

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel
Programa de Pós-Graduação em Agronomia



Tese

**Avaliação de caracteres quantitativos através da análise dialélica e
mapeamento de QTLs em milho**

Carlos Busanello

Pelotas - Rio Grande do Sul - Brasil, 2016.

Carlos Busanello

**Avaliação de caracteres quantitativos através da análise dialélica e
mapeamento de QTLs em milho**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências (área do conhecimento: Fitomelhoramento).

Orientador: Dr. Antonio Costa de Oliveira – FAEM/UFPeI

Co-orientadores: Dr. Luciano Carlos da Maia – FAEM/UFPeI

Dr. Velci Queiróz de Souza – Unipampa

Pelotas - Rio Grande do Sul - Brasil, 2016.

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

B976a Busanello, Carlos

Avaliação de caracteres quantitativos através da análise dialélica e mapeamento de QTLs em milho / Carlos Busanello ; Antonio Costa de Oliveira, orientador ; Luciano Carlos da Maia, Velci Queiróz de Souza, coorientadores. — Pelotas, 2016.

151 f. : il.

Tese (Doutorado) — Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, 2016.

1. Zea mays L.. 2. Componentes do rendimento. 3. Arquitetura radicular. 4. Locos de características quantitativas. I. Oliveira, Antonio Costa de, orient. II. Maia, Luciano Carlos da, coorient. III. Souza, Velci Queiróz de, coorient. IV. Título.

CDD : 633.15

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Antonio Costa de Oliveira - FAEM/UFPeI (presidente)

Prof. Dr. José Fernandes Barbosa Neto - Dep. de plantas de lavoura - UFRGS

Prof. Dr. Luciano Carlos da Maia - FAEM/UFPeI

Pesq. Dr. Maurício Marini Köpp - Embrapa Pecuária Sul

Agradecimentos

A Deus, pela vida, proteção e bênçãos, por tem me guiado tão longe e em todos os momentos e me provido de saúde e fé.

Aos meus pais Deoner e Elsa e minha irmã Raquel que incondicionalmente me apoiam e compreendem a minha ausência, pelo amor, incentivo e confiança. Ao meu querido tio Atayde pelas palavras de apoio e exemplo de vida e perseverança.

A minha amada namorada e colega Vívian e sua família pelo convívio, compreensão e ajuda em todos os momentos desta caminhada.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Agronomia, em especial ao Centro de Genômica e Fitomelhoramento, PhD Antonio Costa de Oliveira meu orientador, ao Prof. Dr. Luciano e a Prof. Dr^a. Camila pela orientação, compreensão e apoio para finalizar este trabalho.

A empresa KSP Sementes Ltda., na pessoa do Dr. Valmor Antonio Konflanz pelas linhagens de milho utilizadas no trabalho, e aporte na condução dos trabalhos de campo.

A Universidade Federal de Pelotas e ao Programa de Pós-graduação em Agronomia/FAEM pela oportunidade de realização do curso de doutorado

A *Università di Bologna* pela possibilidade de realizar o doutorado sanduíche, em especial aos professores Roberto Tuberosa e Silvio Salvi e aos colegas Riccardo Bovina e Silvia Giuliani pelas inesquecíveis experiências, oportunidades e apoio.

À CAPES pelo financiamento da bolsa de doutorado e de doutorado sanduíche.

A todos os professores, profissionais e amigos e aos colegas do Centro de Genômica e Fitomelhoramento que colaboraram em minha caminhada acadêmica.

E a todos os outros não mencionados, mas que de alguma forma foram fundamentais e contribuíram para a realização deste trabalho.

A todos vocês, os meus sinceros agradecimentos.

Resumo

BUSANELLO, Carlos. **Avaliação de caracteres quantitativos através da análise dialélica e mapeamento de QTLs em milho**. 2016. 150p. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

O conhecimento da capacidade geral de combinação-CGC e capacidade específica de combinação-CEC são fundamentais para conhecer as melhores combinações em um grupo de linhagens elite de milho para um programa de melhoramento. Para identificar estas relações foi utilizado um grupo de 10 linhagens cruzadas entre si em um delineamento dialélico incluindo os recíprocos, totalizando 90 híbridos. Estes híbridos foram testados em três ambientes, Pato Branco-PR, Campos Novos-SC e Frederico Westphalen-RS representando a região Sul do Brasil na safra agrícola 2012/2013. Os efeitos aditivos foram mais importantes que os efeitos não aditivos para a variação dos híbridos. O genitor 6 foi o que apresentou a maior estimativa do efeito da CGC, com alelos favoráveis ao incremento de peso de espiga e peso de grão. Para estas mesmas características, levando em consideração a CEC, a hibridação envolvendo os genitores 1x2 promoveu aumento no ambiente 1, e a hibridação envolvendo os genitores 4x8 promoveu redução considerável destas características. A ação do ambiente interferiu na expressão da maioria dos caracteres, indicando a necessidade de conhecer os fatores genéticos e ambientais na composição de novos híbridos de milho. Para mapeamento de QTLs foi utilizado 73 linhas de introgressão provenientes do cruzamento entre B73 e Gaspé Flint seguido de retrocruzamento, esta população foi avaliada em duas condições hídricas de campo principalmente para arquitetura do sistema radicular, bem como, caracteres morfológicos e componentes do rendimento em Ravenna, Itália. Com a genotipagem das linhas pôde-se confeccionar um mapa no qual representa 80% do genoma do Gaspé Flint introgridido em B73 contendo 329 *bins* independentes. A utilização do *software* REST para quantificar as variáveis do sistema radicular em raízes de milho em condições de campo foi eficaz, rápida e precisa. A análise de QTLs indica 35 possíveis regiões principalmente nos cromossomos 1, 2 e 4 para as características de raiz, levando em consideração todas as 31 características, foram encontrados 132 possíveis QTLs distribuídos por todos os cromossomos. Para a condição de estresse hídrico observa-se que raízes que apresentam ângulo aberto, grandes áreas e peso seco sendo superficiais, reduzem o rendimento de grãos.

Palavras-chave: *Zea mays* L; componentes do rendimento; arquitetura radicular; locos de características quantitativas

Abstract

BUSANELLO, Carlos. **Evaluation of quantitative traits by diallel analysis and QTLs mapping in maize**. 2016. 150p. Thesis (Doctoral degree) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

The understanding about general-GCA and specific-SCC combining ability are key to identify the best combinations in an elite lineage group of a maize breeding program. In order to identify these relationships, a group comprising 10 lineages crossed with each other in a diallel design, including the reciprocal crosses, totalling 90 hybrids, were used. The hybrids were tested in three different environments, Pato Branco-PR, Campos Novos-SC and Frederico Westphalen-RS, representing the Southern Region of Brazil in the agricultural harvest of 2012/2013. For hybrid variance, additive were more important than non-additive effects. Parent 6 showed the highest estimated effect of GCA, with favorable alleles for increments of ear and grain weight. For these same traits, taking into account the SCC, the hybridization involving 1x2 parents promotes an increase in the environment 1. On the other hand, the hybridization involving 4x8 parents promotes a pronounced reduction of these traits. The expression of most traits analyzed were affected by environmental action and it indicates that the understanding of genetic and environmental factors is necessary for the development of new maize hybrids. For QTL mapping, 73 introgressed lines from the crossing between B73 and Gaspé Flint followed by backcross were used and evaluated under two field water regimes. The major traits analyzed were root architecture, plant morphological traits and yield components. Based in the genotyping analysis of the lines, it was possible to obtain a map in which 80% of the Gaspé Flint genome is introgressed in B73 comprising 329 independent bins. The software REST was employed to quantify the variables of the maize root system under field conditions and it was effective, fast and accurate. The QTL analyses indicate 25 probable regions mainly in the chromosomes 1, 2 and 4 for the root traits. Taking into account all of the 31 traits, 90 probable QTLs, distributed in all chromosomes, were found. For watering stress condition, it was possible to observe that roots with open angle, bigger area and dry mass, as well as superficial, reduces grain yield.

Key-words: *Zea mays* L; yield components; root architecture; quantitative trait loci

Lista de Figuras

4 CAPÍTULO III - Metodologia de fenotipagem para arquitetura de raiz em campo e mapeamento de QTLs para déficit hídrico

Figura 1 - Mapa genético para as 74 linhas de avaliação para os 10 cromossomos do milho.....	120
Figura 2 - Background das raízes analisadas, (A) B73, (B) IL 26, (C) IL 51.....	121
Figura 3 - Análise de correlação entre os caracteres avaliados no ambiente combinado (WW e WD).	122
Figura 4 - Análise de componentes principais para as 74 linhas analisadas e 31 caracteres.....	125
Figura 5 - Plasticidade do rendimento de grão na condição sem irrigação e irrigada.	130
Figura 6A - Localização dos QTLs encontrados nas linhas de introgressão estudadas.	137
Figura 6B - Localização dos QTLs encontrados nas linhas de introgressão estudadas.	138
Figura 6C - Localização dos QTLs encontrados nas linhas de introgressão estudadas.	139
Figura 7 - Teste de Dunnett para os QTLs significativos e diferente de B73.	141

Lista de Tabelas

2 CAPÍTULO I - Revisão de literatura

Tabela 1 - Número de linhagens genitoras e sua correspondência com o número potencial de produção de híbridos30

Tabela 2 - Esquema representativo de dialelos balanceados completos envolvendo F₁s, genitores e recíprocos.....36

Tabela 3 - Esquema representativo de dialelos parciais entre dois grupos incluindo genitores e F₁s36

3 CAPÍTULO II - Capacidade combinatória entre linhagens endogâmicas de milho em dialelo completo

Tabela 1 - Esquema utilizado no cruzamento dialélico completo entre 10 genitores, resultando em 90 híbridos.71

Tabela 2 - Resumo da análise de variância, para características avaliadas em Pato Branco-PR; em experimento conduzido em 2012/2013.77

Tabela 3 - Resumo da análise de variância, para características avaliadas em Campos Novos-SC; em experimento conduzido em 2012/2013.77

Tabela 4 - Resumo da análise de variância, para características avaliadas em Frederico Westphalen-RS; em experimento conduzido em 2012/2013.78

Tabela 5 - Resumo da análise de variância conjunta, para características avaliadas em Pato Branco- PR, Campos Novos-SC e Frederico Westphalen-RS; em experimento conduzido em 2012/2013.	78
Tabela 6 - Análise da variância dialélica individual para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F_1 s e recíprocos) no ambiente 1 (Pato Branco-PR), safras 2012/2013.	81
Tabela 7 - Análise da variância dialélica individual para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F_1 s e recíprocos) no ambiente 2 (Campos Novos-SC), safras 2012/2013.	81
Tabela 8 - Análise da variância dialélica individual para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F_1 s e recíprocos) no ambiente 3 (Frederico Westphalen-RS), safras 2012/2013.	82
Tabela 9 - Análise da variância dialélica conjunta para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F_1 s e recíprocos) em três ambientes, safras 2012/2013.	86
Tabela 10 - Estimativa do efeito da capacidade geral de combinação de dez genitores de milho para os dez caracteres analisados, nos três locais de avaliação, safra 2012/2013.	90
Tabela 11 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para diâmetro de espiga, em três ambientes de estudo.....	94
Tabela 12 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para comprimento de espiga, nos três ambientes de estudo.	95

Tabela 13 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para número de fileira de grãos, nos três ambientes de estudo96

Tabela 14 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para número de grãos por fileira, nos três ambientes de estudo.97

Tabela 15 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso de espiga, nos três ambientes de estudo.98

Tabela 16 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso de grão, nos três ambientes de estudo.99

Tabela 17 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para diâmetro de sabugo, nos três ambientes de estudo.....100

Tabela 18 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso do sabugo, nos três ambientes de estudo.101

Tabela 19 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso de 100 grãos, nos três ambientes de estudo.....102

Tabela 20 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para número de grãos por espiga, nos três ambientes de estudo.	103
--	-----

4 CAPÍTULO III - Metodologia de fenotipagem para arquitetura de raiz em campo e mapeamento de QTLs para déficit hídrico

Tabela 1 - Caracteres de raiz, morfológicos e componentes do rendimento avaliados no estudo.....	118
--	-----

Tabela 2 - Correlação entre os caracteres para os tratamentos sem irrigação (diagonal superior) e irrigado (diagonal inferior).	124
--	-----

Tabela 3 - Tabela da análise da variância para os 31 caracteres avaliadas neste estudo.	126
--	-----

Tabela 4 - QTLs encontrados para as 31 características na população de introgressão estudada.....	131
---	-----

Sumário

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	13
2 CAPÍTULO I.....	15
Revisão de literatura	15
2.1 Milho	15
2.2 Origem, domesticação e classificação botânica do milho	16
2.3 Fenologia e morfologia	19
2.4 Melhoramento genético	21
2.5 Milho híbrido	25
2.6 Obtenção de híbridos	28
2.7 Dialetos	32
2.7.1 Dialetos Balanceados Completos	35
2.7.2 Dialetos Parciais	36
2.8 Heterose e endogamia	39
2.9 Marcadores moleculares	42
2.10 Seleção assistida por marcadores em milho	45
2.11 Mapeamento de QTLs	47
2.12 Interação QTLs x ambientes	51
Referências	53
3 CAPÍTULO II.....	69
Capacidade combinatória entre linhagens endogâmicas de milho em dialeto completo	69
3.1 Introdução	69
3.2 Material e métodos	71
3.3 Resultado e discussão	74
3.3.1 Análise da variância individual por ambiente	74
3.3.2 Análise da variância conjunta	75
3.3.3 Análise da variância dialélica individual	79
3.3.4 Análise da variância dialélica conjunta	83
3.3.5 Capacidade geral de combinação (CGC)	87

3.3.6 Capacidade específica de combinação (CEC) e efeito recíproco	91
3.4 Conclusão	104
Referências	105
4 CAPÍTULO III	110
Metodologia de fenotipagem para arquitetura de raiz em campo e mapeamento de QTLs para déficit hídrico	110
4.1 Introdução	110
4.2 Material e Métodos	112
4.2.1 Material vegetal	112
4.2.2 Genotipagem	113
4.2.3 Experimento a campo	114
4.2.4 Características fenotípicas e morfológicas	115
4.2.5 Características relacionadas ao estresse	115
4.2.6 Morfologia de espiga e características relacionadas ao rendimento	115
4.2.7 Características de raiz	116
4.2.8 Dados fenotípicos e análises de QTLs	116
4.3 Resultados	119
4.3.1 Análises genotípicas	119
4.3.2 Análises fenotípicas	121
4.3.3 Correlação entre características	122
4.3.4 Análise de componentes principais	124
4.3.5 ANOVA e efeitos dos regimes hídricos	125
4.3.6 QTLs	130
4.3.7 QTLs para a arquitetura de raiz	134
4.3.8 Outros QTLs	135
4.3.9 Teste de Dunnett	135
4.4 Discussão	142
4.5 Conclusão	144
Referências	145
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	150

1 INTRODUÇÃO GERAL

A crescente população mundial, juntamente com a falta de expansão, ou mesmo a redução, das terras aráveis disponíveis necessárias para manter a sustentabilidade da agricultura (CASSMAN et al., 2003), é uma realidade preocupante a medida que alimentar a população torna-se um desafio para a sociedade. Embora haja uma crescente utilização de tecnologias, a superação das dificuldades produtivas é agora maior do que no passado (ARAUS, 2002; SLAFER; ARAUS; RICHARDS, 1999).

O milho é um dos cereais mais importantes e mais cultivados do mundo, devido à sua vasta potencialidade de uso (NASTASIC et al., 2010), versátil com ampla variabilidade genética natural, altamente responsivo ao incremento tecnológico, pois possui características favoráveis de ciclo e reprodução. Estas atribuições fizeram dele um modelo para estudos genéticos de espécies alógamas (PATERNIANI; NASS; SANTOS, 2000), e ainda é capaz de crescer com sucesso em diversos tipos de ambientes, é considerado um alimento básico, primário em muitos países em desenvolvimento (MORRIS; RISOPOULOS; BECK, 1999). No Brasil, a ampla área cultivada com esse cereal, coloca o país em uma confortável posição produtora, tanto quanto exportadora.

Além de ser uma cultura economicamente importante, o milho tem características genéticas que permitem que a espécie possa ser amplamente estudada, contribuindo, assim, para a compreensão de muitas questões de natureza genética. O melhoramento genético desta cultura é muito intenso, e o rendimento de grãos é a característica mais importante e, portanto, a obtenção de novas linhagens elite de milho, com boas habilidades combinadas é um dos objetivos da maioria dos programas de melhoramento de milho.

Um método comum utilizado no melhoramento do milho é a obtenção de linhas puras que são depois cruzadas, a fim de desenvolver diferentes tipos de híbridos, os quais exibem alta heterose quando as linhas endogâmicas são complementares e também apresentam elevada uniformidade (AMIRUZZAMAN et al., 2010). A análise da capacidade combinatória é uma das ferramentas poderosas na identificação das

melhores combinações que podem ser utilizadas em cruzamentos, quer para explorar heterose ou acumular genes de interesse. Ela também ajuda a compreender a arquitetura genética, o que permite projetar ações efetivas para melhoria das constituições genéticas existentes no programa de melhoramento.

As ferramentas tecnológicas disponíveis que favorecem o aumento de produção, têm proporcionado uma demanda por tecnologias cada vez mais específicas e pontuais, à medida que as diferenças entre genótipos cultivados tornam-se ínfimas, o conhecimento de cada gene, a sua função e o resultado na planta é a chave para novas descobertas. A busca por pequenas frações que controlam as características de interesse agrônomo são o foco de muitas pesquisas na tentativa de associar uma porção do genoma com a função e assim poder controlar esta característica para proporcionar maiores ganhos, principalmente em rendimento de grãos e suprir a demanda de alimento com qualidade respeitando as condições de cultivo. Os QTLs são porções do genoma associadas a características quantitativas e tem fundamental importância para ultrapassar barreiras produtivas e no entendimento dos mecanismos nos quais a planta utiliza para responder aos estímulos produtivos.

Nesta perspectiva, o conhecimento e reunião de todas as informações possíveis são fundamentais para o desenvolvimento de novas cultivares, saber qual o melhor cruzamento a ser feito, e quais as características podem ser melhoradas de acordo com o conhecimento de cada região do genoma é o segredo para superar dificuldades de produção.

O presente trabalho, com seu enfoque inovador na genômica de raízes, contribui para um melhor entendimento da plasticidade das plantas e de regiões com potencial para incrementar o sistema radicular em milho, o que levará a uma mitigação dos efeitos abióticos estressores. Para alcançar o sucesso, é ainda necessário muito trabalho e comprometimento com a sustentabilidade da produção e manutenção de recursos em prol de uma sociedade melhor, que tenha capacidade de suprir a carência de alimento com qualidade.

2 CAPÍTULO I

Revisão de literatura

2.1 Milho

A cultura do milho (*Zea mays* L.) é uma das mais desenvolvidas, cultivada e estudada de importância imensurável pois é cultivada desde as primeiras civilizações, e adaptado ao cultivo a todas as regiões do mundo. É um alimento básico e devido ao crescimento populacional e aumento da demanda por alimento, possui papel fundamental na agricultura e na sociedade os quais dependem de sua cadeia produtiva, e é considerada a espécie alógama com maior representatividade em termos científicos e tecnológicos (DESTRO; MONTÁLVAN, 1999). Devido ao fácil manuseio, baixo número de cromossomos e grande quantidade de pólen e ovários, o torna propício para cruzamentos controlados e autofecundações. Ainda, devido a sua característica de monoícia tornou-se uma planta modelo para estudos genéticos (BORÉM; GIÚDICE, 2004; BUENO; MENDES; CARVALHO, 2006; DESTRO; MONTÁLVAN, 1999).

A maior parte da produção de milho do Brasil é destinada à alimentação animal, e uma pequena quantidade para a alimentação humana. O Brasil é um grande produtor e ocupa a terceira posição como exportador deste cereal. O milho também é utilizado nas indústrias: farmacêuticas, cosméticas, siderúrgicas, pneumáticas e de celulose. Sua importância cresceu muito com o aumento do uso do milho para produção de etanol, principalmente nos Estados Unidos da América. Surge assim uma

grande oportunidade para que o Brasil definitivamente ingresse como um grande exportador desse cereal, considerando que os Estados Unidos da América, o maior exportador, irá consumir parte significativa de sua produção para a indústria de álcool (CIB, 2016; DUARTE; MATTOSO; GARCIA, [s.d.]; GOMES; MAGALHÃES, 2005).

2.2 Origem, domesticação e classificação botânica do milho

Os povos americanos, Maias, Astecas e Incas, reverenciavam o cereal na arte e religião e grande parte de suas atividades diárias eram ligadas ao seu cultivo, tornando o milho o principal cultivo de importância para as civilizações (GALINAT, 1992; MACHADO; PATERNIANI, 1998; PATERNIANI; CAMPOS, 2005). As grandes navegações do século XVI propiciaram que o milho se expandisse para todo o mundo, Cristóvão Colombo levou as primeiras sementes para a Europa e então o milho foi levado pelos portugueses até a Ásia. Hoje, é cultivado em todos os continentes, ficando atrás apenas em volume de produção para o trigo e arroz.

Embora até a década de 50 tenha sido mais importante que o trigo, o seu consumo humano no Brasil não é muito significativo, atingindo 15% da produção nacional. Muito rico em vitaminas, proteínas, gorduras carboidratos sais minerais e amido (“abiMilho”, 2013) 80% de todo o milho produzido no país é utilizado em sua maioria na alimentação animal (SOUZA; BRAGA, 2004), e serve como complemento ou fonte principal na produção de carne bovina, suína, aves e peixe, o que impulsiona uma gama de indústrias gerando emprego e renda (FANCELLI; DOURADO NETO, 2004; MIRANDA; DUARTE; GARCIA, 2012). Outro ponto a ser considerado é a exportação, pois, o Brasil ocupa a terceira posição, e os Estados Unidos da América (EUA) é o grande exportador mundial, cada vez mais destina a sua produção para fabricação de etanol, o que reduz o excedente exportador, abrindo assim, espaço no mercado mundial, para outros produtores deste cereal como a Argentina e o Brasil (“USDA - United States Department of Agriculture”, [s.d.]).

