRA, D.F.; AGUIAR, A. M.; BISON, O.; REZENDE, G. D. S. P.; GRATTAPAGLIA, D. Potencial de híbridos entre clones-elite de eucalipto por meio de marcadores microssatélites. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 42, n. 7, p. 1007–1012, 2007.

ALVES, P.F.; SILVA, J.M.; PAULA, D.R.; MENDES, H.S.J.; SILVA, C.L.S.P.; FREITAS, M.L.T.; SEBBENN, A.M.; MORAES, M.L.T. Diversidade genética e sistema de reprodução em uma população base de *Eucalyptus Camaldulensis* dehn. procedente de Katherine river, Australia. *Revista do Instituto florestal*, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 169–179, 2009.

ARAUJO, E. S. N. N.; GIMENES, M. A.; LOPES, C. R. Phylogenetic relationships among genera *Eucalyptus* and *Corymbia* species based on rDNA internal transcribed spacer sequences. *Scientia forestalis*, v. 62, p. 75–85, 2002.



- ASSIS, F. T. Cultura do eucalipto: melhoramento genético do eucalipto. **Informe Agropecuário**: Belo Horizonte, v. 12, n. 41, p. 36-46, set. 1986.
- ASSIS T. F. Production and use of *Eucalyptus* hybrids for industrial purposes. In: HYBRID BREEDING AND GENETICS OF FOREST TREES. QFRI/CRC-SPF SYMPOSIUM 2000. Queensland. **Proceedings...** Queensland: Department of Primary Industries, 2000. p. 63-74.
- BISON, O.; RAMALHO, M. A. P.; REZENDE, G. D. S. P.; AGUIAR, A. M.; RESENDE, M. D. V. Combining ability of elite clones of eucalyptus grandis and eucalyptus urophylla with *Eucalyptus* globulus. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 30, p. 417-422, 2007.
- BISON, O.; RAMALHO, M. A. P.; REZENDE, G. D. S. P.; AGUIAR, A. M.; RESENDE, M. D. V. Dialelo parcial entre clones de *Eucalyptus camaldulensis* e clones de *E. urophylla*, *E. grandis* e *E. saligna*. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 33, n. 3, p. 395-402, 2009.
- BORDALLO, P. N.; PEREIRA, M. G.; JÚNIOR, A. T. A.; GABRIEL, A. P. C. Análise dialélica de genótipos de milho doce e comum para caracteres agronômicos e proteína total. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 23, n. 1, p. 123-127, 2005.
- BROOKER, M. I. H.; KLEINIG, D. A. **Field Guide to Eucalyptus**. 3. ed. Melbourne: Bloomings Books Pty Ltd, 2006. v. 1. 356 p.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**. 3.ed. Viçosa: UFRV, 2004. v. 1. 480 p.
- ESMAIL, R. M. Genetic analysis of yield and its contributing traits in two intra-specific cotton crosses. **Journal of Applied Science Research**, Ma'an, v. 3, p. 2075-2080, 2007.
- FOELKEL, C. As plantações de florestas no Brasil. In: BOREM, A. (Ed.). **Biotecnologia Florestal**. Viçosa: Suprema Gráfica e Editora, 2007. p. 13-24.
- GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Science**, East Melbourne, v. 9, p. 463-493, 1956.
- MARTINS, F. C. G.; IKEMORI, Y. K. Produção de híbridos de eucalipto na aracruz. In: REUNIÃO SOBRE TÉCNICAS PARA PRODUÇÃO DE HÍBRIDOS. Piracicaba, 1987. **Anais...** Piracicaba: IPEF, 1987. p. 48-62.
- ODA, S.; MENCK, A. L.; VENCOVSKY, R. Problemas no melhoramento genético clássico do eucalipto em função da alta intensidade de seleção. **IPEF**, n. 41/42, p. 8-17, 1989.
- PAULA, R. C.; BORGES, R. C. G.; BARROS, N. F.; PIRES, I. E.; CRUZ, C. D. Estimativas de parâmetros genéticos em famílias de meios-irmãos de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. II. Eficiência de utilização de nutrientes. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 20, n. 4, p. 483-493, 1996.
- PIMENTEL-GOMES, F. **Curso de Estatística Experimental**. 15.ed. Piracicaba: FEALQ, 2009. 451 p.
- RESENDE, M. D. V.; BARBOSA, M. H. P. **Melhoramento genético de plantas de propagação assexuada**. Colombo: Embrapa Florestas, 2005. 130 p.
- SAMPAIO, P. T. B.; RESENDE, M. D. V.; ARAUJO, A. J. Estimativas de parâmetros genéticos e métodos de seleção para o melhoramento genético de *Pinus Caribaea* var. *hondurensis*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 11, p. 2243-2253, 2000.
- SEARLE, S. R. **Linear Models**. New York: Wiley e Sons, 1997. 560 p.
- UDOVIC, F.; MCFADDEN, G.; LADIGES, P. Y. Phylogeny of eucalyptus and angophora based on 5s rDNA spacer sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Amsterdam, v. 4, p. 247-256, 1995.
- VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética Biométrica no Fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: SBG, 1992. 480 p.
- VIANA, J. M. S.; PINA-MATTA, F. Analysis of general and specific combining abilities of popcorn populations, including selfed parents. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 26, p. 465-471, 2003.

Recebido em 19/02/2013

Aceito para publicação em 30/09/2013