Com inúmeras qualidades e em abundância em nosso país, o consumo de milho pode resolver problemas sociais de fome e desnutrição bem como gerar mais renda e qualidade de vida para os produtores.

O milho é uma planta anual, robusta, monocotiledônea (gramínea) classificada por Linneu, pertence ao reino Plantae, divisão Magnoliophyta, classe Liliopsida, ordem Poales, família Poaceae, subfamília Panicoideae, tribo Maydeae, gênero *Zea* (LINNÉ, 1767), monóica, ou seja, apresenta flores unissexuadas, com inflorescências masculinas e femininas separadas na mesma planta, e de polinização cruzada (alógama) (FANCELLI; LIMA, 1982; PATERNIANI, 1978). É taxonomicamente identificado como *Zea mays* L. spp *mays*, para distinguir do que se acredita ser seu parente silvestre mais próximo, o teosinto, ambos com $2n=2x=20$ cromossomos (PATERNIANI; CAMPOS, 2005) podendo ainda serem capazes de se cruzarem resultando em descendentes férteis na geração F_1 (GOODMAN, 1995). Estudos mais recentes evidenciam que o milho possui uma origem alotetraplóide, com $2n=4x=20$ cromossomos (GAUT et al., 2000), tendo o número básico de cromossomos de $x=5$ (MOLINA; POGGIO; NARANJO, 1992; POGGIO et al., 1997; WHITE; DOEBLEY, 1998). A existência de pareamento cromossômico durante a meiose de haplóides, a associação secundária de bivalentes e a distribuição tridimensional em metáfases somáticas (formação de quatro grupos de cinco cromossomos cada) evidenciam estas descobertas (POGGIO et al., 2000).

Evidências indicam que populações (tribos) indígenas mexicanas iniciaram a domesticação instintivamente, aperfeiçoando o milho há aproximadamente sete a dez mil anos no México e na América Central (DOEBLEY; BACIGALUPO; STEC, 1994; WHITE; DOEBLEY, 1998). Estes povos submeteram a cultura a um constante processo de seleção, coletando as plantas mais vigorosas, produtivas, resistentes as pragas e doenças e com maior adaptabilidade às condições edafoclimáticas. Assim, por meio de um processo de seleção contínuo, uma gramínea com vários colmos, espiguetas pequenas e poucos grãos evoluiu até se transformar na planta de milho atual (MIRANDA FILHO; VIÉGAS, 1987). Fósseis de milho foram descobertos no vale do Tehuacan e na caverna de Guilá Naqitz, em Oaxaca, no México, descoberto por Dolores Piperno e K.V. Flannery os quais concluíram que a data provável da domesticação do milho é anterior a 5 mil e 400 anos antes de Cristo, e que já apresentava as principais características morfológicas que o definem morfológicamente na atualidade. Esta datação é muito importante, porém insuficiente para determinar o local exato onde a espécie foi domesticada, visto que a domesticação pode ter sido iniciada em vários locais (MIRANDA FILHO; VIÉGAS, 1987).

Acreditava-se que nunca poderia ser feita uma associação da origem do milho, porque os seus genitores podem estar extintos e, por outro, porque o milho pode ter se diferenciado tanto após a domesticação, que não é possível nenhuma relação direta com outra espécie. Esta origem tem sido bastante estudada e várias hipóteses foram propostas, porém não era completamente elucidada. Provavelmente, o seu genitor seja *Zea mays* ssp. *mexicana* ou *Zea mays* ssp. *parviglumis*, ambos conhecidos como teosintos. O teosinto é uma gramínea com várias espigas sem sabugo, que pode cruzar naturalmente com o milho e produzir descendentes férteis (GALINAT, 1977, 1992, 1995; PÄÄBO, 1999; PATERNIANI; CAMPOS, 2005; PIPERNO; FLANNERY, 2001; TAKAHASHI et al., 1999; WANG et al., 1999; WHITE; DOEBLEY, 1998). Todas estas observações feitas anteriormente, foram sendo desmistificadas com o uso de ferramentas genéticas e evolução das pesquisas, hoje pode-se dizer com mais certeza que o a ssp. *parviglumis* é o provável ancestral do milho seguindo a teoria de uma única origem do milho (MATSUOKA et al., 2002).

Existem ainda outras teorias convergentes ao exposto sobre a origem do milho. Paterniani e Viégas (1987) elencaram três hipóteses para tentar explicar a origem do milho e do teosinte, são elas a hipótese da “Origem comum”, da “Descendência do teosinte” e a hipótese do “Milho como ancestral do teosinte”. Observamos que a segunda e a terceira hipótese são antagônicas, sendo assim, a primeira opção de descendência comum do milho, teosinte e tripsacum foi bem aceita na época e comprovada posteriormente através de análises genéticas (MATSUOKA et al., 2002). Mais recentemente outras teorias foram apresentadas, uma delas indica que a espécie genitora tenha sido extinta, outra que o milho cultivado teria origens múltiplas ou ainda que o milho, após a sua formação, tenha passado por inúmeras alterações gênicas, tornando impossível uma correlação positiva de ancestralidade com qualquer espécie próxima (POGGIO et al., 2000; TAKAHASHI et al., 1999). Estas inúmeras alterações gênicas podem estar relacionadas com a intensa presença de elementos transponíveis no genoma do milho. Segundo (KIDWELL, 2002), 60 % do genoma do milho é constituído por elementos transponíveis. Estes são caracterizados como agentes móveis do genoma e apresentam a habilidade de induzir diversos rearranjos cromossomais tal como deleções, duplicações, inversões e translocações recíprocas (ZHANG; PETERSON, 1999), o que pode ter contribuído significativamente para a intensa diferenciação do milho em relação aos seus verdadeiros genitores (WHITE; DOEBLEY, 1999).

Mesmo que existam incertezas relacionadas a origem desta espécie, não existem dúvidas de que o milho é um cereal genuinamente das américas (mais precisamente no México), é neste continente que encontram-se os seus parentes selvagens mais próximos, os quais incluem diversas espécies de teosintos e o *Tripsacum* (PATERNIANI; CAMPOS, 2005), mas sabe-se com base em registros arqueológicos que o milho diversificou-se primeiramente nas terras altas do México antes de se espalhar para as terras baixas (MATSUOKA et al., 2002).

O processo de evolução e domesticação do milho se confunde e acompanha a evolução da espécie humana, sendo um cereal submetido a rápida e importantes transformações tecnológicas em sua forma de cultivo, (FILHO, 2007), passando desde os povos primitivos, indígenas as guerras e revoluções, até a modernização atual da agricultura, o milho permanece evoluindo acompanhando a necessidade de alimento e produção mais sustentável e eficaz, porém, com o passar dos anos, o alto nível de domesticação e o melhoramento genético tornaram a planta completamente dependente da ação do homem.

2.3 Fenologia e morfologia

O milho é uma planta de ciclo vegetativo muito variado, dependendo da constituição genética (híbridos ou variedades cultivadas) podem ser extremamente precoces, cuja polinização pode ocorrer 30 dias após a emergência, até mesmo aqueles cujo ciclo vital pode alcançar 300 dias. Contudo, em condições brasileiras, a cultura de milho apresenta em média o período compreendido entre a semeadura e a colheita entre 110 e 180 dias, em função dos genótipos, os quais apresentarem ciclos superprecoce, precoce e tardio (FANCELLI; DOURADO NETO, 2004).

As cultivares podem variar de 50 a 500 cm de altura, possuem raízes fasciculadas, folhas alternas lanceoladas, colmo cheio, comumente tem uma a três espigas, inflorescência feminina que sai das axilas das folhas; na parte terminal do colmo está o pendão (inflorescência masculina). O milho é uma planta monóica, em que o tipo de polinização principal é anemófila. O grão de milho é o fruto (cariópse), onde se tem da periferia para o seu interior, o pericarpo, a camada de aleurona, o

endosperma; unindo este ao embrião está o escutelo. No embrião, destaca-se o coleótilo, a plúmula e a radícula (BARGHINI, 2004; BÜLL, 1993).

A maior parte das áreas cultivadas com milho constitui-se de regiões quentes temperadas tais como, a maior região norte americana produtora situada no meio-norte americano entre 40-43°N conhecida mundialmente como cinturão do milho (corn belt), a região do sul da Europa (45-47°N), e nos subtrópicos úmidos incluindo o Sul da África (30°S). O cultivo abrange uma área muito maior, desde a latitude 58°N na Rússia e Canadá até a Argentina 49°S distribuída entre as altitudes abaixo do nível do mar e até 2500, e 3600m dependendo do autor, na região do mar Cáspio até nos Andes Peruanos, respectivamente (AVELAR, 1983; FANCELLI; DOURADO NETO, 2004). Levando em consideração que a temperatura mínima para crescimento satisfatório do milho é de 10°C, a ótima varia de 28 a 35°C e a máxima é de aproximadamente 45°C, sendo que maiores taxas de crescimento foram alcançadas entre 29 e 32°C (WILSIE, 1962).

Morfologicamente a planta de milho é sustentada por uma haste (colmo) cilíndrica composta por nós compactos que dividem a haste em segmentos, em sua extremidade inferior encontra-se o sistema radicular fasciculado composto por raízes primárias, laterais (seminais) e adventícias, apresentando hábito geralmente superficial, e num primeiro momento as raízes seminais nutrem a plântula jovem. As raízes adventícias as substituem definitivamente no papel de absorção de água e nutrientes devido aos seus pelos capilares unicelulares. Raízes de suporte surgem nos nós subsequentes logo acima da superfície do solo. As folhas são gradualmente expostas à medida que o colmo se alonga no decorrer do crescimento da planta, as folhas são dispostas alternadamente e não presas a bainhas invaginantes que envolvem o colmo. A folha lanceolada é composta pelo limbo foliar, sendo este longo largo e plano, sustentado por uma forte nervura central formando um ângulo reto com o colmo. Frequentemente na superfície superior da folha encontra-se pelos brancos esparsos podendo ser longos ou curtos, além de apresentar uma estrutura delgada e semitransparente, ao nível da junção do limbo com a bainha envolvendo o colmo, denominada lígula, e logo acima da lígula, encontra-se uma estrutura, decorrente do rápido crescimento da extremidade da folha permitindo a livre movimentação lateral da folha, formando em cada metade da folha em direção a nervura principal uma espécie de “V”, esta estrutura é denominada de aurícula. O milho sendo uma espécie monóica, apresenta flores masculinas e femininas na mesma planta, porém em

estruturas vegetativas distintas denominadas inflorescências. As flores masculinas encontram-se dispostas em inflorescência do tipo panícula, terminal ao colmo e comumente designada por flecha ou pendão; as flores femininas se encontram inseridas em inflorescências do tipo espiga localizadas frequentemente na região mediana da planta (FANCELLI; LIMA, 1982; PATERNIANI, 1978).

2.4 Melhoramento genético

Em relação ao melhoramento genético, é importante ressaltar o eficiente trabalho desenvolvido pelos melhoristas ao longo dos anos, pois elevados níveis de produtividade tem-se obtido até o momento, em cultivares de milho. Na literatura são encontrados inúmeros trabalhos mostrando que o progresso genético com a cultura do milho tem sido expressivo (DUVICK, 1994; RUSSEL, 1984; TROYER, 1999).

O conhecimento efetivo sobre a cultura avançou, significativamente, nas últimas décadas em relação às demais culturas (FANCELLI; DOURADO NETO, 2004), contribuindo principalmente para a elevação dos patamares de produtividade e do valor nutritivo de grãos.

A adoção da tecnologia de produção de híbridos representou um aumento expressivo na produtividade de milho nos EUA. Em 1930, a produtividade média era de 1300 Kg ha⁻¹ onde eram cultivadas somente variedades de polinização aberta, o incremento anual era de apenas 1 Kg ha⁻¹ ano⁻¹. Nos 30 anos seguintes, quando foram utilizados híbridos duplos, a produtividade teve um incremento médio anual de 65 Kg ha⁻¹. Com a utilização de híbridos simples, entre 1960 a 1999, este incremento foi ainda maior, cerca de 110 Kg ha⁻¹ ano (TROYER, 1999). Nesse sentido, (DUVICK, 2005) considera que, aproximadamente 50% do aumento da produtividade de grãos estão vinculados ao progresso do melhoramento genético através do desenvolvimento de cultivares de alto potencial produtivo. Assim, o melhoramento de plantas é a principal estratégia para o aumento da produtividade de grãos de maneira sustentável e equilibrada e, o restante deste ganho está associada à melhoria de condições ambientais (BORÉM; MIRANDA, 2009; DUVICK; CASSMAN, 1999; HALLAUER; RUSSELL; LAMKEY, 1988; TROYER, 1999, 2004). Já no Brasil, a produtividade média das cultivares de milho passou de 1393 Kg ha⁻¹ para 3396 kg ha⁻¹ no período

de 1971 a 2003, sendo as estimativas do progresso genético de $62,5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (VENCOVSKY; RAMALHO, 2006).

A utilização de híbridos no Brasil está associada ao tamanho da propriedade, a renda e a infraestrutura do produtor, o uso reduzido de sementes híbridas está condicionada basicamente ao elevado preço das sementes (HEISEY et al., 1998; MORRIS, 2001; PATERNIANI et al., 2010; PINGALI; PANDEY, 2001). A não utilização de sementes híbridas causa reflexos na baixa produtividade, e uma das maneiras do Brasil aumentar a sua produtividade média é facilitar o acesso dos agricultores menos tecnificados às cultivares que possam explorar de forma mais eficiente a heterose proporcionada por estas sementes, para isto, é preciso uma significativa redução do custo das sementes híbridas.

Especialmente nos últimos anos, pode-se constatar um aumento significativo na oferta de híbridos disponíveis no mercado brasileiro de sementes. Segundo dados do “Ministério da Agricultura” (2016), encontram-se registrados no sistema nacional de cultivares 2742 cultivares de milho. Ainda, segundo Cruz; Filho; Queiroz (2013); Cruz; Filho; Simão (2014), estavam disponíveis no mercado para safra 2014/2015, 478 cultivares, 11 cultivares a mais que no ano anterior, deste total disponível no mercado 158 cultivares apresentam variações transgênicas da cultivar convencional, e outras 134 não possuem versões convencional, sendo comercializadas somente com evento transgênico, e as cultivares transgênicas correspondem a 292 exemplares, destes, 82,87% é de milho simples. A grande tendência do mercado é oferecer cultivares com ciclo mais curto e as cultivares de ciclo precoce, hiper e superprecoce correspondem a 90,62% predominando híbridos simples e triplos.

No Brasil, o milho híbrido rapidamente se dispersou e possibilitou a criação de algumas pequenas companhias de sementes nacionais públicas e privadas, que utilizaram principalmente sementes híbridas obtidas pelo Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) e posteriormente, da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa). Atraídas pelo mercado potencial de sementes híbridas no país, vieram algumas empresas multinacionais que aos poucos foram adquirindo as pequenas empresas, e hoje dominam o mercado de sementes.

Antes da década de 60, as cultivares de milho utilizadas, além de pouco produtivas, eram excessivamente altas, acamavam com facilidade e não suportavam altas densidades de semeadura. Com os trabalhos de melhoramento foram conseguidas mudanças expressivas não só na produtividade como na redução do

porte das plantas, produzindo, em consequência, maior adaptabilidade a condições de estresse hídrico, menor acamamento, maior resistência a doenças e pragas e aprimoramento da qualidade nutritiva dos grãos (SAWAZAKI; PATERNIANI, 2004). Atualmente, o melhoramento do setor privado tem dado enfoque para a inserção de genes que conferem resistência a pragas e defensivos em genótipos produtivos e bem adaptados, enquanto, no setor público o foco, é desenvolver novas constituições genéticas para preencher lacunas deixadas pelo setor privado na oferta de matérias que atendam às necessidades de nichos específicos de agricultores, como variedades de polinização aberta, para agricultores que não desejam realizar frequentes investimentos em sementes.

Nos programas de melhoramento de milho, consegue-se obter um grande número de linhagens com desempenho individual satisfatório para a produção comercial de híbridos. Entretanto, a maior dificuldade encontrada pelos melhoristas é a avaliação dos híbridos oriundos dos cruzamentos destas (HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010). Os métodos utilizados no melhoramento acadêmico variam conforme a intenção do estudo, em estudos do comportamento de características e/ou estudos de herança e resistência a doenças, são utilizados comumente experimentos em dialelo, sendo estes experimentos pouco utilizados no melhoramento privado pelo seu inerente alto custo e dispendioso de tempo e recursos humanos.

Com a necessidade cada vez maior de atender a demanda tecnológica os trabalhos de melhoramento atuais visam atingir o ideótipo perfeito de plantas com folhas firmes, sendo as superiores às espigas orientadas horizontalmente e as inferiores orientadas verticalmente; máxima eficiência fotossintética; conversão eficiente dos fotoassimilados em grãos; curto intervalo entre a antese e a externalização do estilo-estigma; pendão pequeno e leve; insensibilidade ao fotoperíodo; maior período possível para o enchimento de grãos e senescência tardia das folhas (MOCK; PEARCE, 1975), entre outras características como: plantas relativamente baixas, plantas que tenham alelos de resistência às doenças mais comuns; boa tolerância a estresses bióticos e a abióticos e principalmente, alta produtividade e resistência ao acamamento (HALLAUER; RUSSELL; LAMKEY, 1988).

Para que um programa de melhoramento tenha sucesso é necessário conhecer a herança de cada caráter que será considerado para fins de seleção. Esquemas simples de seleção, como a seleção de plantas individuais, só podem ser praticados

para os caracteres que apresentem efeitos aditivos mais importantes que os não-aditivos (dominância e epistasia), enquanto que se os efeitos não-aditivos forem mais importantes ou tiverem a mesma importância que os efeitos aditivos, esquemas mais complexos de melhoramento devem ser utilizados. Devido a isso, nos programas de melhoramento as linhagens que serão cruzadas para a obtenção dos híbridos são previamente selecionadas para os caracteres dominantes como altura da planta por exemplo, pois os seus híbridos apresentarão baixos valores de heterose para este caráter; entretanto, para produção de grãos, devido aos efeitos não-aditivos serem muito pronunciados, a seleção só pode ser realizada nos cruzamentos e, por isso, a correlação entre linhagens e híbridos para produção de grãos é muito baixa (BERNARDO, 2010; HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010). Devido a isso, é necessário estimar a importância relativa dos efeitos aditivos e dos não-aditivos dos caracteres para que se proceda a seleção de forma adequada nos programas de melhoramento. Cruzamentos dialélicos são delineamentos estatístico-genéticos muito utilizados em programas de melhoramento genético vegetal, pois permitem estudar a herança de caracteres quantitativos, avaliar as performances de cruzamentos entre linhagens e alocar linhagens e populações em grupos heteróticos.

O híbrido de milho ideal seria aquele oriundo de duas linhagens em que todos os seus *loci* com efeitos não aditivos fossem heterozigotos (VENCOVSKY, 1987). Cruzamentos entre genótipos geneticamente divergentes proporcionam grande vigor em relação àqueles cruzamentos entre indivíduos semelhantes geneticamente (HALLAUER, 1999). O sucesso dos programas de melhoramento tem contado essencialmente com a experiência e a arte dos melhoristas em selecionar plantas produtivas (DUVICK, 1996).

As perspectivas brasileiras do mercado de sementes de milho híbrido indicam que a agricultura encontra-se em uma constante evolução, passando a utilizar cada vez mais sementes de híbridos simples ao invés de híbridos duplos e triplos, assim como já ocorreu no restante do mundo. O melhoramento de milho tem dando ênfase a produtividade, porte da planta, altura da inserção da espiga e resistência ao acamamento e nos últimos anos, tem buscado, predominando cultivares modernos de porte baixo, ciclo precoce, hiper ou superprecoce e adaptados a uma maior amplitude de ambientes.

2.5 Milho híbrido

Dentre as contribuições da ciência para a sociedade desde o aparecimento do homem até os dias atuais o milho híbrido se destaca com aumento na produtividade com repercussão em todas as espécies cultivadas, destas, o milho é, sem dúvida, o exemplo mais expressivo do processo de hibridação (HALLAUER, 1990), a sua introdução proporcionou uma verdadeira revolução na agricultura mundial. O desenvolvimento de híbridos, depende da capacidade de combinação das linhagens envolvidas na sua confecção, pois na obtenção de híbridos que expressam alto valor da heterose será maior nos cruzamentos entre linhagens não aparentadas (HALLAUER, 1990).

O milho híbrido pode ser conceituado como a primeira geração do cruzamento entre linhagens endogâmicas, variedades de polinização livre e outras populações geneticamente divergentes. Dessa forma, é explorado o máximo da heterose do cruzamento (ALLARD, 1971). Segundo Gorgulho; Miranda Filho (2001) a síntese de híbridos é um processo que consiste na combinação de diferentes linhagens, visando as melhores combinações possíveis. Através de cruzamentos, busca-se a melhor expressão fenotípica de um determinado genótipo.

Os primeiros trabalhos em autofecundação e cruzamentos de plantas da mesma espécie foram conduzidos por Darwin (1876). Estes estudos tiveram grande importância pelo número de informações, porém deficiente ainda nos mecanismos de herança, mediante esta inspiração, William James Beal realizou hibridações entre variedades de polinização aberta, obtendo produtividade do híbrido intervarietal superior à dos pais, apontando a hibridação como um método eficiente para aumentar a produtividade do milho ele incentivou o uso deste método (HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010). Estudos mais direcionados, a partir dos conceitos estabelecidos, foram conduzidos por Shull (1909) e East (1909). Em seus estudos, Shull postulou que a perda de vigor que ocorre frente à endogamia é devida à decomposição dos “elementos híbridos” em seus “componentes elementares”, ou seja, da forma alélica heterozigota para a homozigota, ou ainda, a partir de uma população, constituída de vários genótipos, é possível a obtenção de linhagens puras que, ao serem

intercruzadas, restauram o vigor perdido com as sucessivas autofecundações (EAST, 1908). No ano seguinte Shull (1910) amplia suas conclusões sobre híbridos de linhagens e variedade de polinização aberta, salientando que híbridos formado por linhagens precedidas de cinco ciclos de autofecundação a produtividade da primeira geração depende do grau de combinação das linhagens, neste mesmo trabalho ajusta o termo “estimulo do heterozigoto” para “*heterosis*” referindo-se ao fenômeno de recuperação do vigor na primeira geração. Também indicou que somente é recomendado o cultivo da primeira geração híbrida, pois fica comprovado uma redução razoável do vigor frente ao cultivo sucessivo.

Embora o conhecimento sobre híbridos tenha sido desenvolvido, a sua introdução na agricultura deu-se gradativamente apenas em 1918 quando Donald Jones propôs a utilização de híbridos duplos provenientes do cruzamento de híbridos simples, o que rendeu muitas sementes viabilizando a utilização de híbridos, um ano após a proposta de Jones, Henry A. Wallace foi o primeiro melhorista de empresa privada efetuar trabalhos de autofecundação para obtenção de linhagens de milho, determinando que os altos rendimentos provenientes da heterose não era vantajosa quando cultivado na geração seguinte, sendo assim os agricultores deveriam comprar novas sementes ano após ano, tornando o comercio de semente híbridas um negócio empresarial. Ainda hoje esta empresa continua sendo uma, se não a maior, empresa de melhoramento e comercialização de sementes de milho híbrido. Os primeiros híbridos comerciais apareceram na década de 30, substituindo gradativamente as variedades de polinização aberta. Nesta mesma década no Brasil, iniciou-se o primeiro programa de melhoramento de milho, nos EUA o uso dos híbridos já representava 75% da área cultivada chegando a 95% na década de 60 (BUENO; MENDES; CARVALHO, 2006; PATERNIANI; VIÉGAS, 1987). Os trabalhos desenvolvidos pelo IAC produziram o primeiro híbrido duplo brasileiro em 1932, e em 1938 foi produzido o primeiro híbrido comercial resultante do cruzamento entre as variedades Cateto e Amarelão feito pela Universidade Federal de Viçosa.

A utilização de sementes híbridas proporciona inúmeras vantagens utilizando o vigor híbrido ou heterose como base deste sucesso, Paterniani (1978) destaca algumas vantagens:

- 1) associar características de genitores distintos;
- 2) obter genótipos superiores em um prazo relativamente curto;
- 3) utilizar interações gênicas na geração híbrida;

- 4) produzir genótipos uniformes;
- 5) conseguir menor interação com o ambiente na geração F_1 e
- 6) sementes de milho híbrido comercialmente produz reflexos favoráveis sobre a economia da região.

Os tipos de híbridos podem ser divididos em híbridos normais e híbridos modificados. Os normais referem-se a híbridos produzidos com linhagens não relacionadas e os modificados a híbridos produzidos com linhagens modificadas, as quais são cruzadas de linhagens aparentadas (SOUZA JUNIOR, 1992).

Paterniani; Viégas (1987) classificam os diversos tipos de híbridos que podem ser sintetizados:

a) Híbrido simples (HS): oriundo do cruzamento de duas linhagens endogâmicas. Em geral é mais produtivo do que outros tipos de híbridos, apresentando grande uniformidade de plantas e de espigas. A semente tem um custo de produção mais elevado porque a fêmea de um híbrido simples é uma linhagem endogâmica e por isso sua produtividade é mais baixa.

b) Híbrido simples modificado: segue o mesmo esquema do híbrido simples, utilizando como genitor feminino o híbrido formado pelo cruzamento de duas linhagens aparentadas ($A \times A'$) e como genitor masculino uma linhagem B, ou também um híbrido entre progênies afins ($B \times B'$) dando origem ao híbrido simples modificado [$(A \times A') \times B$]. Esse procedimento diminui o custo de produção de sementes, dependendo do vigor do híbrido empregado como genitor feminino.

c) Híbrido triplo (HT): resultante do cruzamento de um híbrido simples ($A \times B$) com uma terceira linhagem (C), dando origem ao híbrido triplo [$(A \times B) \times C$]. A linhagem polinizadora (C) deve ser suficientemente vigorosa para fornecer grande quantidade de pólen, suficiente para garantir uma boa polinização e produção de grãos satisfatória nas linhas femininas.

d) Híbrido triplo modificado: obtido de maneira semelhante ao híbrido triplo, substituindo-se apenas a linhagem masculina (C) por um híbrido entre linhagens aparentadas ($C \times C'$). O cruzamento fica esquematizado da seguinte forma: [$(A \times B) \times (C \times C')$].

e) Híbrido duplo (HD): obtido mediante cruzamento de dois híbridos simples [$(A \times B) \times (C \times D)$], envolvendo, portanto, quatro linhagens endogâmicas. Apresenta maior variabilidade genética que os outros híbridos, portanto, possui alta estabilidade, mas

possui menos uniformidade de plantas, espigas, menor produtividade e menor custo da semente.

Além dos híbridos descritos ainda podem ser sintetizados outros três tipos (PATERNIANI; VIÉGAS, 1987).

f) Híbrido “*top cross*”: obtido do cruzamento entre híbridos x variedades e entre linhagens x variedades. O termo “*top cross*” também é empregado nos cruzamentos entre linhagens com um testador, que pode ser uma variedade, linhagem ou híbrido, com a finalidade de avaliar a capacidade geral e específica de combinação das linhagens, dependendo se o testador for de base genética ampla ou restrita.

g) Híbrido intervartietal: resultante do cruzamento de duas variedades. Apresenta as vantagens da utilização da heterose sem a necessidade de obtenção de linhagens, possuem uma maior capacidade de adaptação, devido à maior variabilidade genética em relação aos híbridos de linhagens. Sua desvantagem está relacionada a uma maior desuniformidade das plantas sendo, por isso, pouco utilizado.

h) Híbrido múltiplo: produzido mediante a utilização de seis ou mais linhagens, tem a vantagem de possuir maior variabilidade genética, que pode resultar em maior amplitude de adaptação. Atualmente, preconiza-se o uso de híbridos com menor número de linhagens, como no caso de híbridos triplos (fêmea HS e macho linhagem), híbridos simples modificados (fêmea HS entre linhagens relacionadas e macho linhagem), e o simples puro (cruzamento entre linhagens apenas)

Novas concepções de híbridos estão surgindo atualmente em busca de resultados rápidos para atender uma demanda crescente de sementes, como os híbridos de F_2 resultantes do cruzamento de duas populações F_2 de híbridos comerciais e híbridos de linhagens parcialmente endogâmicas (S_2 , S_3) (AMORIM; SOUZA, 2005; CARVALHO et al., 2003; SALIN NETO et al., 2003; SOUZA JÚNIOR, 1995; SOUZA SOBRINHO; RAMALHO; SOUZA, 2002).

2.6 Obtenção de híbridos

Para desenvolver novos híbridos é necessário primeiro desenvolver linhagens. O método mais tradicional e ainda hoje mais aplicado é a partir de autofecundações

na tentativa de formar linhagens endogâmicas de milho. Este processo é o mais demorado e importante na formação de novos híbridos devido a necessidade de sucessivas autofecundações na qual o pólen de cada planta coletado da parte masculina é depositado sobre a parte feminina da mesma. Shull (1909) postulou que para obtenção de linhagens seriam necessárias efetuar tantas autofecundações quantas forem possíveis e ainda continuar autofecundando até que se atinja condição homozigótica (PATERNIANI; VIÉGAS, 1987). Jones (1939), utilizando quatro linhagens provenientes de sucessivas autofecundações feitas por East desde 1904, e possuindo como base para este estudo uma população de fecundação aberta após trinta ciclos de autofecundação, conclui que ocorre uma aparente estabilidade na perda de vigor e na produtividade a partir da 20ª geração. Hoje utiliza-se em média seis a sete ciclos de autofecundação para obter-se uma nova linhagem, este processo leva a homozigose e consequente perda de vigor, fenômeno este denominado de depressão por endogamia. A depressão por endogamia proporciona perda de produtividade, e em alguns casos pode inviabilizar o processo de melhoramento, ocorre também diminuição do tamanho das linhagens e aumento do número de dias para o florescimento (HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010; SILVEIRA et al., 2006). A depressão por endogamia ocorre devido à expressão dos alelos recessivos deletérios devido a redução dos *loci* em heterozigose.

De maneira geral, em um programa de melhoramento para obtenção de híbridos, estão envolvidas pelo menos quatro etapas: formação da população, obtenção das linhagens, avaliação da combinação das linhagens e teste das combinações híbridas obtidas (PATERNIANI; CAMPOS, 2005).

Para obtenção de bons híbridos e sucesso de um programa de melhoramento é necessário a formação de uma população adequada para obtenção de linhagens superiores. Frequentemente, programas de melhoramento tem usado híbridos comerciais para formação destas população pois possuem infinitas vantagens, visto que híbridos comerciais possuem uma série de estudos e testes que proporcionam conhecimento *a priori* como baixa frequência de genes deletérios, grande número de *loci* favoráveis, bem como, testes para resistência a pragas e doenças, e ambientes de cultivo distintos (AMORIM; SOUZA, 2005; BISON; RAMALHO; RAPOSO, 2003). Tal prática é comum em programas de melhoramento nos EUA (TROYER, 1999).

Dentre os vários métodos para obtenção de linhagens um dos mais usados é o genealógico, o qual utiliza seleção fenotípica entre e dentro de progênies e é semeado

no sistema espiga por fileira, em situações mais específicas também usa-se o método de seleção massal e retrocruzamento (HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010; PATERNIANI; VIÉGAS, 1987).

Em programas de melhoramento é indispensável o conhecimento dos componentes da capacidade combinatória na escolha de genitores geneticamente divergentes envolvidos no cruzamento, sobretudo quando se deseja identificar híbridos promissores ou desenvolver linhagens superiores a partir deles (ALLARD, 1956).

A performance da linhagem depende do efeito heterótico, da combinação com outra linhagem, portanto, a avaliação da combinação entre elas é fundamental para o sucesso do desempenho do híbrido. Esta avaliação da combinação, juntamente com a confecção de linhagens, são os processos mais onerosos e dispendiosos de tempo, pois cada linhagem pode servir tanto como receptora como doadora de pólen, ou seja, uma mesma linhagem pode servir duas vezes para o processo de teste, neste caso, as possibilidades são inúmeras, e são apresentados na tabela 1 de acordo com Paterniani; Viégas (1987).

Tabela 1 - Número de linhagens genitoras e sua correspondência com o número potencial de produção de híbridos

Nº de Linhagens	"top crosses"	HS	HT	HD
5	5	10	12	15
10	10	45	360	630
20	20	190	3420	14535
100	100	4950	485100	11763623
n	n	$n(n-1)/2$	$n(n-1) (n-2)/2$	$n(n-1) (n-2) (n-3)/8$

HS: híbrido simples; HT: híbrido triplo; HD: híbrido duplo.

Fonte: Adaptado de Paterniani; Viégas (1987)

É importante ressaltar que um dos principais obstáculos enfrentados pelos melhoristas de milho que trabalham com híbridos de linhagens, até hoje, é a avaliação da combinação das linhagens genitoras à medida que o número de linhagens aumenta.

O desenvolvimento de híbridos exige do melhorista rigor nos trabalhos de seleção, sobretudo na escolha do germoplasma que melhor atende aos propósitos do programa de melhoramento, pois esta formação inicial está diretamente relacionada com o resultado final do programa. Após a obtenção das linhagens é necessária a avaliação do comportamento das linhagens "per se" e em todas as combinações

híbridas possíveis, ou seja, aquelas que constituirão os melhores híbridos, a fim de orientar a escolha de constituições genéticas superiores e métodos a serem empregados dentro de um programa de melhoramento (GAMA et al., 2003). Para um número elevado de linhagens, a avaliação de todos os cruzamentos possíveis, como prevê o dialelo completo, torna-se impraticável. Os dialelos, na prática, limitam o número de germoplasma a serem utilizados, requerendo muitos esforços nas polinizações manuais para a obtenção de todos os cruzamentos desejados.

Devido ao tempo para confecção de linhagens e o enorme trabalho para avaliar as combinações entre elas, ao longo do tempo diversos trabalhos relacionam alta correlação entre *top crosses* de linhagens S_3 e de linhagens S_6 , suficientemente para permitir a seleção e teste antecipado, diminuindo assim o tempo e trabalho para confecção de um híbrido (BERNARDO, 1991). Quanto mais precoce for o processo de seleção das linhagens, a quantidade de linhagem diminui consideravelmente, oportunizando uma maior concentração de esforços na seleção dentro das linhagens o que proporciona em aumentando na eficácia do programa de melhoramento (MIRANDA FILHO; VIÉGAS, 1987).

Para melhor ranquear as linhagens usa-se a capacidade de combinação das linhagens, a qual corresponde ao valor obtido da diferença entre a média do caráter exibido no cruzamento e a média geral de todos os cruzamentos (VENCOVSKY, 1987). As linhagens com maior estimativa de capacidade de combinação poderão resultar em cruzamentos superiores devido ao seu valor genético (MIRANDA FILHO; GORGULHO, 2001).

Sprague; Tatum (1942) associaram os termos capacidade geral de combinação (CGC) e capacidade específica de combinação (CEC), com seus efeitos, para avaliação das linhagens, respectivamente, aos efeitos gênicos aditivos e não aditivos (dominantes e epistáticos), com base em resultados experimentais de avaliação de híbridos de linhagens em todas as combinações possíveis. (PATERNIANI; VIÉGAS, 1987). Define-se os termos Capacidade Geral de Combinação (CGC) como sendo o comportamento médio de uma linhagem em uma série de combinações híbridas, isto é, o comportamento de uma linhagem quando cruzada com outras, principalmente devido aos efeitos genéticos aditivos além de efeitos de dominância e algumas interações epistáticas do tipo aditiva x aditiva. Geralmente utiliza-se testadores de base genética ampla, tais como, variedades de polinização aberta ou sintéticos; e Capacidade Específica de Combinação (CEC) como o comportamento que leva certas

combinações a serem superiores ou inferiores em relação à média dos cruzamentos, ou seja, o comportamento de uma linhagem quando comparado com outra linhagem num híbrido simples, pela ação principalmente de genes dominantes ou de efeitos epistáticos que em geral são de pequena magnitude e portanto negligenciadas. Para avaliar a capacidade específica de combinação utiliza-se híbrido simples ou linhagens (MIRANDA FILHO; VIÉGAS, 1987; VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). A exploração dos efeitos de capacidade específica de combinação em híbridos, constitui-se um objetivo indispensável para a máxima manifestação dos efeitos genéticos que controlam a produtividade. Na tentativa de identificar estes efeitos, modelos para análise de cruzamentos dialélicos foram propostos (EBERHART; GARDNER, 1966; GARDNER; EBERHART, 1966; GRIFFING, 1956a; KEMPTHORNE; CURNOW, 1961; MIRANDA FILHO; GERALDI, 1984; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1999) os quais trouxeram contribuições adicionais para o aprimoramento do sistema de avaliação do valor genético dos genótipos em combinações híbridas. Davis (1927) sugeriu o uso de *top cross*, onde o valor genético é avaliado em cruzamento das linhagens com um testador comum. Assim, ao invés de avaliar todas as combinações híbridas possíveis, são avaliados os *top crosses*, este esquema mostrou-se eficiente em trabalho experimental realizado por Jenkins; Brunson (1932) e é atualmente bastante utilizado nos programas de milho híbrido.

No processo de obtenção de híbridos procura-se explorar ao máximo os efeitos de CGC (avaliados em “*top-cross*” e dialelos) e também de CEC. Com isso, espera-se que nos programas visando a obtenção de híbridos de linhagens pelo menos um dos parentais possua boa CGC e que em cruzamento expressem ao máximo o efeito de CEC.

2.7 Dialelos

A fase de obtenção das combinações híbridas e a avaliação destes cruzamentos em um programa de melhoramento genético de milho visando a formação de híbridos comerciais, de alta produtividade, entre outras características como resistência a pragas e doenças, é a mais importante e dispendiosa (LEMOS et al., 2002). Para avaliar o potencial heterótico entre genótipos de milho os

cruzamentos, “*top cross*” e dialélicos, são amplamente utilizados em programas de melhoramento de milho para obtenção de híbridos (HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010).

O vigor de híbrido representa uma das maiores contribuições práticas da genética à agricultura mundial. A produção de milho nos patamares tecnológicos atuais só foi permitida devido ao advento e difusão do conceito de heterose possibilitando a hibridização, sendo até hoje o método mais adequado (PATERNIANI, 2001).

Um dos métodos mais aplicados para a obtenção de informações, que auxilia na escolha dos genitores a respeito do comportamento em cruzamentos e a identificação de grupos heteróticos é o esquema denominado cruzamentos dialélicos (HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010), principalmente por considerarem a capacidade de combinação das linhagens quando cruzadas, resultando em uma maior eficiência do programa de seleção (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Com a capacidade de combinação é possível escolher os genitores mais promissores com base na sua capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e potencial heterótico (GRIFFING, 1956b). A análise dialélica têm a finalidade de estimar parâmetros úteis na seleção de genitores para o entendimento dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres na tentativa de obter híbridos superiores (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012) podendo ser usada para avaliar a divergência genética das linhagens (PINTO; GARCIA; SOUZA JR., 2001). Além de fornecer informações importantes sobre o estudo de populações, como capacidade combinatória, pode informar a variância genética e herdabilidade (VACARO et al., 2002).

Utiliza-se o termo dialelo para expressar um conjunto de $p(p-1)/2$ híbridos, resultante do acasalamento entre p genitores (linhagens, variedades, clones etc.), podendo incluir, além dos respectivos pais, os híbridos recíprocos, outras gerações como F_2 s e retrocruzamentos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Para (MIRANDA FILHO; GORGULHO, 2001), cruzamentos dialélicos ocorrem quando se realizam todos os cruzamentos possíveis entre um conjunto de n linhagens. Segundo Hallauer; Carena; Filho (2010) os esquemas e as análises de cruzamentos dialélicos têm sido desenvolvidos com genitores, cujas bases genéticas variam de linhagens puras, até variedades com ampla base genética. Existem diversos tipos de

cruzamentos dialélicos, como os parciais e completos (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992).

Os modelos matemáticos usados para a análise desses cruzamentos dialélicos, permitem a estimação de parâmetros que fornecem subsídios úteis na seleção de genitores para hibridação e no entendimento dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres quantitativos. E permitem, portanto, analisar o potencial genético dos genitores, estabelecendo grupos heteróticos para serem usados em futuros cruzamentos.

Em muitos casos é necessário conhecer a expressão média de um caráter, este valor pode ser específico de um dado genótipo ou, então, de uma população de genótipos. Quanto tratamos de um caráter quantitativo, dispõe-se de observações fenotípicas para avaliar este caráter. Quando reproduzimos um genótipo por um grande número de indivíduos num dado ambiente, a média fenotípica tenderá para o valor genotípico. Esta mesma relação pode ser feita para populações, pois se, avaliarmos um cultivar em inúmeras repetições, a média geral refletirá o potencial genético desse cultivar (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Estes efeitos genéticos podem ser analisados por diversas metodologias, sendo que dentre as mais comumente utilizadas citam-se a proposta por Griffing (1956a), pela qual são estimados os efeitos e as somas de quadrados dos efeitos da CEC. A metodologia proposta por Gardner; Eberhart (1966), na qual são avaliados os efeitos de variedades e heterose varietal e também a proposta por Hayman (1954), que dá informações sobre o mecanismo básico de herança do caráter em estudo, dos valores genéticos dos genitores utilizados e do limite de seleção.

Segundo Cruz; Vencovsky (1989), a estimativa do efeito da CGC do genitor, é o melhor critério para a seleção dos mesmos, para eles, a CEC é um importante indicador da existência de dominância unidirecional e de heterose varietal.

Em uma situação hipotética quanto mais alto forem os valores referentes à CGC, positivos ou negativos, significa que determinado genitor será considerado muito superior ou inferior aos demais incluídos no dialelo (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012), sendo potencialmente favoráveis quanto as suas contribuições para programas de melhoramento intrapopulacional (OLIVEIRA et al., 1999). Para CEC pode-se interpretar como o resultado da interação dos efeitos de CGC dos pais e pode melhorar ou piorar a expressão do híbrido em relação ao efeito esperado com base somente na CGC (MIRANDA FILHO; GORGULHO, 2001). São desejáveis

aquelas combinações híbridas com estimativas de CEC mais favorável, que envolvam pelo menos um dos genitores que tenha apresentado o mais favorável efeito de CGC (AGUIAR et al., 2004; BORDALLO et al., 2005). Dependendo da herança do caráter em questão, pode-se observar diferença na expressão deste caráter, quando avaliado o cruzamento recíproco, caso o resultado seja similar, tem-se que os genes para o caráter são controlados por genes nucleares. Caso o resultado dos cruzamentos recíprocos sejam diferentes observa-se efeitos citoplasmáticos, onde o fenótipo dos descendentes será influenciado pelo genitor feminino que contribuiu com o citoplasma. Dois mecanismos explicam esse tipo de herança: efeito materno e herança extracromossômica, respectivamente no efeito materno a herança é controlada por genes nucleares do parental feminino, independente dos genes doados pelo genitor masculino e na herança extracromossômica os genes localizados no citoplasma (principalmente mitocôndrias e cloroplastos) (RAMALHO, 2012).

É importante ressaltar que dependendo do objetivo do programa de melhoramento os conceitos de CGC e CEC, definidos por Sprague; Tatum (1942), são distintos. A CGC é mais importante do que CEC, quando o estudo visa programas de melhoramento de variedades, enquanto que, em programas de desenvolvimento de híbridos, a CEC também deve receber atenção por parte do melhorista (NASS et al., 2000).

Os tipos mais comuns de dialelos, classificados quanto aos cruzamentos realizados, estão descritos a seguir, maiores detalhes podem ser encontrados em Cruz; Regazzi; Carneiro (2012) e Vencovsky; Barriga (1992).

2.7.1 Dialelos Balanceados Completos

São os dialelos que incluem os híbridos F_1 s entre todos os pares de combinações dos genitores, podendo adicionalmente incluir os genitores, seus híbridos recíprocos e, algumas vezes, outras gerações relacionadas, como F_2 s e retrocruzamentos (Tabela 2).

Tabela 2 - Esquema representativo de dialelos balanceados completos envolvendo F_1 s, genitores e recíprocos

Pais	1	2	3	...
1	y_{11}^*	y_{12}	y_{13}	...
2	y_{21}	y_{22}	y_{23}	...
3	y_{31}	y_{32}	y_{33}	...
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	

* y_{11} : híbrido resultante do cruzamento entre os genitores 1 e 1.

Fonte: Adaptado de Cruz (2006)

2.7.2 Dialelos Parciais

Este tipo envolve dois grupos diferentes de genitores e seus respectivos cruzamentos. Sendo uma adaptação feita por Miranda Filho; Geraldi (1984) e dos esquemas de Griffing (1956a), tem possibilitado maximizar as informações sobre os grupos estudados com um número menor de cruzamentos do que o requerido no dialelo balanceado completo (Tabela 3).

Tabela 3 - Esquema representativo de dialelos parciais entre dois grupos incluindo genitores e F_1 s

G1/G2	1'	2'	3'	Pais
1	y_{11}^*	$y_{12'}$	$y_{13'}$	y_{10}
2	$y_{21'}$	$y_{22'}$	$y_{23'}$	y_{20}
3	$y_{31'}$	$y_{32'}$	$y_{33'}$	y_{30}
Pais	$y_{01'}$	$y_{02'}$	$y_{03'}$	

* $y_{11'}$: híbrido resultante do cruzamento entre os genitores 1 e 1' de grupos heteróticos distintos

Fonte: Adaptado de Cruz (2006).

Além dos métodos tradicionais de dialelos, outros foram sendo adaptados, visando a redução da quantidade de cruzamentos, tais como:

a) Dialelos Circulantes: Nestes dialelos posto por Kempthorne; Curnow (1961), os genitores são representados por um mesmo número de cruzamentos, porém sempre inferior a $p-1$, que ocorre nos dialelos balanceados. Em outras palavras, apenas parte dos cruzamentos possíveis de serem realizados com cada genitor são efetivamente obtidos. Além disso, permitem obter informações sobre os genitores com um número menor de cruzamentos, havendo perdas de informações a respeito de certas combinações híbridas que ficam ausentes.

b) Dialelos Incompletos: São dialelos em que os genitores são representados por um número variável de cruzamentos. Em geral, este tipo de delineamento ocorre como consequência de perdas de tratamentos durante a condução dos ensaios ou ausência dos mesmos por problemas diversos.

c) Dialelos Desbalanceados: São dialelos em que todas as combinações híbridas e também as demais gerações (genitores, recíprocos etc.) estão representadas, porém em frequência variável, em virtude do número desigual de repetições por tratamento nos experimentos de avaliação dos cruzamentos.

Uma das metodologias de análise mais utilizadas para avaliar experimentos dialélicos foi proposta por Griffing (1956), (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; VENCOVSKY; BARRIGA, 1992).

No esquema dialélico, os p possíveis genitores podem ser reunidos em uma matriz ($p \times p$) e decompostos em três grupos: p genitores; $p(p-1)/2$ híbridos F_1 s; $p(p-1)/2$ híbridos F_1 s recíprocos. Levando em consideração a inclusão, ou supressão, dos genitores e híbridos F_1 s recíprocos, esta metodologia pode ser classificada em quatro métodos de análise (GRIFFING, 1956a):

- a) Método 1: são incluídas todas as p^2 combinações;
- b) Método 2: são incluídas $p(p+1)/2$ combinações, excetuando os híbridos F_1 s recíprocos;
- c) Método 3: são incluídas $p(p-1)$ combinações, excetuando os genitores;
- d) Método 4: são incluídas $p(p-1)/2$ combinações, excetuando os genitores e os híbridos F_1 s recíprocos. Cada um destes métodos possui um modelo matemático específico para a análise. Usualmente, os modelos são analisados como fixos, por simplificar a análise.

Recomenda-se utilizar o método 1 ou 2 quando as análises das capacidades de combinação são aplicadas para a determinação dos genitores que deverão ser combinados em uma variedade sintética, então é oportuna a inclusão destes genitores no dialelo. Os métodos 1 e 3 permitem avaliar o comportamento de determinado cruzamento, bem como do seu recíproco. Estes efeitos recíprocos da capacidade específica de combinação permitem também identificar qual dos parentais deverá ser utilizado como linha de macho ou linha de fêmea no cruzamento escolhido (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Opta-se pelo uso dos métodos 2 e 4, quando não há interesse no estudo da variação decorrente de genes extracromossômicos ou devido

à dificuldade de obtenção de sementes híbridas em cada cruzamento, suficientes para análises (RAMALHO, 1993).

A principal restrição do uso do cruzamento dialélico pelo melhorista é devido ao fato de que o número de cruzamentos necessários para avaliação de um determinado número de linhagens pode ser muito grande, pois requer muito esforço nas polinizações manuais para obtenção de todos os cruzamentos desejados. Grande número de linhagens tornam a avaliação de todos os híbridos possíveis impraticável (CHAVES; MIRANDA FILHO, 1997; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; FREITAS JÚNIOR et al., 2006; MIRANDA FILHO; GERALDI, 1984; VEIGA; FERREIRA; RAMALHO, 2000).

Os genótipos que compõem o dialelo inicialmente são avaliados em experimentos, com repetições, seguindo delineamento experimental adequado, sendo os blocos incompletos os mais comuns. Realiza-se uma análise de variância da forma usual, e, então, efetua-se a análise dialélica.

Uma das alternativas para aumentar a eficiência das avaliações das possíveis combinações foi proposta por DAVIS (1927), na qual as linhagens são avaliadas cruzando-as com um testador comum, a grande vantagem da utilização do esquema chamado de “*top cross*” é a facilidade na condução dos cruzamentos. Além disso, existe a possibilidade de obter um grande número de combinações híbridas, assim um número elevado de linhagens é avaliado (MIRANDA FILHO; VIÉGAS, 1987). A utilização de híbrido simples como testador é um processo muito aplicado, assim como, linhagens elite (HULL, 1945; MIRANDA FILHO; GORGULHO, 2001; MIRANDA FILHO; VIÉGAS, 1987). No entanto a escolha do testador tem sido motivo de discussão pois segundo Souza Junior (2001) o uso de linhagens elites como testadora é indicado quando o objetivo do programa é a obtenção de híbridos simples; quando o objetivo for à obtenção de híbridos triplos deve-se usar como testador um híbrido simples. Sendo assim utilizando a média desses híbridos, podem ser efetuados dois tipos de seleção: quando aplica-se uma alta intensidade de seleção, obtém-se híbridos simples com estas linhagens elites ou híbridos testadores, e então, quando aplica-se uma intensidade de seleção mediana, seleciona-se para capacidade de combinação. Ressalta que a utilização de intensidade mediana de seleção é utilizada devido ao fato de que as correlações entre as capacidades de combinação das linhagens com diversos tipos de testadores serem muito baixas para se ter algum valor preditivo e, portanto, uma alta intensidade de seleção só pode ser aplicada para um

testador específico, pois, a probabilidade de selecionar linhagens com alta capacidade de combinação para testadores distintos é muito baixa.

Avaliações analisando o esquema de cruzamento dialélico e “*top-cross*” foram amplamente estudados, sendo que, em alguns casos indica-se a utilização do “*top-cross*” em substituição de cruzamento dialélico, desde que o objetivo não seja identificar cruzamentos específicos (BELLUCCI, 1995), Gorgulho (1997) verificou limitações do esquema “*top-cross*” em relação ao dialelo parcial, indicando este em avaliações de populações no início dos programas de melhoramento, onde a variabilidade presente é alta. Apesar da grande utilização de cruzamentos “*top-cross*” ele não é um testador perfeito, pois sempre existe a possibilidade de eliminação de linhagens úteis por não apresentar capacidade combinatória com o testador utilizado (HALLAUER, 1975).

2.8 Heterose e endogamia

O termo heterose originalmente proposto por SHULL em 1908/1909, define heterose como o vigor de híbrido manifestado em gerações heterozigotas derivadas de cruzamento entre indivíduos endogâmicos e geneticamente divergentes. Em outras palavras, o termo heterose é aplicado ao valor médio do comportamento do híbrido em relação à média de seus genitores, para uma ou mais características, manifestando-se quando o caráter avaliado no híbrido é maior (heterose positiva) ou menor (heterose negativa) do que a média dos genitores (DESTRO; MONTÁLVAN, 1999). Para Costa (1996), o termo é utilizado para descrever a manifestação da superioridade de um caráter quantitativo em combinações híbridas de plantas e de animais, sendo a expressão genética dos efeitos benéficos da hibridação (JÚNIOR, 1996). Outro termo foi cunhado por Dangaria et al. (1987) no qual utilizaram o termo heterobeltiose em referência à heterose comercial.

A “heterose negativa” descrita anteriormente, resultante do comportamento médio inferior de um híbrido em relação à média de seus pais, não necessariamente é reflexo de ausência de dominância, ela deve ser compreendida como dominância direcionada a diminuição da expressão do caráter, isso pode ser evidenciado quando analisamos redução do ciclo, número de afilhos, altura de planta onde a redução do

caráter é o objetivo dos cruzamentos (OLIVEIRA et al., 1993). Os efeitos de dominância podem anular-se pela ocorrência de *loci* com dominância positiva e negativa, não sendo possível a identificação de heterose. Neste sentido, a heterose é o somatório dos efeitos favoráveis ao vigor dos *loci* em heterozigose na geração filial (FALCONER, 1981; RESENDE, 2002).

O fenômeno da heterose verifica-se tanto em híbridos resultantes de constituições genéticas divergentes como em híbridos provenientes do cruzamento entre linhas endogâmicas, resultantes de genes que manifestam algum grau de dominância (parcial, completa ou sobredominância). As linhas endogâmicas constituem as unidades básicas para a formação do milho híbrido, de elevado valor heterótico (MIRANDA FILHO; VIÉGAS, 1987). A utilização da heterose possui inúmeras vantagens entre elas: (A) associar características de genitores distintos no menor espaço de tempo possível; (B) obter genótipos superiores em um prazo relativamente curto; (C) utilizar interações gênicas na geração híbrida; (D) produzir genótipos uniformes; (E) conseguir menor interação com o ambiente na geração F₁ e (F) produzir sementes de milho híbrido comercialmente, com reflexos favoráveis sobre a economia da região (PATERNIANI, 1978).

Por sua vez, a endogamia, que se refere ao cruzamento de indivíduos com certo grau de parentesco, leva à perda de vigor, fenômeno contrário da heterose. Estes cruzamentos endogâmicos proporcionam a melhor forma de fixar alelos recessivos, isto pode ser importante para o melhorista à medida que, por consequência do efeito de dominância que favorece a expressão singular do alelo, não ocorre a expressão fenotípica deste indivíduo. Este mesmo princípio pode ser usado para alelos de efeito deletério recessivo, os quais são mais importantes, pois podem ser eliminados da população quando não se tem conhecimento *a priori* do seu efeito ou identidade genética. Linhas endogâmicas, quando cruzadas, apresentam aumento dos caracteres reduzidos pelas autofecundações sucessivas (FALCONER, 1981). Este fenômeno tem sido altamente explorado em programas de melhoramento de milho híbrido, permitindo a identificação de populações divergentes que servirão de base para o desenvolvimento de linhagens endogâmicas que serão, posteriormente, empregadas em cruzamentos (SILVA; MIRANDA FILHO, 2003).

A ação gênica responsável pela manifestação da heterose ainda é tema de discussões e várias teorias têm sido propostas para explicá-la, sendo as duas principais a teoria da dominância e da sobredominância (CROW, 1948). A teoria de

dominância foi proposta por Bruce (1910) e Davenport (1908), segundo qual a heterose ocorre pelo acúmulo, no híbrido, de genes dominantes oriundos de ambos os pais. De acordo com esta teoria os alelos recessivos potencialmente deletérios ficariam ocultos nos heterozigotos obtidos em F_1 e os prejuízos decorrentes da homozigose para esses alelos seriam evitados; a segunda hipótese da sobredominância proposta por East, (1908) e Shull (1908), explica que o vigor apresentado pelas plantas F_1 ocorre devido ao elevado grau de heterozigose. A união das duas formas alélicas do heterozigoto é superior à ação separada de qualquer um dos alelos em homozigose, ou seja, os *loci* heterozigóticos seriam superiores aos homozigóticos.

Mesmo com a aceitação inicial da hipótese de dominância, estudos mais recentes sugerem a sobredominância (GOWEN, 1952; STUBER et al., 1992) e outro ainda a hipótese de pseudo-sobredominância (COCKERHAM; ZENG, 1996; GARDNER, 1963; MOLL, 1964), principalmente pela identificação de *loci* qualitativos e de recessivos deletérios ligados a dominantes. A epistasia também foi investigada por Paterniani (1974) quanto ao seu possível efeito sobre a heterose. No milho, a epistasia se mostrou importante para alguns caracteres estudados.

Outras teorias sobre a heterose tentam explicá-la, mas nenhuma proporcionou tanta informação quanto a dominância e sobredominância, porém para o melhorista, o que importa realmente é saber se a heterose pode ser manipulada a fim de gerar formas mais produtivas (SPRAGUE, 1983).

A heterose tem sido amplamente explorada em programas de melhoramento de milho híbrido (SILVA; MIRANDA FILHO, 2003). Além do milho outras culturas tem-se explorado a heterose, seja em plantas alógamas como abóbora, brócolis, cebola, cenoura, couve-flor, melancia, melão, pepino e repolho (PEARSON, 1983), bem como em plantas autógamias como tomate e pimentão. Deve-se ressaltar que a heterose seja um efeito desejado, em alguns casos, pode ser um problema para o melhorista, por exemplo, frutos demasiadamente grandes podem ser rejeitados pelo consumidor.

A exploração da heterose na confecção de híbridos é a principal razão do sucesso das empresas de sementes, possibilitando assim o desenvolvimento de novas e melhores cultivares, mais produtivas, agregando características como resistência às principais doenças e pragas da cultura, melhor arquitetura da planta, dentre outros caracteres diretamente relacionados à produção de grãos (STUBER, 1994).

2.9 Marcadores moleculares

Os melhoristas de plantas utilizam diversas ferramentas para auxiliar na identificação de genótipos superiores em uma população segregante. Dentre estas ferramentas, os marcadores moleculares têm-se mostrado de grande potencial no melhoramento de plantas. Já no início do século passado, Sax (1923) associou marcadores morfológicos (coloração do grão de feijão) com caracteres quantitativos (tamanho do grão). Porém o desenvolvimento destes estudos foi dificultado devido ao pequeno número de marcadores morfológicos disponíveis, a dificuldade de obtenção de população segregante para estes marcadores e herança dominante do marcador. Somente com o desenvolvimento e aperfeiçoamento das técnicas de marcadores moleculares é que o mapeamento destes caracteres voltou a receber atenção dos pesquisadores, com o intuito de entender melhor como os genes atuam no controle genético destes caracteres e como podem ser utilizados em programas de melhoramento de plantas.

Os marcadores moleculares começaram a ser empregados na década de 80 e são assim denominados por utilizarem o polimorfismo da molécula de DNA, havendo para isso grande variedade de técnicas desenvolvidas (LYNCH; WALSH, 1998). Os marcadores moleculares ocorrem em grande número, o que poderá possibilitar a saturação de genomas de diferentes espécies e o mapeamento dos *loci* que controlam caracteres quantitativos, o que não era possível com o uso dos marcadores fenotípicos e isoenzimáticos então disponíveis e consistia no maior entrave à utilização desses tipos de marcadores no estudo dos caracteres quantitativos (THODAY, 1961).

O primeiro marcador molecular desenvolvido foi o RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphisms*), idealizado por Botstein *et al.* (1980) e utilizado na construção dos primeiros mapas genéticos de animais, plantas e também da espécie humana. Os marcadores RFLP apresentam expressão codominante e grande polimorfismo, sendo encontrados em número praticamente ilimitado. Entretanto, apresentam algumas desvantagens, como a extensa demanda de mão-de-obra e também a necessidade da existência de uma biblioteca de sondas de DNA disponível para a espécie.

O surgimento de técnicas baseadas na *Polymerase Chain Reaction* (PCR) (MULLIS; FALOONA, 1987) possibilitaram a ampliação do uso dos marcadores moleculares devido à facilidade de emprego, rapidez, versatilidade e sensibilidade do método. Uma das técnicas é o RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*), idealizado por Williams *et al.* (1990) e Welsh; McClelland (1990). *Primers* curtos (cerca de 10 nucleotídeos), aleatórios, promovem em uma região determinado do DNA sucessivas reações de amplificação gerando uma grande quantidade de sequências, isso constitui uma grande vantagem, além da própria facilidade de operação, pois não há necessidade de conhecimento prévio da sequência alvo. Algumas desvantagens do uso de marcadores RAPD é devido a expressão dominante, o que reduz o conteúdo informativo, e apresentam baixa reprodutibilidade.

Associando a especificidade dos sítios de restrição do RFLP à praticidade da amplificação do PCR surgiu o AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), que se tornou uma poderosa ferramenta na caracterização de genomas e no mapeamento genético (VOS *et al.*, 1995). Com o emprego de marcadores AFLP é possível a análise simultânea de grande número de fragmentos, possibilitando uma ampla amostragem do genoma (AJMONE MARSAN *et al.*, 2001), e o número de *loci* marcadores avaliados em um único gel é o maior dentre todas as tecnologias disponíveis (VOS *et al.*, 1995). Além disso, por utilizar *primers* mais longos, esse marcador possui maior robustez e reprodutibilidade comparado ao RAPD. As principais desvantagens da técnica é a expressão dominante das marcas e o trabalhoso procedimento envolvido na análise.

Os marcadores moleculares denominados SSR (*Simple Sequence Repeats*), ou microssatélites (LITT; LUTY, 1989) foram um dos tipos de marcadores genéticos mais utilizados durante a última década (SCHLÖTTERER, 2000). Os microssatélites são definidos como sequências curtas do genoma repetidas em tandem, com um a quatro nucleotídeos de comprimento. A vantagem do emprego dos marcadores microssatélites, tendo em vista os vários tipos existentes, está no fato de apresentarem grande polimorfismo, que é devido principalmente à variação da extensão alélica causada pela diferença no número de unidades repetidas entre alelos, serem abundantes e distribuídos ao acaso no DNA de animais e plantas. Isto permite cobertura completa de quaisquer desses genomas, e são multialélicos, estáveis e possuem caráter codominante (MORGANTE; OLIVIERI, 1993). Vários autores afirmam que estas características fazem dos microssatélites os marcadores

mais apropriados para o mapeamento genético (FERDIG; SU, 2000; RÖDER et al., 1998; SENIOR et al., 1996) e estudos de diversidade genética (THOMAS et al., 1999) e de evolução (BUCHANAN et al., 1994).

O desenvolvimento de marcadores moleculares nos últimos tempos permite novas e promissoras perspectivas para a análise de caracteres quantitativos, pois permitem detectar, mapear densamente e estimar os efeitos dos *locos* que controlam estes caracteres (QTLs), e suas interações com ambientes. Simultaneamente à evolução das técnicas de marcadores moleculares, as metodologias para a detecção ou mapeamento de QTLs e a obtenção de estimativas dos seus efeitos genéticos, apresentaram rápido desenvolvimento (LYNCH; WALSH, 1998).

A associação com marcadores moleculares permite a estimação dos efeitos gênicos (efeitos aditivos, dominantes e epistáticos) dos QTLs associados a marcadores, bem como suas interações com ambientes. Apesar da existência de inúmeras pesquisas que realizaram a análise genética de diversos caracteres de importância econômica/agronômica em milho tropical (VENCOVSKY; MIRANDA FILHO; SOUZA, 1988) a maior parte dos estudos de estimativas de componentes de variância, grau médio de dominância, e de efeitos genéticos de médias relatados, referem-se a germoplasma de milho temperado (HALLAUER; CARENA; FILHO, 2010).

O desenvolvimento dos marcadores moleculares representa um grande avanço no conhecimento dos caracteres quantitativos devido à disponibilidade de um número suficiente de marcadores para a associação aos diferentes alelos de uma espécie. Com isso, mapas genéticos contendo grande número desses marcadores foram construídos ao longo do tempo para várias espécies, possibilitando o mapeamento dos *locos* controladores dos caracteres quantitativos. O mapeamento de QTLs consiste, portanto, na determinação da presença, localização e estimação dos efeitos de tais *locos*. Diversas metodologias para o mapeamento de QTLs foram sendo desenvolvidas, inicialmente com a análise de marcas simples, em seguida o mapeamento por intervalo (LANDER; BOTSTEIN, 1989), o mapeamento por intervalo composto (JANSEN; STAM, 1994; ZENG, 1994), o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou caracteres (JIANG; ZENG, 1995) sucedido pelo mapeamento de múltiplos intervalos (KAO; ZENG; TEASDALE, 1999), com sucessivo avanço tanto em relação ao número de informações obtidas como em relação à precisão das mesmas. Metodologias mais recentes possibilitam além da

obtenção das informações essenciais ao mapeamento-presença, localização e efeitos dos QTLs também a determinação do efeito da interação QTLs x ambientes e de efeitos epistáticos entre QTLs.

Já comentado, o caráter de maior importância nos programas de melhoramento de milho é a produção de grãos. Por ser um caráter quantitativo, as dificuldades inerentes ao incremento da produção são as mesmas mencionadas para todos os caracteres de expressão complexa. Na cultura do milho, são vários os estudos em que se procura tornar mais eficiente o melhoramento genético para produção de grãos por meio de seleção indireta, realizada em caracteres altamente a ela correlacionados e que possuam estimativas de coeficiente de herdabilidade mais elevadas (FALCONER; MACKAY, 1996).

2.10 Seleção assistida por marcadores em milho

A seleção assistida por marcadores (SAM) corresponde à incorporação da tecnologia dos marcadores moleculares para maximizar o processo seletivo realizado em programas de melhoramento (EDWARDS; STUBER; WENDEL, 1987; LANDE; THOMPSON, 1990; RIBAUT et al., 2002). Uma das principais aplicações desta tecnologia consiste em utilizar as informações obtidas com o mapeamento de QTLs no processo de seleção de genótipos superiores em programas de melhoramento (RIBAUT et al., 2002). Diversos trabalhos sobre o uso da SAM já foram conduzidos em diferentes espécies, sendo reportados tanto sucessos, quanto insucessos com o seu emprego (AHMADI et al., 2001; FALEIRO et al., 2004; LIANG et al., 2004; MOREAU; CHARCOSSET; GALLAIS, 2004; TWARDOWSKA; MASOJC; MILCZARSKI, 2005).

A utilização de marcadores moleculares para transferência de QTLs via retrocruzamento foi realizada com sucesso por Stuber; Sisco (1991) no qual os resultados indicaram a possibilidade do uso de marcadores moleculares tanto no mapeamento quanto no direcionamento da transferência de QTLs de interesse, com eficiente redução no tempo de obtenção de genótipos melhorados de pelo menos duas vezes em relação ao processo tradicional. Outro trabalho também obteve as mesmas conclusões, bem como, relatou dificuldade na predição do fenótipo para

caracteres quantitativos controlados por grande número de genes, devido provavelmente à interação QTLs x ambientes (RIBAUT et al., 2002).

Comparação entre a seleção fenotípica e a seleção realizada utilizando-se marcadores moleculares, demonstraram que a seleção fenotípica foi mais eficiente que a seleção via marcadores moleculares na maioria das avaliações envolvendo diversas populações. Ressalta-se ainda, a equivalência dos dois métodos e a maior eficiência da seleção realizada via marcadores, relatadas para algumas populações, são suficientes para considerar a SAM uma técnica promissora e necessária para programas de melhoramento, no intuito de maximizar a eficiência e gerar ganho cada vez maiores (FLINT-GARCIA et al., 2003).

Alguns problemas podem ser detectados, devido ao uso da SAM, tais como: a dependência da avaliação fenotípica do caráter quantitativo realizada no início do mapeamento do QTL, e ela deve ser realizada com a maior responsabilidade possível, pois a análise subsequente depende da confiabilidade dos dados desta análise (DEKKERS; HOSPITAL, 2002). A ocorrência de interação QTLs x ambientes, representa a principal limitação do método, esta interação é responsável pela inconsistência na expressão dos QTLs em ambientes diferentes daquele onde o mapeamento foi realizado. Outra dificuldade refere-se à presença de efeitos epistáticos entre os numerosos *loci* controladores do caráter quantitativo, alterando sua expressão (RIBAUT et al., 2002). Dependendo da técnica de genotipagem a ser utilizada o custo e o tempo de execução pode ser um fator limitante para o uso da SAM. Por exemplo para amostras de tamanho pequeno ou pequeno número de marcadores, o custo por dado coletado na genotipagem é alto, sendo diluído à medida em que um desses fatores aumenta. Quando um grande número de marcadores é utilizado, o custo independe do tamanho da amostra ou número de plantas genotipadas. Por outro lado, quando é utilizado pequeno número de marcadores, o processo apenas será viável em termos de custo caso sejam genotipadas algumas centenas de plantas (RIBAUT et al., 2002).

2.11 Mapeamento de QTLs

O estudo indireto, por meio da associação com marcadores genéticos constitui-se a principal metodologia para o conhecimento do número aproximado de *loci* atuando no controle genético dos caracteres quantitativos, de como esses *loci* encontram-se distribuídos no genoma e qual a intensidade dos efeitos desses *loci* (DEKKERS; HOSPITAL, 2002; DOERGE, 2002). A tecnologia mais recente no que se refere ao estudo dos caracteres quantitativos, é o mapeamento de QTLs, consiste essencialmente na detecção da presença do QTL, sua localização no genoma, estimação de seus efeitos genéticos e de suas interações com outros QTLs e com o ambiente (RIBAUT et al., 2002).

Para a realização do mapeamento de QTLs é necessário que se possua, impreterivelmente, variabilidade para os caracteres estudados. A constituição da população para estudo de mapeamento deve possuir linhagens que sejam altamente contrastantes para os caracteres em estudo. Há vários tipos de populações que podem ser utilizadas, as populações F_2 por apresentarem o máximo desequilíbrio de ligação é preferencialmente utilizada em estudos de mapeamento. Young (1994) considera essa população como sendo a mais indicada para a construção de mapas moleculares. Também populações obtidas por retrocruzamentos "*backcrosses*" (F_1 x genitor A ou B) são muito utilizadas no mapeamento de QTLs. No entanto estas duas populações apresentam um inconveniente em comum, os indivíduos destas populações são únicos, não permitindo a avaliação em experimentos com repetições e em vários locais. Para resolver esta limitação procede-se a genotipagem em plantas na geração F_2 as avaliações fenotípicas dos caracteres quantitativos são feitas em progênies $F_{2:3}$, as quais produzem maior número de sementes e podendo, conseqüentemente, ser avaliadas em experimentos com repetições e em vários locais. Este artifício é permitido para as duas populações tendo em vista que uma progênie $F_{2:3}$ representa os gametas da planta F_2 correspondente (LYNCH; WALSH, 1998).

Os principais delineamentos utilizam linhagens homozigóticas como genitores, isso para gerar populações segregantes com o máximo de desequilíbrio de ligação

entre o QTL e o marcador, causando a associação entre eles, além dos cruzamentos controlados, a migração e a seleção podem gerar desequilíbrio de ligação. Os desvios em relação às proporções esperadas pela segregação independente de alelos de *loci* diferentes é que permitem a detecção e mapeamento de QTLs.

Para realização de mapeamento de QTLs, dois processos são fundamentais, a genotipagem e a fenotipagem, a genotipagem é geralmente feita de um certo número de plantas da população, de preferência algumas centenas, utilizando-se o maior número possível de marcadores, cobrindo preferencialmente todo o genoma, sendo construído o mapa genético da população. Das plantas da população genotipadas são originadas progênies, avaliadas em experimentos com repetições, sendo obtidas as informações fenotípicas dos caracteres em estudo. Por fim, essas informações são associadas ao mapa genético existente empregando-se o procedimento genético-estatístico mais apropriado para o mapeamento de QTLs.

Diversas metodologias foram desenvolvidas visando identificar a ligação de um marcador a um QTL. A primeira metodologia desenvolvida foi o mapeamento de marcas simples (*single marker analysis*), é o procedimento mais simples para se detectar QTLs, e consiste na associação da expressão do QTL à presença de um marcador, sendo realizadas análises para cada marcador separadamente, este foi o procedimento adotado desde as primeiras tentativas de se associar um caráter quantitativo a um marcador genético. A análise consiste na verificação da diferença entre as médias fenotípicas do caráter para cada uma das classes genotípicas de um dado marcador, que devem possuir distribuição de frequência 1:2:1 ou 1:1, correspondente ao tipo de população utilizada respectivamente, F₂ ou retrocruzamentos. Se as diferenças entre as médias fenotípicas das classes forem estatisticamente significativas, pode-se inferir que existe um QTL ligado à marca sob análise (LYNCH; WALSH, 1998). Vários procedimentos estatísticos podem ser utilizados, como o teste t, análise de variância, regressão linear simples ou método da máxima verossimilhança (LOD score) (DOERGE; ZENG; WEIR, 1997; ZENG, 1994). O método possui bastante limitação apesar de ser vantajosamente simples, em detrimento de cada marcador ser analisado individualmente, não é possível identificar se uma marca está ligada a um ou mais QTLs simultaneamente, e assim determinar o número de QTLs em questão. Esta metodologia também confunde efeito e posição de QTLs, não havendo distinção entre a ocorrência de um QTL de pequeno efeito situado próximo ao marcador e de um QTL de grande efeito mais distante do mesmo

marcador (LYNCH; WALSH, 1998). Isso ocorre porque, quanto maior a distância entre o marcador e o QTL, maior será a frequência de recombinação. Além disso, os efeitos genéticos do QTL são subestimados, pois seus estimadores são viesados pela fração de recombinação entre o marcador e o QTL. Esse viés, por sua vez, gera a necessidade de se utilizar amostras de tamanho grande na análise (LANDER; BOTSTEIN, 1989) e ainda a utilização de um grande número de marcadores segregantes cobrindo todo o genoma (TANKSLEY, 1993) neste caso, os QTLs em potencial estariam fortemente ligados a pelo menos um marcador.

O mapeamento por intervalo (*interval mapping* - IM) proposto por LANDER; BOTSTEIN (1989) teve como objetivo sanar problemas da análise de marcas simples, passando a ser o método padrão de mapeamento de QTLs nos anos subsequentes (BOHN et al., 1997). Nesse método, ao invés de marcas individuais, são considerados na análise pares de marcas adjacentes e um QTL potencial, flanqueado por essas duas marcas. A detecção da presença e a estimação dos efeitos dos QTLs são realizados dentro de cada intervalo entre marcas, analisando-se cada intervalo separadamente, utilizando-se o método da máxima verossimilhança e considera-se uma extensão do método de máxima verossimilhança para marcas simples. Dentre as vantagens do mapeamento por intervalo têm-se a representação mais clara da presença dos QTLs ao longo do genoma, outra vantagem é o menor número de progênies requeridas para a análise (LANDER; BOTSTEIN, 1989). E ainda é possível, o estabelecimento de intervalos de confiança para as posições estimadas dos QTLs utilizando o valor da razão da verossimilhança expresso na forma de “*LOD score*”, de acordo com o critério denominado “*one LOD support interval*” (LANDER; BOTSTEIN, 1989; LYNCH; WALSH, 1998). Apesar do avanço destas técnicas em relação à análise de marca simples, o mapeamento por intervalo pode apresentar diversos problemas, e o principal deles refere-se às situações em que múltiplos QTLs estão presentes em um mesmo cromossomo, pois nesses casos, os efeitos de QTLs situados fora do intervalo sob análise irão influenciar no mapeamento do QTL em questão, cujo efeito não pode ser individualizado pelo modelo empregado, o teste por sua vez detecta “QTLs” inexistentes, estes são denominados “QTLs fantasmas”. Além disso, o uso de apenas duas marcas por vez limita a eficiência do método, que não aproveita a informação de marcas fora do intervalo mapeado e que porventura possuam associação com o caráter (LANDER; BOTSTEIN, 1989; ZENG, 1994).

Jansen (1992, 1993) e Zeng (1993, 1994) apresentaram de forma independente o mapeamento por intervalo composto (*composite interval mapping* – CIM). O princípio do método é o controle dos efeitos de QTLs situados fora do intervalo que está sendo mapeado. Desse modo é possível, portanto, identificar a posição e obter as estimativas dos parâmetros genéticos relativos a um dado QTL, sem o viés provocado pela influência de outros QTLs, ligados ou não. Esse controle é garantido pelo modelo adotado, baseado em um modelo de regressão múltipla entre a observação fenotípica do caráter e o conjunto de marcadores, possuindo como uma de suas propriedades o fato de que o efeito eventualmente detectado no mapeamento em um dado intervalo depende tão somente dos efeitos dos QTLs nele presentes (ZENG, 1994). Como vários marcadores são incluídos no modelo além dos flaqueadores do intervalo em análise, há um maior controle da variância genética residual, o que aumenta o poder do teste estatístico e a precisão do mapeamento. Os marcadores utilizados para essa finalidade são denominados cofatores (ZENG, 1994). O método mais utilizado para detecção é o “*stepwise*”, ele adiciona os marcadores no método, um por vez, por ordem de associação com o caráter, que pode ser determinada pelo coeficiente de correlação, correlação parcial ou coeficiente de regressão linear simples, sendo que a sua permanência depende da significância de seu efeito.

A cada inclusão de um novo marcador, observa-se a significância dos efeitos dos demais presentes no modelo, eliminando-se aqueles menos informativos, obtendo-se assim o conjunto de cofatores que melhor explica a variação do caráter segundo o modelo de regressão múltipla. Após selecionados os marcadores que irão compor o modelo é então efetuado o mapeamento. O mapeamento por intervalo composto, por definição, controla os efeitos de QTLs situados à esquerda da marca e à direita da marca, mas não é capaz de realizar esse controle sobre efeitos de possíveis QTLs presente nos intervalos adjacentes a aquele considerado.

Por sua vez, Kao; Zeng; Teasdale (1999) propuseram a técnica de mapeamento por intervalo múltiplo (*Multiple Interval Mapping* - MIM). Este método baseia-se no modelo de Cockerham (1954) para interpretação de parâmetros genéticos e no método de máxima verossimilhança. O MIM apresenta algumas vantagens potenciais, como maior eficiência e precisão na identificação de QTLs; entendimento e identificação de padrões epistáticos; os efeitos epistáticos são estimados sem vieses, ao contrário de outros métodos; pode-se aumentar a eficiência da seleção assistida por marcadores, capitalizando os efeitos epistáticos.

Uma questão de grande importância para o mapeamento de QTLs é a determinação do limite crítico ou “*threshold*” a ser utilizado na análise, que corresponde ao valor razão da verossimilhança acima do qual o QTL será declarado presente. O valor da razão da verossimilhança pode ser expresso na forma de LOD score, o que facilita a compreensão da magnitude do teste pelo uso de escala logarítmica. Assim, um valor de LOD score igual a 3 em uma dada posição no intervalo mapeado indica que a hipótese da ocorrência do QTL é 1.000 vezes mais provável que a hipótese da não ocorrência. Em geral, para trabalhos de mapeamento de QTLs na cultura do milho, os limites críticos empregados possuem valores de LOD scores entre 2 e 3.

Existem inúmeros relatos sobre mapeamento de QTLs em milho para vários caracteres (AGRAMA; MOUSSA, 1996a, 1996b; AGRAMA et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001; CARDINAL et al., 2001; FLINT-GARCIA et al., 2003; LÜBBERSTEDT et al., 1998; MANGOLIN et al., 2004; MOREIRA, 2005; RIBAUT et al., 1997b; SIBOV et al., 2003a, 2003b; STUBER; EDWARDS; WENDEL, 1987) o que permite inferir que de acordo com os estudos até o momento os QTLs mapeados para caracteres quantitativos em milho estão localizados ao longo de todo o genoma e não concentrados em determinada região.

2.12 Interação QTLs x ambientes

Na cultura do milho, a identificação da interação QTLs x ambientes é de grande importância principalmente em nosso país de dimensões continentais e de clima tropical, em que a diversidade de ambientes devido às variações edafoclimáticas é bastante ampla.

A interação QTLs x ambientes corresponde à ocorrência de efeitos genéticos de magnitudes não coincidentes para dado QTL mapeado em diversos ambientes, ou a não expressão do QTL em alguns dos ambientes avaliados (JIANG; ZENG, 1995; LYNCH; WALSH, 1998), sendo relatada em vários trabalhos na literatura, para grande número de espécies (ASINS et al., 1994; CAO et al., 2001; CROSSA et al., 1999; JANSEN et al., 1995; MALOSETTI et al., 2004; YADAV et al., 2003).

Mesmo com o desenvolvimento de diversas metodologias estatístico-genéticas para o teste da ocorrência de interação QTLs x ambientes, sua aplicação na cultura do milho ainda é restrita (BOHN et al., 1996, 1997; CROSSA et al., 1999; GROH et al., 1998; JIANG; ZENG, 1995; PIEPHO, 2005; YANG; ZHU, 2005).

Para vários caracteres morfológicos e fisiológicos em milho foi realizado o mapeamento de QTLs em apenas um ambiente, relatando a necessidade de avaliações posteriores utilizando vários ambientes para a identificação de QTLs estáveis, considerando-se a ocorrência do efeito ambiental na expressão dos caracteres (VELDBOOM; LEE, 1994; e VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994). Beavis *et al.* (1994), utilizando a mesma população estudada por STUBER *et al.* (1992), relataram a falta de coincidência entre os QTLs mapeados para produção de grãos nos dois estudos, concluindo que tal resultado, em parte, é atribuído à ocorrência da interação QTLs x ambientes. Outro trabalho relata a consistência de QTLs mapeados para produção de grãos em dois ambientes, evidenciando baixo efeito da interação (AJMONE-MARSAN et al., 1995).

Veldboom; Lee (1996) realizaram o mapeamento de QTLs em dois ambientes, com a finalidade de comparar os QTLs identificados em cada um deles. Neste estudo foram mapeados 39 QTLs, para todos os caracteres em questão, e os resultados indicam que apenas 50% dos QTLs mapeados em ao menos um dos ambientes foram identificados nos dois ambientes simultaneamente. Isto indica que a avaliação realizada em apenas um deles seria insuficiente para a elucidação do número aproximado de QTLs envolvidos no controle dos caracteres, o que caracteriza a ocorrência da interação QTLs x ambientes. Outros estudos corroboram com a existência da interação, Ribaut *et al.* (1997a) identificou diferenças nos QTLs mapeados para todos os caracteres. Austin; Lee (1998) identificaram que 83% dos QTLs mapeados para todos os caracteres foram identificados em apenas um dos ambientes, evidenciando baixa correspondência entre os QTLs mapeados em ambos, indicando que o efeito da interação QTLs x ambientes refere-se tanto à expressão de QTLs diferentes em diversos ambientes quanto às diferenças nas magnitudes dos efeitos dos QTLs nos ambientes considerados.

Os QTLs, tem a capacidade de identificar genes candidatos ou elementos regulatórios envolvidos no controle genético de características quantitativas. Esses genes e elementos podem ser, posteriormente, testados e eventualmente utilizados, na tentativa de auxiliar no desenvolvimento de culturas agrícolas.

Referências

abiMilho. Disponível em: <www.abimilho.com.br>. Acesso em: 15 abr. 2016.

AGRAMA, H. A et al. Mapping of QTL for downy mildew resistance in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 99, n. 3-4, p. 519–523, ago. 1999.

AGRAMA, H. A. S.; MOUSSA, M. E. Identification of RAPD markers tightly linked to the dwarf mosaic virus resistance gene in maize. **Maydica**, v. 41, n. 3, p. 205–210, 1996a.

AGRAMA, H. A. S.; MOUSSA, M. E. Mapping QTLs in breeding for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). **Euphytica**, v. 91, n. 1923, p. 89–97, 1996b.

AGUIAR, C. G. DE et al. Análise dialélica de linhagens de milho na safrinha. **Ciência Rural**, v. 34, p. 1731–1737, 2004.

AHMADI, N. et al. Genetic basis and mapping of the resistance to Rice yellow mottle virus. III. Analysis of QTL efficiency in introgressed progenies confirmed the hypothesis of complementary epistasis between two resistance QTLs. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 103, n. 6-7, p. 1084–1092, 2001.

AJMONE MARSAN, P. et al. Identification of QTLs for grain yield and grain-related traits of maize (*Zea mays* L.) using an AFLP map, different testers, and cofactor analysis. **TAG Theoretical and Applied Genetics**, v. 102, n. 2-3, p. 230–243, 19 fev. 2001.

AJMONE-MARSAN, P. et al. In an elite cross of maize a major quantitative trait locus controls one-fourth of the genetic variation for grain yield. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 90, n. 3-4, p. 415–424, 1995.

ALLARD, R. W. Estimation of prepotency from lima bean diallel cross data. **Agronomy Journal**, v. 48, n. 12, p. 537–543, 1956.

ALLARD, R. W. **Princípios do melhoramento genético de plantas** São Paulo Edgard Blucher, , 1971.

AMIRUZZAMAN, M. et al. Combining Ability and Heterosis for Yield and Component Characters in Maize. **Academic Journal of Plant Sciences**, v. 3, n. 2, p. 79–84, 2010.

AMORIM, E. P.; SOUZA, J. C. DE. Híbridos de milho inter e intrapopulacionais obtidos a partir de populações S0 de híbridos simples comerciais. **Bragantia**, v. 64, n. 4, p. 561–567, 2005.

ARAUS, J. L. Plant Breeding and Drought in C3 Cereals: What Should We Breed For? **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 925–940, 15 jun. 2002.

ASINS, M. J. et al. Genotype x environment interaction in QTL analysis of an intervarietal almond cross by means of genetic markers. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, p. 358–364, 1994.

AUSTIN, D. F.; LEE, M. Detection of Quantitative Trait Loci for Grain Yield and Yield Components in Maize across Generations in Stress and Nonstress Environments. **Crop Science**, v. 38, n. 5, p. 1296, 1998.

AUSTIN, D. F.; LEE, M.; VELDBOOM, L. R. Genetic Mapping in Maize with Hybrid Progeny across Testers and Generations. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 102, n. 1, p. 163–176, 2001.

AVELAR, B. D. C. Fatores climáticos. In: MAGNAVACA, R.; CASTANHEIRA, P. M. (Eds.). **Cultura do milho**. Brasília: EMBRATER, 1983. p. 3–5.

BARGHINI, A. **O milho na América do Sul Pré Colombiana: Uma história natural**. São Leopoldo: Instituto Anchieta de Pesquisas, 2004.

BEAVIS, W. D. et al. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F4 progeny from maize. **Crop Science**, v. 34, n. 4, p. 882–896, 1994.

BELLUCCI, A. A. **Avaliação de populações derivadas de híbridos de milho (*Zea mays* L.) em cruzamentos nos esquemas dialélicos e top cross**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 1995.

BERNARDO, R. Correlation between testcross performance of lines at early and late selfing generations. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 82, n. 1, p. 17–21, 1991.

BERNARDO, R. **Breeding for Quantitative Traits in Plants**. Minnesota: Stemma Press, 2010.

BISON, O.; RAMALHO, M. A. P.; RAPOSO, F. V. Potencial de híbridos simples de milho para extração de linhagens. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 27, n. 2, p. 348–355, abr. 2003.

BOHN, M. et al. QTL Mapping in Tropical Maize: I. Genomic Regions Affecting Leaf Feeding Resistance to Sugarcane Borer and Other Traits. **Crop Science**, v. 36, n. 5, p. 1352, 1996.

BOHN, M. M. et al. QTL Mapping in Tropical Maize: II. Comparison of Genomic Regions for Resistance to *Diatraea* spp. **Crop Science**, v. 37, n. 6, p. 1892, 1997.

BORDALLO, P. D. N. et al. Análise dialélica de genótipos de milho doce e comum para caracteres agrônômicos e proteína total. **Horticultura Brasileira**, v. 23, n. 1, p. 123–127, 2005.

BORÉM, A.; GIÚDICE, M. P. DEI. Cultivares Transgênicos. In: GALVÃO, J. C. C.; MIRANDA, G. V. (Eds.). . **Tecnologia de produção do milho**. [s.l.] Editora UFV, 2004. p. 366.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. V. **Melhoramento de Plantas**. Viçosa: UFV, 2009.

BOTSTEIN, D. et al. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. **American journal of human genetics**, v. 32, n. 3, p. 314–31, 1980.

BRUCE, A. B. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. **Science**, v. 32, n. 827, p. 627–628, 4 nov. 1910.

BUCHANAN, F. C. et al. **Determination of Evolutionary Relationships among Sheep Breeds Using Microsatellites** Genomics, 1994.

BUENO, L. C. DE S.; MENDES, A. N. G.; CARVALHO, S. P. DE. **Melhoramento de Plantas: princípios e procedimentos**. 2º. ed. [s.l.] UFLA, 2006.

BÜLL, L. T. Nutrição mineral do milho. In: BÜLL, L. T.; CANTARELLA, H. (Eds.). . **Cultura do milho: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba: POTAFOS, 1993. p. 301.

CAO, G. et al. Impact of epistasis and QTL??environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 103, n. 1, p. 153–160, 2001.

CARDINAL, A. J. et al. Tunneling by the European Corn Borer in Maize. **Crop science**, v. 41, n. 3134, p. 835–845, 2001.

CARVALHO, A. D. F. DE et al. Desempenho de híbridos de linhagens parcialmente endogâmicas de milho em regiões dos estados de Roraima e Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 27, n. 5, p. 985–990, out. 2003.

CASSMAN, K. G. et al. Meeting Cereal Demand While Protecting Natural Resources and Improving Environmental Quality. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 28, n. 1, p. 315–358, nov. 2003.

CHAVES, L. J.; MIRANDA FILHO, J. B. DE. Predicting variety composite means without diallel crossing. **Brazilian Journal of Genetics**, v. 20, n. 3, p. 501–506, set. 1997.

CIB. **Conselho de Informações sobre Biotecnologia**. Disponível em: <<http://cib.org.br>>.

COCKERHAM, C. C. An Extension of the Concept of Partitioning Hereditary Variance for Analysis of Covariances among Relatives When Epistasis Is Present. **Genetics**, v. 39, n. 6, p. 859–882, 1954.

COCKERHAM, C. C.; ZENG, Z. B. Design III with marker loci. **Genetics**, v. 143, n. 3, p. 1437–56, jul. 1996.

COSTA, M. N. DA. **Análise dialélica das capacidades geral e específica de combinação utilizando técnicas uni e multivariadas de divergência genética em mamoneira (*Ricinus communis* L.)**. [s.l.] Universidade Federal da Paraíba, 1996.

CROSSA, J. et al. Interpreting genotype x environment interaction in tropical maize using linked molecular markers and environmental covariables. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 99, n. 3-4, p. 611–625, 1999.

CROW, J. F. Alternative Hypotheses of Hybrid Vigor. **Genetics**, v. 33, n. 5, p. 477–487, 1948.

CRUZ, C. D. **Programa Genes - Biometria**. 1. ed. Viçosa: Editora UFV, 2006.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético - Volume 1**. 4ª. ed. [s.l.] Editora UFV, 2012.

CRUZ, C. D.; VENCOSKY, R. Comparação de alguns métodos de análise dialélica. **Revista Brasileira de Genética**, v. 12, n. 2, p. 425–438, 1989.

CRUZ, J. C.; FILHO, I. A. P.; QUEIROZ, L. R. **Milho - Cultivares para 2013-2014**. Disponível em: <<http://www.cnpms.embrapa.br/milho/cultivares/>>. Acesso em: 6 maio. 2016.

CRUZ, J. C.; FILHO, I. A. P.; SIMÃO, E. DE P. **478 Cultivares de milho estão disponíveis no mercado de sementes do Brasil para a safra 2014/2015**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2014.

DANGARIA, G. J. et al. Heterosis and combining ability analysis in castor. **Journal of Oilseeds Research (India)**, v. v. 4, n. 1, p. 46–53, 1987.

DARWIN, C. **The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom**. London: John Murray, 1876.

DAVENPORT, C. B. Degeneration, albinism and inbreeding. **Science**, v. 28, n. 718, p. 454–455, 2 out. 1908.

DAVIS, R. L. Report of the plant breeder. **Annual Report Agricultural Experiment Station University of Porto Rico**, p. 14–15, 1927.

DEKKERS, J. C. M.; HOSPITAL, F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. **Nature reviews. Genetics**, v. 3, n. 1, p. 22–32, 2002.

DESTRO, D.; MONTÁLVAN, R. **Melhoramento Genético de Plantas**. [s.l.] EDUEL, 1999.

DOEBLEY, J.; BACIGALUPO, A.; STEC, A. Inheritance of kernel weight in two maize-teosinte hybrid populations: Implications for crop evolution. **Journal of Heredity**, v. 85, n. 3, p. 191–195, 1994.

DOERGE, R. W. Multifactorial genetics mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. **Nature Reviews Genetics**, v. 3, n. 1, p. 43–52, 1 jan. 2002.

DOERGE, R. W.; ZENG, Z.; WEIR, B. S. Statistical Issues in the Search for Genes Affecting Quantitative Traits in Experimental Populations. **Statistical Science**, v. 12, n. 3, p. 195–219, 1997.

DUARTE, J. DE O.; MATTOSO, M. J.; GARCIA, J. C. **Milho: Importância Socioeconômica**. Disponível em: <http://www.agencia.cnptia.embrapa.br/gestor/milho/arvore/CONTAG01_8_168200511157.html>. Acesso em: 5 maio. 2016.

DUVICK, D. N. **Maize breeding: past, present and future**. CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO. **Anais...**Goiânia: CNPMS/EMBRAPA, 1994

DUVICK, D. N. Plant Breeding, an Evolutionary Concept. **Crop Science**, v. 36, n. 3, p. 539, 1996.

DUVICK, D. N. The Contribution of Breeding to Yield Advances in maize (*Zea mays* L.). In: SPARKS, D. (Ed.). **Advances in Agronomy**. Advances in Agronomy. 86. ed. Newark: Elsevier, 2005. v. 86p. 83–145.

DUVICK, D. N.; CASSMAN, K. Post–Green Revolution Trends in Yield Potential of Temperate Maize in the North-Central United States. **Crop Science**, v. 39, n. 6, p. 1622, 1999.

EAST, E. M. INBREEDING IN CORN. **The connecticut agricultural experiment station**, v. 24, p. 419–428, 1908.

EAST, E. M. The Distinction between Development and Heredity in Inbreeding. **The American Naturalist**, v. 43, n. 507, p. 173–181, 1909.

EBERHART, S. A.; GARDNER, C. O. A General Model for Genetic Effects. **Biometrics**, v. 22, n. 4, p. 864, dez. 1966.

EDWARDS, M. D.; STUBER, C. W.; WENDEL, J. F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative-trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action. **Genetics**, v. 116, n. 1, p. 113–25, maio 1987.

FALCONER, D.; MACKAY, T. **Introduction to quantitative genetics**. London,: Longman, 1996.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1981.

FALEIRO, F. G. et al. Use of molecular markers to accelerate the breeding of common bean lines resistant to rust and anthracnose. **Euphytica**, v. 138, n. 3, p. 213–218, 2004.

FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. **Produção de milho**. 2ª. ed. [s.l.: s.n.].

FANCELLI, A. L.; LIMA, U. A. Milho: produção, pré-processamento e transformação agroindustrial. **São Paulo: FEALQ**, 1982.

FERDIG, M. T.; SU, X. Z. Microsatellite markers and genetic mapping in *Plasmodium falciparum*. **Parasitology today (Personal ed.)**, v. 16, n. 7, p. 307–12, 2000.

FILHO, D. F. **Manual da Cultura do Milho**. [s.l.] Funep, 2007.

FLINT-GARCIA, S. A. et al. Phenotypic versus marker-assisted selection for stalk strength and second-generation European corn borer resistance in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 107, n. 7, p. 1331–1336, 2003.

FREITAS JÚNIOR, S. DE P. et al. Capacidade combinatória em milho-pipoca por meio de dialelo circulante. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, n. 11, p. 1599–1607, nov. 2006.

GALINAT, W. C. The Origin of Corn. In: SPRAGUE, G. F. (Ed.). . **Corn and Corn Improvement**. Madison: American Sociedade Agronomic, 1977. p. 80–86.

GALINAT, W. C. Evolution of Corn. In: **Advances in Agronomy**. [s.l.: s.n.]. v. 47p. 203–231.

GALINAT, W. C. The origin of maize: grain of humanity. **Economic Botany**, v. 49, n. 1, p. 3–12, 1995.

GAMA, E. E. G. E et al. Potencial genético de um sintético de milho de grãos duros para formação de híbridos. **Ciência Rural**, v. 33, n. 4, p. 615–619, ago. 2003.

GARDNER, C. O. Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants and their implications to plant breeding. In: HANSON, W. D.; ROBINSON, H. F. (Eds.). . **Statistical genetics and plant breeding: a symposium and workshop**. [s.l.] National Academy of Sciences-National Research Council, 1963.

GARDNER, C. O.; EBERHART, S. A. Analysis and Interpretation of the Variety Cross Diallel and Related Populations. **Biometrics**, v. 22, n. 3, p. 439, set. 1966.

GAUT, B. S. et al. Maize as a model for the evolution of plant nuclear genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 13, p. 7008–7015, 20 jun. 2000.

GOMES, A. DA S.; MAGALHÃES, A. M. DE. **Embrapa - Sistema de Produção**. Disponível em:

<<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozIrrigadoBrasil/index.htm>>.

GOODMAN, M. M. Maize. In: SMARTT, J.; SIMMONDS, N. W. (Eds.). . **Evolution of crop plants**. [s.l: s.n.]. p. 531.

GORGULHO, A. P. **Avaliação de variedades de milho (Zea mays L.) sob dois esquemas de cruzamentos: dialelico parcial e “top cross” intergrupos**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 1997.

GORGULHO, E. P.; MIRANDA FILHO, J. B. DE. Estudo da capacidade combinatória de variedades de milho no esquema de cruzamento dialélico parcial. **Bragantia**, v. 60, n. 1, p. 1–8, 2001.

GOWEN, J. W. **Heterosis**. [s.l.] Iowa state college press, 1952.

GRIFFING, B. Concept of General and Specific Combining Ability in Relation to Diallel Crossing Systems. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 9, n. 4, p. 463, 1956a.

GRIFFING, B. A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. **Heredity**, v. 10, n. 1, p. 31–50, abr. 1956b.

GROH, S. et al. QTL Mapping in Tropical Maize: III. Genomic Regions for Resistance to *Diatraea* spp. and Associated Traits in Two RIL Populations. **Crop Science**, v. 38, n. 4, p. 1062, 1998.

HALLAUER, A. R. **Relation of gene action and type of tester in maize breeding procedures** *Annu. Corn Sorghum Res. Conf.*, 1975.

HALLAUER, A. R. Methods used in developing maize inbreds. **Maydica**, v. 35, n. 1, p. 1–16, 1990.

HALLAUER, A. R. Temperate Maize and Heterosis. In: COORS, J.; PANDEY, S. (Ed.). . **The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops**. Madison: ASA-CSSA-SSSA, 1999. p. 353–361.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; FILHO, J. B. M. **Quantitative Genetics in Maize Breeding**. New York, NY: Springer New York, 2010.

HALLAUER, A. R.; RUSSELL, W. A.; LAMKEY, K. R. Corn breeding. In: SPRAGUE, G. F.; DUDLEY, J. W. (Eds.). . **Corn and Corn Improvement**. 3^a. ed. Madison: ASA-CSSA-SSSA, 1988.

HAYMAN, B. I. The Analysis of Variance of Diallel Tables. **Biometrics**, v. 10, n. 2, p. 235, jun. 1954.

HEISEY, P. W. et al. Economics of hybrid maize adoption. In: M.L, M. (Ed.). . **Maize seed industries in develop-ing countries**. [s.l.] CIMMYT/Lynne Rienner, 1998.

HULL, F. H. Recurrent selection for specific combining ability in corn. **Journal of the American Society of Agronomy**, v. 37, p. 134–145, 1945.

JANSEN, R. C. A general mixture model for mapping quantitative trait loci by using molecular markers. **Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik**, v. 85, n. 2-3, p. 252–60, 1992.

JANSEN, R. C. Maximum Likelihood in a Generalized Linear Finite Mixture Model by Using the EM Algorithm. **Biometrics**, v. 49, n. 1, p. 227–231, 1993.

JANSEN, R. C. et al. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 91, n. 1, p. 33–37, 1995.

JANSEN, R. C.; STAM, P. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. **Genetics**, v. 136, n. 4, p. 1447–1455, 1994.

JENKINS, M. T.; BRUNSON, A. M. Methods of testing inbred lines of corn in cross breed combinations. **Journal of American Society Agronomy**, v. 24, p. 523–530, 1932.

JIANG, C.; ZENG, Z. B. Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci. **Genetics**, v. 140, n. 3, p. 1111–27, jul. 1995.

JONES, D. F. Continued inbreeding in maize. **Genetics**, v. 24, n. 4, p. 462–473, 1939.

JÚNIOR, P. R. **Melhoramento genético de plantas**. [s.l: s.n.].

KAO, C. H.; ZENG, Z. B.; TEASDALE, R. D. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. **Genetics Society of America**, v. 152, n. 3, p. 1203–1216, 1999.

KEMPTHORNE, O.; CURNOW, R. N. The Partial Diallel Cross. **Biometrics**, v. 17, n. 2, p. 229, jun. 1961.

KIDWELL, M. G. Transposable elements and the evolution of genome size in eukaryotes. **Genetica**, v. 115, n. 1, p. 49–63, 2002.

LANDE, R.; THOMPSON, R. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. **Genetics**, v. 124, n. 3, p. 743–756, 1990.

LANDER, E. S.; BOTSTEIN, D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics**, v. 121, n. 1, p. 185, 1989.

LE MOS, M. A. et al. Avaliação de dez linhagens e seus híbridos de milho superdoce em um dialelo completo. **Horticultura Brasileira**, v. 20, n. 2, p. 167–170, jun. 2002.

LIANG, F. et al. Molecular marker-assisted selection for yield-enhancing genes in the progeny of “9311??O. rufipogon” using SSR. **Euphytica**, v. 139, n. 2, p. 159–165, 2004.

LINNÉ, C. VON. **Systema naturae per regna tria naturae**. [s.l.] Vindobonae, 1767.

LITT, M.; LUTY, J. A. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. **American journal of human genetics**, v. 44, n. 3, p. 397–401, 1989.

LÜBBERSTEDT, T. et al. QTL Mapping in Testcrosses of Flint Lines of Maize: III. Comparison across Populations for Forage Traits. **Crop Science**, v. 38, n. 5, p. 1278–1289, 1998.

LYNCH, M.; WALSH, B. Genetics and analysis of quantitative traits. p. 980, 1998.

MACHADO, C. T. T.; PATERNIANI, M. L. S. Origem, domesticação e difusão do milho. In: SOARES, A. C. et al. (Eds.). . **Milho crioulo: conservação e uso da biodiversidade**. [s.l.] AS-PTA, 1998.

MALOSETTI, M. et al. Mixed models including environmental covariables for studying QTL by environment interaction. **Euphytica**, v. 137, n. 1, p. 139–145, 2004.

MANGOLIN, C. A. et al. Mapping QTLs for kernel oil content in a tropical maize population. **Euphytica**, v. 137, n. 2, p. 251–259, 2004.

MATSUOKA, Y. et al. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 9, p. 6080–6084, 30 abr. 2002.

Ministério da Agricultura. Disponível em:

<http://extranet.agricultura.gov.br/php/snpc/cultivarweb/cultivares_registradas.php>. Acesso em: 6 maio. 2016.

MIRANDA FILHO, J. .; GERALDI, I. . An adapted model for the analysis of partial diallel crosses. **Revista brasileira de genetica**, v. 7, n. 4, p. 677–688, 1984.

MIRANDA FILHO, J. B.; GORGULHO, E. P. Cruzamentos com testadores e dialélicos. In: NASS, L. L. et al. (Eds.). . **Recursos genéticos e melhoramento-plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 649–672.

MIRANDA FILHO, J. B.; VENCOSKY, R. The partial circulant diallel cross at the interpopulation level. **Genetics and Molecular Biology**, v. 22, n. 2, p. 249–255, jun. 1999.

MIRANDA FILHO, J. B.; VIÉGAS, G. P. Milho Híbrido. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. (Eds.). . **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. 2^a. ed. [s.l.] Fundação Cargill, 1987. p. 275–340.

MIRANDA, R. A.; DUARTE, J. O.; GARCIA, J. C. Economia da produção. In: CRUZ, J. C. (Ed.). . **Sistema de produção-Cultivo do Milho**. [s.l.] EMBRAPA, 2012.

MOCK, J. J.; PEARCE, R. B. An ideotype of maize. **Euphytica**, v. 24, n. 3, p. 613–623, nov. 1975.

MOLINA, M. C.; POGGIO, L.; NARANJO, C. A. Cytogenetic analysis of the hybrids *Zea mays* ssp *mays* × *Z mays* ssp *parviglumis* and *Z mays* ssp *mays* × *Z ssp mexicana*. **Maize Genet Coop News**, v. 66, p. 60, 1992.

MOLL, R. Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. **Genetics**, v. 49, n. 1697, p. 411–423, 1964.

MOREAU, L.; CHARCOSSET, A.; GALLAIS, A. Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize. **Euphytica**, v. 137, n. 1, p. 111–118, 2004.

MOREIRA, J. U. V. **Mapeamento de QTLs para reação à doença mancha de *Phaeosphaeria* em milho**. [s.l.: s.n.].

MORGANTE, M.; OLIVIERI, A. PCR-amplified microsatellites as markers in plant genetics. **The Plant Journal**, v. 3, n. 1, p. 175–182, jan. 1993.

MORRIS, M. L. Assessing the benefits of international maize breeding research: an overview of the global maize impacts study. In: PINGALI, P. L. (Ed.). . **CIMMY 1999-2000 World Maize Facts and Trends. Meeting World Maize Needs**. [s.l.] CIMMYT, 2001. p. 25–33.

MORRIS, M. L.; RISPOPOULOS, J.; BECK, D. **Genetic change in farmer-recycled maize seed: a review of the evidence**. México: CIMMYT, 1999.

MULLIS, K. B.; FALOONA, F. A. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction. **Methods in Enzymology**, v. 155, n. C, p. 335–350, 1987.

NASS, L. L. et al. Combining ability of maize inbred lines evaluated in three environments in Brazil. **Scientia Agricola**, v. 57, n. 1, p. 129–134, mar. 2000.

NASTASIC, A. et al. Genetic relationship between yield and yield components of maize. **Genetika**, v. 42, n. 3, p. 529–534, 2010.

OLIVEIRA, A. C. DE et al. Perfis protéicos de variedades parentais e híbridos de arroz e sua correlação com heterose. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 28, p. 313–322, 1993.

OLIVEIRA, J. S. E et al. Adaptabilidade e estabilidade de cultivares de milho para silagem em relação à produção de matéria seca degradável no rúmen. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 28, n. 2, p. 230–234, abr. 1999.

PÄÄBO, S. Neolithic genetic engineering. **Nature**, v. 398, n. March, p. 194–195, 1999.

PATERNIANI, E. **Estudos recentes sobre heterose**. [s.l.] CARGILL, 1974.

PATERNIANI, E. **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. Piracicaba - SP: Fundacao Cargill, 1978.

PATERNIANI, E.; CAMPOS, M. S. Melhoramento do milho. In: BORÉM, A. (Ed.). . **Melhoramento de Espécies Cultivadas**. 2^a. ed. [s.l.] Editora UFV, 2005. p. 969.

PATERNIANI, E.; NASS, L. L.; SANTOS, M. X. O Valor dos recursos genéticos de milho para o Brasil: Uma abordagem histórica da utilização do germoplasma. In: UDRY, C. V.; DUARTE, W. (Eds.). . **Uma história brasileira do milho o valor dos recursos genéticos**. Brasília: Paralelo 15, 2000. p. 11–41.

PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. 2^a. ed. Campinas: Fundacao Cargill, 1987.

PATERNIANI, M. E. A. G. Z. Use of Heterosis in Maize Breeding : History , Methods and Perspectives. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 1, n. 2, p. 159–178, 2001.

PATERNIANI, M. E. A. G. Z. et al. Potencial de Híbridos Top Crosses de Milho no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 9, n. 2, p. 163–176, 30 ago. 2010.

PEARSON, O. H. Heterosis in vegetable crops. In: FRANKEL, R. (Ed.). . **Heterosis**. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1983. v. 6p. 7250–7.

PIEPHO, H. P. Statistical tests for QTL and QTL-by-environment effects in segregating populations derived from line crosses. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 110, n. 3, p. 561–566, 2005.

PINGALI, P. L.; PANDEY, S. Technological Opportunities and Priorities for the Public Sector. In: PINGALI, P. L. (Ed.). . **CIMMY 1999-2000 World Maize Facts and Trends. Meeting World Maize Needs**. [s.l.] CIMMYT, 2001. p. 1–24.

PINTO, R. DE M. C.; GARCIA, A. A. F.; SOUZA JR., C. L. DE. Alocação de linhagens de milho derivadas das populações BR-105 e BR-106 em grupos heteróticos. **Scientia Agricola**, v. 58, n. 3, p. 541–548, set. 2001.

PIPERNO, D. R.; FLANNERY, K. V. The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: new accelerator mass spectrometry dates and their implications. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 4, p. 2101–3, 2001.

POGGIO, L. et al. Variable meiotic behaviour among plants of an alloplasmic line of maize. **Cytologia (Tokyo)**, v. 62, n. 3, p. 271–274., 1997.

POGGIO, L. et al. Evolutionary relationships in the genus *Zea*: Analysis of repetitive sequences used as cytological FISH and GISH markers. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, n. 4, p. 1021–1027, 2000.

RAMALHO, M. A. P. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. [s.l.] UFG, 1993.

RAMALHO, M. N. P. **Genética na Agropecuária**. [s.l.] Editora UFLA, 2012.

RESENDE, M. D. V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. [s.l.] Emprapa Informação Tecnológica, 2002.

RIBAUT, J. M. et al. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 94, n. 6-7, p. 887–896, 1997a.

RIBAUT, J. M. et al. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. **TAG Theoretical and Applied Genetics**, v. 94, n. 6-7, p. 887–896, 5 jun. 1997b.

RIBAUT, J. M. et al. Use of molecular markers in plant breeding: Drought tolerance improvement in tropical maize. In: KANG, M. S. (Ed.). . **Quantitative genetics, genomics, and plant breeding**. Wallingford, UK: CABI, 2002. p. 85–99.

RÖDER, M. S. et al. **The physical mapping of microsatellite markers in wheat**. [s.l: s.n.]. v. 41

RUSSEL, W. A. Agronomic performance of maize cultivars representing different eras of breeding. **Maydica (Italy)**, 1984.

SALIN NETO, A. A. M. D. et al. **Desempenho Produtivo de Híbridos de Milho de Endogamia Parcial (S3 x S3) em Nove Locais do Estado de Goiás**. xxv Congresso Nacional de milho e Sorgo. **Anais...**2003

SAWAZAKI, E.; PATERNIANI, M. E. A. G. Z. Evolução dos cultivares de milho no Brasil. In: GALVÃO, J. C. C.; MIRANDA, G. V. (Eds.). . **Tecnologias de produção milho**. [s.l.] Editora UFV, 2004.

SAX, K. The Association of Size Differences with Seed-Coat Pattern and Pigmentation in PHASEOLUS VULGARIS. **Genetics**, v. 8, n. 6, p. 552–560, 1923.

SCHLÖTTERER, C. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. **Chromosoma**, v. 109, p. 365–371, 2000.

SENIOR, M. L. et al. Simple sequence repeat markers developed from maize sequences found in the GENBANK database: Map construction. **Crop Science**, v. 36, n. 6, p. 1676–1683, 1996.

SHULL, G. H. The Composition of a Field of Maize. **Journal of Heredity**, v. os-4, n. 1, p. 296–301, 1 jan. 1908.

SHULL, G. H. A Pure-Line Method in Corn Breeding. **Journal of Heredity**, v. os-5, n. 1, p. 51–58, 1 jan. 1909.

SHULL, G. H. Hybridization Methods in Corn Breeding. **Journal of Heredity**, v. 1, n. 2, p. 98–107, 1 jan. 1910.

SIBOV, S. T. et al. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 1. Map construction and localization of loci showing distorted segregation. **Hereditas**, v. 139, n. 2, p. 96–106, 6 jan. 2003a.

SIBOV, S. T. et al. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 2. Quantitative trait loci (QTL) for grain yield, plant height, ear height and grain moisture. **Hereditas**, v. 139, n. 2, p. 107–115, 6 jan. 2003b.

SILVA, R. M. DA; MIRANDA FILHO, J. B. Heterosis expression in crosses between maize populations: ear yield. **Scientia Agricola**, v. 60, n. 3, p. 519–524, 2003.

SILVEIRA, F. T. et al. Comportamento de Linhagens Elites de Milho para Resistência aos Enfezamentos. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 5, n. 3, p. 431–442, 30 dez. 2006.

SLAFER, G. A.; ARAUS, J. L.; RICHARDS, R. A. Physiological traits that increase the yield potential of wheat. In: SATORRE, E. H.; SLAFER, G. A. (Eds.). . **Wheat: ecology and physiology of yield determination**. New York: Food Product Press, 1999. p. 379–415.

SOUZA, P. M. DE; BRAGA, M. J. Aspéctos econômicos da produção e comercialização do milho no Brasil. In: GALVÃO, J. C. C.; MIRANDA, G. V. (Eds.). . **Tecnologia de produção do milho**. [s.l.] Editora UFV, 2004. p. 366.

SOUZA JUNIOR, C. L. Interpopulation Genetic Variances And Hybrid Breeding Programs. **Brazilian Journal of Genetics**, v. 15, n. 3, p. 643–656, 1992.

SOUZA JUNIOR, C. L. Melhoramento de espécies alógamas. In: NASS, L. L. (Ed.). . **Recursos genéticos e melhoramentos de plantas**. [s.l.] Fundação MT, 2001.

SOUZA JÚNIOR, C. L. **Avaliação de híbridos de linhagens S3 de milho**. CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO. **Anais...ABMS/ENGOPA/EMBRAPA/UFG/EMATER** .. Goiânia, 1995

SOUZA SOBRINHO, F.; RAMALHO, M. A. P.; SOUZA, J. C. Alternatives for Obtaining Double Cross Maize Hybrids. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 1, n. 1, p. 70–76, 30 abr. 2002.

SPRAGUE, G. F. Heterosis in maize: theory and practice. **Heterosis. {R}eappraisal of theory and practice**, v. 6, p. 47–70, 1983.

SPRAGUE, G. F.; TATUM, L. A. General vs. Specific Combining Ability in Single Crosses of Corn1. **Journal of the American Society of Agronomy**, v. 34, n. 10, p. 923, 1942.

STUBER, C. W. et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. **Genetics**, v. 132, n. 3, p. 823–39, nov. 1992.

STUBER, C. W. Heterosis in Plant Breeding. In: JANICK, J. (Ed.). . **Plant Breeding Reviews**. [s.l: s.n.]. p. 127–251.

STUBER, C. W.; EDWARDS, M. D.; WENDEL, J. F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. **Crop Science**, v. 27, p. 639–648, 1987.

STUBER, C. W.; SISCO, P. H. **Marker-facilitated transfer of QTL alleles between elite inbred lines and responses in hybrids**. Annual Corn and Sorghum Industry Research Conf. **Anais...**Chicago: 1991

TAKAHASHI, C. et al. Genomic relationships between maize and its wild relatives. **Genome**, v. 42, n. 6, p. 1201–1207, 1999.

TANKSLEY, S. D. Mapping Polygenes. **Annual Review of Genetics**, v. 27, n. 1, p. 205–233, dez. 1993.

THODAY, J. M. Location of polygenes. **Nature**, v. 191, p. 368–370, 1961.

THOMAS, B. R. et al. Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine: an assesement using microsatellite and randomly amplified polymorphic DNA markers. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 98, n. di, p. 793–801, 1999.

TROYER, A. F. Background of U.S. Hybrid Corn. **Crop Science**, v. 39, p. 601–626, 1999.

TROYER, A. F. Background of U.S. Hybrid Corn II. **Crop Science**, v. 44, n. 2, p. 370, 2004.

TWARDOWSKA, M.; MASOJC, P.; MILCZARSKI, P. Pyramiding genes affecting sprouting resistance in Rye by means of marker assisted selection. **Euphytica**, v. 143, n. 3, p. 257–260, 2005.

USDA - United States Department of Agriculture. Disponível em: <www.usda.gov>.

VACARO, E. et al. Combining ability of twelve maize populations. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 37, n. 1, p. 67–72, 2002.

VEIGA, R. D.; FERREIRA, D. F.; RAMALHO, M. A. P. Eficiência dos dialelos circulantes na escolha de genitores. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 7, p. 1395–1406, jul. 2000.

VELDBOOM, L. R.; LEE, M. Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTLs for grain yield and yield components. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, n. 4, p. 451–458, 1994.

VELDBOOM, L. R.; LEE, M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize stress and nonstress environments: I. grain yield and yield components. **Crop Science**, v. 36, n. i, p. 1310–1319, 1996.

VELDBOOM, L. R.; LEE, M.; WOODMAN, W. L. Molecular marker-facilitated studies in an elite maize population: I. Linkage analysis and determination of QTL for morphological traits. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 88, n. 1, p. 7–16, 1994.

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. (Eds.). . **Melhoramento e produção do milho**. 2ª. ed. [s.l.] Fundação Cargill, 1987. p. 137–214.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. [s.l.] Sociedade Brasileira de Genética, 1992.

VENCOVSKY, R.; MIRANDA FILHO, J. B.; SOUZA, C. L. J. **Quantitative genetics and corn breeding in Brazil**. [s.l: s.n.].

VENCOVSKY, R.; RAMALHO, M. A. P. Contribuições do melhoramento genético no Brasil. In: PATERNIANI, E. (Ed.). . **Ciência, Agricultura e Sociedade**. [s.l.] EMBRAPA, 2006.

VOS, P. et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. **Nucleic Acids Research**, v. 44, n. 21, p. 388–396, 1995.

WANG, R. L. et al. The limits of selection during maize domestication. **Nature**, v. 398, n. March, p. 236–239, 1999.

WELSH, J.; MCCLELLAND, M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. **Nucleic acids research**, v. 18, n. 24, p. 7213–7218, 1990.

WHITE, S.; DOEBLEY, J. Of genes and genomes and the origin of maize. **Trends in Genetics**, v. 14, n. 8, p. 327–332, 1998.

WHITE, S. E.; DOEBLEY, J. F. The molecular evolution of terminal ear1, a regulatory gene in the genus Zea. **Genetics**, v. 153, n. 3, p. 1455–1462, 1999.

WILLIAMS, J. G. et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Research**, v. 18, n. 22, p. 6531–6535, 1990.

WILSIE, C. P. **Crop Adaptation and Distribution**. [s.l.] W. H. Freeman, 1962.

YADAV, R. S. et al. Mapping and characterisation of QTL x E interactions for traits determining grain and stover yield in pearl millet. **TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik**, v. 106, n. 3, p. 512–20, 2003.

YANG, J.; ZHU, J. Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 110, n. 7, p. 1268–1274, 2005.

YOUNG, N. D. Constructing a plant genetic linkage map with DNA markers. In: PHILLIPS, R. L.; VASIL, I. K. (Eds.). . **DNA: based markers in plants**. [s.l.] Dordrecht: Kluwer Academic, 1994. p. 384.

ZENG, Z. B. Theoretical basis for separation of multiple linked gene effects in mapping quantitative trait loci. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 90, n. 23, p. 10972–6, 1993.

ZENG, Z. B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, v. 136, n. 4, p. 1457–1468, 1 abr. 1994.

ZHANG, J.; PETERSON, T. Genome rearrangements by nonlinear transposons in maize. **Genetics**, v. 153, n. 3, p. 1403–1410, 1999.

3 CAPÍTULO II

Capacidade combinatória entre linhagens endogâmicas de milho em dialelo completo

3.1 Introdução

Produzir cada vez mais alimentos é um desafio para a sociedade, principalmente para o setor agrícola, neste sentido produzir milho em abundância é uma constante para o setor. Visto que muitos avanços já foram conquistados torna-se mais difícil o incremento de produtividade, porém o domínio dos mecanismos que tornam as cultivares mais competitivas ainda é uma incógnita, saber quais as melhores combinações são fundamentais para o sucesso de um programa de melhoramento.

O dialelo é um sistema de acasalamento que envolve todos os cruzamentos possíveis entre um grupo de pais cruzados dois a dois (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; RAMALHO, 1993). Este delineamento genético é usado para estudar sistemas poligênicos que determinam as características quantitativas. Permitem, portanto, analisar o potencial genético dos genitores e dos cruzamentos.

Cruzamento dialélico tem a capacidade de identificar parâmetros genéticos fundamentais na seleção de genitores para hibridação e na compreensão do controle genético dos caracteres e da magnitude dos efeitos genéticos indispensáveis para o desenvolvimento de um programa de melhoramento. As análises dialélicas destacam-se pela grande quantidade de informação genética que fornecem para o melhorista (CRUZ, 2006; SEIFERT et al., 2006).

O tipo de análise de uma tabela dialélica vai depender, em parte, dos objetivos do melhorista. Um interesse frequente é uma análise que produz estimativas da variância genética aditiva, variância de dominância (interações alélicas), variância epistática (interações não alélicas) e da variância ambiental. Outro interesse é o de avaliar a capacidade de combinação geral e específica. Ou ainda, o interesse pode estar voltado para os efeitos ou diferenças entre híbridos recíprocos maternos decorrente de genes citoplasmáticos, localizados em cloroplastos ou mitocôndrias. Os efeitos recíprocos da capacidade específica de combinação permitem também identificar qual dos genitores deverá ser utilizado como linha de macho ou linha de fêmea no cruzamento (CRUZ; CARNEIRO, 2006). Com base nos dados das gerações F_1 e as linhagens genitoras pode-se produzir uma infinidade de informações necessárias para o programa de melhoramento. A literatura sobre cruzamentos dialélicos evoluiu consideravelmente, com relação à discussão do método e da interpretação dos resultados, frequentemente utiliza-se a metodologia proposta por Griffing (1956) e Gardner e Eberhart (1966) (CRUZ; CARNEIRO, 2006; VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Outras metodologias também são muito aceitas, dependendo das condições e necessidades do experimento (ALLARD, 1956; BLOOM; FALCONER, 1964; BROADHURST, 1960; CHUNG; STEVENSON, 1973; DICKINSON; JINKS, 1956; DICKSON, 1967; FALCONER; BLOOM, 1962; GRIFFING, 1956; HAYMAN, 1960b, 1957, 1960a; JINKS; HAYMAN, 1953; JINKS, 1954, 1956; KEMPTHORNE; CURNOW, 1961; KEMPTHORNE, 1956; KORNEGAY; TEMPLE, 1986; NISHIMURA; HAMAMURA, 1993; WEARDEN, 1964).

Este estudo teve como objetivo avaliar parâmetros genéticos através de um dialelo balanceado analisando alguns componentes do rendimento em híbridos F_1 (com recíprocos) provenientes de linhagens de milho, produzidas a partir de diferentes grupos heteróticos obtidos por recombinação de híbridos comerciais.

3.2 Material e métodos

Neste trabalho foram utilizadas 90 combinações híbridas (incluindo os recíprocos e excluindo os pais) provenientes de cruzamentos artificiais de acordo com modelo de dialelo balanceado (Tabela 1) efetuados no ano agrícola 2011/2012 mediante a utilização de 10 linhagens genitoras provenientes de grupos heteróticos do programa de melhoramento da empresa KSP Sementes Ltda. Em Clevelândia-PR, as sementes resultantes destes cruzamentos foram secas e separadas em três porções para serem semeadas no ano agrícola seguinte 2012/2013 em três locais para avaliação destes cruzamentos.

Os três locais de avaliação representam os três Estados da região Sul do Brasil sendo eles: Pato Branco-PR, com as coordenadas 26°07'13.12" de latitude sul e 52°43'00.03" de longitude oeste com 675 metros de altitude no local do ensaio; Campos Novos-SC, sendo as coordenadas 27°22'18.94" de latitude sul e 51°12'17.65" de longitude oeste, com 954 metros de altitude no local do ensaio; Frederico Westphalen-RS, sendo as coordenadas 27°23'47.80" de latitude sul e 53°25'35.26" de longitude oeste, com 480 metros de altitude no local do ensaio.

Tabela 1 - Esquema utilizado no cruzamento dialélico completo entre 10 genitores, resultando em 90 híbridos.

	Genitor masculino									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Genitor feminino	1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	1,10
	2	2,1	2,3	2,4	2,5	2,6	2,7	2,8	2,9	2,10
	3	3,1	3,2	3,4	3,5	3,6	3,7	3,8	3,9	3,10
	4	4,1	4,2	4,3	4,5	4,6	4,7	4,8	4,9	4,10
	5	5,1	5,2	5,3	5,4	5,6	5,7	5,8	5,9	5,10
	6	6,1	6,2	6,3	6,4	6,5	6,7	6,8	6,9	6,10
	7	7,1	7,2	7,3	7,4	7,5	7,6	7,8	7,9	7,10
	8	8,1	8,2	8,3	8,4	8,5	8,6	8,7	8,9	8,10
	9	9,1	9,2	9,3	9,4	9,5	9,6	9,7	9,8	9,10
	10	10,1	10,2	10,3	10,4	10,5	10,6	10,7	10,8	10,9

O processo de semeadura dos híbridos F₁ foi realizado manualmente em todos os locais, o período obedeceu ao zoneamento sendo realizado na segunda quinzena de setembro, em todos os locais foi utilizado delineamento de blocos completos

casualizados com três repetições em cada local, cada híbrido F₁ compôs duas linhas de cinco metros de comprimento e 0,7 metros entre elas. Após a emergência foi efetuado o ajuste da população restando um total de 60000 plantas por ha⁻¹.

Os caracteres de componentes do rendimento utilizadas para análise foram, diâmetro da espiga (DE), comprimento da espiga (CE), número de fileiras de grãos (NF), número de grãos por fileira (NGF), número de grãos por espiga (NGE), peso de espiga (PE), peso de grãos (PG), diâmetro do sabugo (DS), peso do sabugo (PS), peso de 100 grãos (P100G).

Os dados foram previamente analisados para checagem das pressuposições, com a finalidade de verificar se as características analisadas seguem a distribuição normal. Posteriormente, foram submetidos à análise de variância individual de acordo com o modelo de blocos completos casualizados (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012): $Y_{ij} = \mu + g_i + b_j + \varepsilon_{ij}$

Onde tem-se:

Y_{ij} = valor da observação;

μ = média geral;

g_i = efeito do tratamento i;

b_j = efeito do bloco j;

ε_{ij} = erro experimental.

Após a análise individual procedeu-se com a análise conjunta da variância, levando em consideração o modelo fixo, onde o pressuposto indica que os genitores são deliberadamente escolhidos e não podem ser considerados uma amostra ao acaso de uma população dando ênfase em estimar os componentes da média e na sua significância, de acordo com o modelo (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012):

$$Y_{ijk} = m + B_k + G_i + A_j + GA_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Onde tem-se:

Y_{ijk} = observação;

m = média geral do ensaio;

B_k = efeito do bloco;

G_i = efeito do tratamento (genótipo);

A_j = efeito do ambiente;

GA_{ij} = efeito da interação entre genótipo e o ambiente;

ε_{ijk} = erro associado à observação.

Mediante a análise da variância procedeu-se a análise dialélica em que o melhor modelo que se adapta as condições deste estudo onde encontram-se apenas os F_1 e seus recíprocos (sem a presença de pais) foi proposto por Griffing (1956) o método utilizado para este trabalho foi o $III = p(p-1)$ resultando 45 híbridos e 45 híbridos recíprocos num total de 90 combinações, sendo p o número de genitores utilizados. Para dialelos balanceados, cujo modelo matemático que melhor representa é descrito por (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012): $Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + \bar{\epsilon}_{ij}$

Onde tem-se:

Y_{ij} = média experimental;

μ = média geral do dialelo;

g_i = efeito da capacidade geral de combinação associada ao progenitor i ;

g_j = efeito da capacidade geral de combinação associada ao progenitor j ;

s_{ij} = efeito da capacidade específica de combinação entre os progenitores;

r_{ij} = efeito recíproco;

$\bar{\epsilon}_{ij}$ = erro aleatório experimental médio.

Os componentes quadráticos para modelos fixos as quais expressam a variabilidade genética das constituições estudadas, em termos de capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos foram estimados de acordo com os modelos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012):

$$\hat{\phi}_g = \frac{(QMG - QMR)}{2(p-2)}$$

$$\hat{\phi}_s = \frac{(QMS - QMR)}{2}$$

$$\hat{\phi}_{rc} = \frac{(QMRC - QMR)}{2}$$

QMG = quadrado médio da capacidade geral de combinação;

QMR = quadrado médio do resíduo;

QMS = quadrado médio da capacidade específica de combinação;

$QMRC$ = quadrado médio do efeito recíproco;

p = número de genitores.

Com a análise individual procedeu-se a análise dialélica conjunta para os três ambientes, todas estas análises foram efetuadas via programa estatístico Genes (CRUZ, 2013).

3.3 Resultado e discussão

3.3.1 Análise da variância individual por ambiente

Com a finalidade de verificar a variabilidade para dez caracteres do componente do rendimento do milho, entre os 90 híbridos (incluindo os recíprocos e excluindo os pais) provenientes do cruzamento dialélico entre dez genitores procedeu-se as análises de variância individual por ambiente (Tabelas 2, 3 e 4), foram constatadas diferenças significativas ($P \leq 0,05$) entre todos os tratamentos (genótipos) pelo teste F para todos os dez caracteres em todos os três ambientes considerados neste estudo, o que demonstra a existência de variabilidade genética entre os genótipos para todos os caracteres.

As médias dos caracteres variaram de acordo com o ambiente, para a variável diâmetro da espiga a variação foi de 46,8mm a 50,1mm para o ambiente dois e três respectivamente, para o comprimento da espiga não foram observadas grandes diferenças, sendo assim os três ambientes tiveram médias de 17cm, esta mesma analogia pode ser feita para número de fileiras de grãos na espiga onde a média fica em 15 fileiras de grão por espiga. Os primórdios florais estão arranjados em fileiras, e cada primórdio divide-se dando origem a dois botões florais, estes então, transformam-se em espiguetas as quais novamente se dividem formando quatro flores, destas somente duas são fecundadas formando dois grãos de milho, os quais retornam a formação de fileiras duplas equivalendo a fileira inicial dos primórdios florais (CRUZ et al., 2011). Devido a esta constituição, as espigas de milho possuem número par de fileiras sendo o valor encontrado de 14 ou 16 fileiras. Com relação ao número de grãos em cada fileira observa-se que o ambiente 1 proporcionou maior número de grãos com 37 grãos não sendo tão distante do encontrado nos outros dois ambientes os quais apresentaram média de 36 grãos por fileira. Analisando o peso de espigas despalhadas tem-se que o ambiente 1, proporcionou a média mais alta superando em 40 gramas as menores médias apresentadas no ambiente 2. É importante salientar que as mesmas observações feitas para peso da espiga podem ser feitas para o peso de grãos até mesmo para as 40 gramas produzidas a mais no

ambiente 1 em relação a menor média observada no ambiente 2. Esta analogia é válida também para o peso de sabugo, peso de 100 grãos e número de grãos por espiga sendo com médias de 36,9 gramas, 36,2 gramas e 576 grãos respectivamente encontrado no ambiente um. Estas pequenas variações nos valores médios dos caracteres avaliados foram provavelmente devido às diferenças edafoclimáticas inerentes aos diferentes locais onde os experimentos foram avaliados.

Estimativas do coeficiente de variação (CV) foram satisfatórias e em sua maioria não superaram 10%, o que é considerado baixo (PIMENTEL-GOMES, 1990; SCAPIM, C. A.; CARVALHO, C. G. P. DE.; CRUZ, 1995). Observa-se no ambiente 1, o peso do sabugo foi quem maior apresentou variação (11,05%). Neste mesmo ambiente foi observado o menor CV de todos os caracteres e ambientes avaliados, sendo 4,28 % para o diâmetro da espiga. Para o ambiente 2 foi observado o maior coeficiente para todos os locais e caracteres avaliados, o peso do sabugo apresentou 23% de variação, mesmo assim é considerado aceitável para condições de campo. No ambiente 3 o maior e menor coeficientes foram encontrados para peso de sabugo e diâmetro de espiga, representando 10,1% e 4,8% respectivamente. Estas estimativas dos coeficientes de variação corroboram com alguns trabalhos observados na literatura, o que pressupõe uma boa conformidade experimental, (AGUIAR et al., 2004; AGUIAR; CARLINI-GARCIA; RESENDE, 2003; ALAEI, 2012; ANDRADE; MIRANDA FILHO, 2008; BORDALLO et al., 2005; CÂMARA et al., 2007; DEITOS et al., 2006; GAMA et al., 2003; MACHADO; NASS; PACHECO, 2008; SEIFERT et al., 2006; ZAREI et al., 2012).

3.3.2 Análise da variância conjunta

Para a análise de variância conjunta (Tabela 5), levando em consideração os três ambientes de estudo e os 90 híbridos, observa-se diferenças significativas ($P < 0,05$) pelo teste F para o efeito de ambientes e tratamentos para todos os caracteres. Para o fator de variação tratamento, os quadrados médios significativos são evidências de que existe variação genética entre os genótipos, possibilitando a obtenção de estimativas satisfatórias dos parâmetros genéticos.

Da mesma forma, foi verificado efeito significativo da interação tratamentos x ambientes para os caracteres comprimento de espiga, peso de espiga, peso de grãos, peso de 100 grãos e peso de sabugo estas variações pressupõem que os tratamentos

apresentaram performances diferenciais nos ambientes em que foram avaliados. Já para diâmetro da espiga, número de fileiras, número de grãos por fileiras, diâmetro do sabugo e número de grãos por espiga não houve efeito significativo da interação, indicando comportamento semelhante dos genótipos nos três locais avaliados.

É importante salientar que a detecção da significância de interação tratamentos X ambientes indica que genótipos com bons resultados num determinado local não necessariamente apresentarão os mesmos resultados em um local diferente, o mesmo ocorre quando se considera estudos em diferentes anos o que torna de grande importância a análise desta interação (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Isto pressupõe a necessidade de desenvolver e empregar cultivares específicas para cada ambiente (FEHR, 1993; R. W. ALLARD; A. D. BRADSHAW, 1964).

A oscilação observada nas estimativas do coeficiente de variação demonstra a influência de variações ambientais não controláveis sobre os caracteres avaliados. Neste sentido observa-se coeficiente de variação para a análise de variância conjunta ao redor de 10%, o que demonstra boa precisão experimental e que as perturbações não foram expressivas para determinação das observações.

Tabela 2 - Resumo da análise de variância, para características avaliadas em Pato Branco-PR; em experimento conduzido em 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
Blocos	2	7,53	1,20	2,29	0,69	401,52	356,96	11,72	56,76	20,05	3080,04
Tratamentos	89	22,64*	3,29*	2,61*	15,81*	1854,48*	1337,53*	12,04*	122,47*	39,62*	5172,82*
Resíduo	178	4,49	1,42	0,71	5,73	543,45	390,83	3,13	16,71	6,66	2005,05
Média		49,53	17,69	15,58	37,05	242,83	204,77	27,63	36,98	36,28	576,31
CV(%)		4,28	6,75	5,45	6,46	9,6	9,65	6,41	11,05	7,12	7,77

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

Tabela 3 - Resumo da análise de variância, para características avaliadas em Campos Novos-SC; em experimento conduzido em 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
Blocos	2	0,99	2,78	0,33	9,67	10634,39	7838,61	15,27	63,81	184,00	791,33
Tratamentos	89	18,51*	4,98*	3,28*	18,23*	2536,66*	1928,64*	8,12*	15,84*	57,73*	6580,77*
Resíduo	178	4,76	1,41	1,05	8,32	1037,55	712,93	1,90	7,76	17,39	3366,43
Média		46,82	17,89	15,19	36,32	202,39	164,63	27,66	12,09	30,94	551,22
CV(%)		4,66	6,65	6,77	7,94	15,92	16,22	5	23,05	13,48	10,53

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

Tabela 4 - Resumo da análise de variância, para características avaliadas em Frederico Westphalen-RS; em experimento conduzido em 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
Blocos	2	51,29	3,95	0,19	21,07	5886,41	4316,56	32,66	99,61	79,11	6594,45
Tratamentos	89	21,25*	3,35*	3,49*	15,08*	2428,53*	2045,28*	9,32*	97,50*	58,27*	6258,74*
Resíduo	178	5,90	1,02	1,07	5,76	377,88	254,16	3,82	11,98	5,05	2585,84
Média		50,17	17,6	15,85	36,13	236,99	201,83	28,48	34,11	36,5	571,77
CV(%)		4,84	5,74	6,54	6,65	8,2	7,9	6,86	10,15	6,16	8,89

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

Tabela 5 - Resumo da análise de variância conjunta, para características avaliadas em Pato Branco-PR, Campos Novos-SC e Frederico Westphalen-RS; em experimento conduzido em 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
Blocos	2	26,52	2,56	1,39	10,56	1290,69	1366,55	42,5	47,07	38,01	715,24
Tratamentos	89	50,48*	7,90*	7,31*	33,00*	4173,68*	3349,06*	23,51*	159,68*	105,52*	11602,26*
Ambientes	2	850,57*	6,15*	29,35*	63,64*	129021,38*	135194,98*	62,97*	50079,51*	2674,48*	48232,62*
Trat x A	178	5,96 ^{ns}	1,86*	1,04 ^{ns}	8,06 ^{ns}	1322,99*	981,20*	2,99 ^{ns}	38,06*	25,05*	3205,04 ^{ns}
Resíduo	538	5,14	1,29	0,94	6,63	706,21	490,71	2,99	12,70	10,54	2668,96
Média		48,83	17,72	15,53	36,49	227,40	190,40	27,92	27,72	34,57	566,43
CV(%)		4,64	6,42	6,27	7,05	11,68	11,63	6,20	12,85	9,39	9,12

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga

3.3.3 Análise da variância dialélica individual

Após a realização das análises de variância individual e conjunta apresentadas nas tabelas anteriores, sendo constatadas diferenças significativas para efeitos de tratamento, procedeu-se, a análise individual e conjunta de variância dialélica.

Para o estudo dos efeitos dos componentes quadráticos da análise de variância dialélica individual (Tabela 6, 7 e 8) observa-se em primeiro lugar que todos os ambientes apresentaram diferenças significativas para o fator tratamento. Para o ambiente um (Pato Branco), diferenças significativas para todas as características (Tabela 6) são associadas a CGC, para a CEC e efeito recíproco excetuando o comprimento de espiga, todos também diferiram.

Os componentes quadráticos relacionados aos efeitos fixos para o ambiente 1 foram maiores para a CGC evidenciando a predominância dos efeitos aditivos para a maioria dos caracteres com a exceção de peso da espiga e peso de grãos que os componentes quadráticos foram maiores para os efeitos não aditivos. Quando levamos em consideração apenas os componentes quadráticos da CEC e os efeitos recíprocos, temos que, este efeito é mais importante para comprimento da espiga e número de grãos por fileira do que os efeitos da CEC.

Analisando a variância dialélica no ambiente dois (Campos Novos) novamente os efeitos da CGC foram significativos para todos os caracteres (Tabela 7), igualmente significativos foram para CEC e recíprocos com exceção do número de fileira de grãos para CEC e efeito recíproco que não foi significativo. Os componentes quadráticos fixos foram mais importantes para os efeitos aditivos em todos os caracteres com exceção para número de grãos por fileira e número de grãos por espiga, onde os maiores componentes quadráticos são referentes aos efeitos não aditivos.

Da mesma forma que nos outros dois locais, o terceiro (Frederico Westphalen) apresentou diferença significativa (Tabela 8) para todos os caracteres referente a CGC, bem como, absorve os maiores quadrados médios evidenciando predomínio dos efeitos aditivos. Também são significativos para CEC e recíprocos para todos os caracteres com exceção número de fileira de grãos que não foi significativo. A observação de efeito não significativo para CEC demonstra que seus efeitos são

explicados principalmente pelas médias dos genitores e pela CGC dos genitores envolvidos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; NIHEI; FERREIRA, 2012).

Os componentes quadráticos fixos para este ambiente são igualmente distribuídos com as maiores médias entre os efeitos aditivos para diâmetro da espiga, número de fileiras, diâmetro de sabugo, peso de sabugo e peso de 100 grãos, e para os efeitos não aditivos encontraram-se os maiores componentes para comprimento de espiga, número de grãos por fileira, peso de espiga, peso de grão e peso de grãos por espiga.

Outras pesquisas demonstram ter havido maior contribuição dos efeitos aditivos para vários caracteres estudados em milho (GOMES GAMA et al., 1995; NASPOLINI FILHO et al., 1981; PINTO; GARCIA; SOUZA JR., 2001). A significância das variações atribuídas aos efeitos não-aditivos viabiliza o uso de cruzamentos entre os genitores avaliados na obtenção de híbridos comerciais. Já a ocorrência de significância das variações atribuídas aos efeitos aditivos, indica que os genitores devem ser utilizados em programas de melhoramento intrapopulacional (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Tabela 6 - Análise da variância dialélica individual para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F₁s e recíprocos) no ambiente 1 (Pato Branco-PR), safras 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
TRATAMENTO	89	22,63*	3,29*	2,61*	15,82*	1854,53*	1337,54*	12,04*	122,45*	39,61*	5172,89*
C.G.C.	9	160,43*	13,29*	17,04*	73,08*	5510,08*	4635,58*	81,26*	679,74*	258,06*	22128,49*
C.E.C.	35	7,98*	2,01 ^{ns}	1,22*	8,93*	1731,41*	1110,67*	4,99*	96,55*	26,01*	3416,33*
Recíproco	45	6,47*	2,29 ^{ns}	0,81*	9,72*	1219,18*	854,39*	3,68*	31,15*	6,49*	3147,99*
RESÍDUO	178	4,49	1,42	0,71	5,73	543,45	390,83	3,13	16,71	6,66	2005,05
Componentes quadráticos (Fixo)											
C.G.C.		3,24	0,24	0,34	1,40	103,47	88,43	1,62	13,81	5,23	419,23
C.E.C.		0,58	0,09	0,08	0,53	197,99	119,972	0,31	13,30	3,22	235,21
Recíproco		0,32	0,14	0,01	0,66	112,62	77,25	0,09	2,40	-0,02	190,49

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

Tabela 7 - Análise da variância dialélica individual para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F₁s e recíprocos) no ambiente 2 (Campos Novos-SC), safras 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
TRATAMENTO	89	18,52*	4,98*	3,28*	18,24*	2536,65*	1928,65*	8,12*	15,84*	57,73*	6580,58*
C.G.C.	9	111,28*	28,21*	23,49*	55,66*	10339,76*	8292,80*	50*	70,48*	266,11*	25690,93*
C.E.C.	35	11,09*	3,18*	1,50 ^{ns}	21,94*	1621,82*	1124,01*	3,62*	13,04*	30,32*	6869,19*
Recíproco	45	5,74*	1,73*	0,63 ^{ns}	7,87*	1687,57*	1281,66*	3,25*	7,09*	37,37*	2534,02*
RESÍDUO	178	4,76	1,41	1,05	8,32	1037,55	712,93	1,90	7,76	17,39	3366,43
Componentes quadráticos (Fixo)											
C.G.C.		2,21	0,55	0,46	0,98	193,79	157,91	1,00	1,30	5,18	465,09
C.E.C.		1,05	0,29	0,07	2,26	97,37	68,51	0,28	0,88	2,15	583,79
Recíproco		0,16	0,05	-0,07	-0,07	108,33	94,78	0,22	-0,11	3,33	-138,73

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

Tabela 8 - Análise da variância dialélica individual para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F₁s e recíprocos) no ambiente 3 (Frederico Westphalen-RS), safras 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
TRATAMENTO	89	21,24*	3,35*	3,5*	15,08*	2428,47*	2045,22*	9,33*	97,50*	58,27*	6258,71*
C.G.C.	9	127,03*	10,99*	22,51*	46,91*	8908,73*	8808,68*	43,73*	521,80*	389,47*	23082,19*
C.E.C.	35	13,22*	2,98*	1,40 ^{ns}	13,49*	2899,98*	2164,87*	5,96*	74,04*	33,98*	5642,7*
Recíproco	45	6,33*	2,10*	1,32 ^{ns}	9,94*	765,69*	599,47*	5,06*	30,88*	10,93*	3373,13*
RESÍDUO	178	5,90	1,02	1,07	5,76	377,88	254,16	3,82	11,98	5,05	2585,84
Componentes quadráticos (Fixo)											
C.G.C.		2,52	0,20	0,44	0,85	177,72	178,21	0,83	10,62	8,00	427,00
C.E.C.		1,22	0,32	0,05	1,28	420,35	318,45	0,35	10,34	4,82	509,47
Recíproco		0,07	0,18	0,04	0,69	64,63	57,55	0,20	3,15	0,98	131,21

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

3.3.4 Análise da variância dialélica conjunta

Com base na significância do teste F observada na análise de variância preliminar (Tabela 2, 3 e 4), os quadrados médios, suas respectivas significâncias e proporções das contribuições relativas da capacidade geral (CGC) e da capacidade específica de combinação (CEC) da análise conjunta de variância dialélica estão na tabela 9, conforme o Método III, proposto por Griffing (1956) foi constatada através dos efeitos significativos variabilidade genética entre os 90 tratamentos para todas as características avaliadas.

A significância para as capacidades combinatórias revela a existência de variabilidade resultante de efeitos genéticos aditivos e não aditivos, permitindo que a avaliação em mais de um ambiente favoreça a identificação de variabilidade entre os genótipos em função das características avaliadas, resultante dos efeitos da capacidade de combinação. Deste modo, é possível prever a obtenção de novos híbridos, a partir de combinações obtidas com os genitores utilizados.

No desdobramento dos efeitos dos tratamentos em capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC), foram detectadas significância dos quadrados médios da CGC ($P < 0,05$) para todas as variáveis, indicando que os genitores contribuíram de forma diferenciada nos cruzamentos em que estiveram envolvidos demonstrando a existência de variabilidade genética resultante de efeitos aditivos e não-aditivos no controle da expressão gênica dessas características.

Resultados semelhantes foram encontrados com relação a significância para o desdobramento dos efeitos dos tratamentos por Lemos et al., (2002) para as características de espiga e rendimento, em dialelo completo, Rodrigues et al., (2009), relataram grande significância para os desdobramentos dos efeitos avaliando diversos caracteres relacionados aos componentes do rendimento visando a produção de milho verde. Utilizando o modelo III de Griffing, Cabral et al., (2012), encontraram efeitos significativos para todas as características avaliadas no desdobramento dos efeitos para CGC e CEC. A variabilidade entre os efeitos da CEC, indica que existem combinações híbridas que tiveram performance diferente do esperado levando em consideração apenas os efeitos da CGC (AGUIAR et al., 2004).

Os efeitos recíprocos foram significativos para apenas dois caracteres estudados, diâmetro de sabugo e número de grãos por fileira. Desta forma, pode-se

afirmar que houve diferença quando o genitor foi utilizado, ora como masculino, ora como genitor feminino.

Os efeitos de interação dos Tratamentos X A (ambiente) foram significativos para seis caracteres (CE, NGF, PE, PG, PS e P100G) indicando que para alguns caracteres existem diferenças pronunciadas nos genótipos em função do ambiente que está sendo estudado, a interação dos híbridos com o ambiente reduz a correlação entre o fenótipo e o seu genótipo, restringindo assim a validade das inferências sobre o comportamento do ponto de vista do melhoramento e da herança de caracteres quantitativos (LOCATELLI; FEDERIZZI; NASPOLINI FILHO, 2002). Teixeira et al., (2001) também verificaram efeito significativo para a interação Tratamentos x Ambiente em dialelo realizado em três ambientes, enquanto que Fuzatto et al., (2002) avaliando a produtividade de espigas despalhadas não encontraram efeito significativo para a interação Tratamentos x Locais.

Houve interação significativa ($p < 0,05$) para CGC x A para a maioria dos caracteres: CE, NF, PE, PG, PS, P100G e NGE (Tabela 9), o que significa que a capacidade geral dos genitores foi diferente para cada local, sugerindo a necessidade de selecionar genitores diferentes para locais específicos para os caracteres em questão.

O efeito da interação das capacidades específicas de combinação CEC x A, que também foi significativa ($p < 0,05$), para as características PE, PG, PS e P100G permite inferir que estas não se mostraram estáveis nos ambientes em que foram avaliadas, devido a isso, a expressão destes caracteres mencionados depende do ambiente de avaliação, o que pode dificultar o processo de seleção.

Para a interação dos efeitos Rec X A observa-se efeito significativo para os caracteres CE, PE, PG, PS e P100G indicando comportamento diferencial do efeito recíproco dependendo do ambiente em questão.

A não significância para alguns caracteres com relação a interação CGC x A, CEC x A e Rec x A evidencia que o controle genético e a seleção de genitores não são específicos para cada ambiente, de forma que o resultado da combinação em um ambiente podem ser o mesmo em outro ambiente (COLOMBO et al., 2014).

A significância dos quadrados médios da CGC e da CEC indica que tanto efeitos gênicos aditivos quanto não-aditivos estão envolvidos no controle dos caracteres. Os resultados sugerem a possibilidade de serem obtidos novos híbridos

a partir das constituições genéticas utilizadas, tendo em vista a disponibilidade de variabilidade aditiva e não-aditiva para os diversos componentes avaliados.

Um fato importante a ser observado está relacionado com os valores dos quadrados médios da CGC e da CEC, evidenciando que, para todos os caracteres analisados, a CGC foi superior à CEC, demonstrando uma grande contribuição da ação gênica aditiva no controle dos caracteres estudados, e indicando que, na herança desses caracteres, os efeitos gênicos aditivos são mais importantes. Semelhantemente aos resultados aqui obtidos, são descritos em trabalhos evidenciando a predominância dos efeitos de CGC em relação aos efeitos de CEC, (CARVALHO; SOUZA; RAMALHO, 2004; LEMOS et al., 2002; LOCATELLI; FEDERIZZI; NASPOLINI FILHO, 2002). Efeitos predominantemente aditivos para expressão do carácter altura de planta também foram encontrados utilizando cruzamento dialélico entre três genitores (BORDALLO et al., 2005). Resultados divergentes foram encontrados avaliando a capacidade combinatória de linhagens de milho, para o carácter de rendimento onde os componentes quadráticos para CEC foram mais representativos (AGUIAR et al., 2004).

Tabela 9 - Análise da variância dialélica conjunta para os dez caracteres avaliados, entre 90 híbridos (F₁s e recíprocos) em três ambientes, safras 2012/2013.

FV	GL	Quadrados Médios									
		DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
TRATAMENTO	89	50,48*	7,90*	7,31*	33,01*	4173,65*	3349,03*	23,52*	159,68*	105,52*	11602,24*
C.G.C.	9	383,79*	43,83*	58,58*	154,23*	18340,39*	17007,75*	166,34*	990,48*	729,39*	58524,31*
C.E.C.	35	20,27*	5,49*	2,35*	28,48*	4433,82*	3092,49*	9,69*	116,39*	55,38*	9897,45*
Recíproco	45	7,33 ^{ns}	2,58 ^{ns}	0,91 ^{ns}	12,28*	1137,96 ^{ns}	816,82 ^{ns}	5,71*	27,19 ^{ns}	19,74 ^{ns}	3543,78 ^{ns}
AMBIENTE	2	850,73*	6,16*	29,37*	63,57*	129016,84*	135189,79*	63,03*	50081,79*	2674,40*	48231,04*
TRAT x A	178	5,96 ^{ns}	1,86*	1,04 ^{ns}	8,06*	1323,00*	981,19*	2,99 ^{ns}	38,06*	25,05*	3204,97 ^{ns}
CGC x A	18	7,48 ^{ns}	4,33*	2,23*	10,71 ^{ns}	3209,09*	2364,65*	4,32 ^{ns}	140,77*	92,12*	6188,65*
CEC x A	70	6,02 ^{ns}	1,34 ^{ns}	0,89 ^{ns}	7,94 ^{ns}	909,7*	653,53*	2,44 ^{ns}	33,62*	17,47*	3015,39 ^{ns}
Rec x A	90	5,60 ^{ns}	1,77*	0,92 ^{ns}	7,63 ^{ns}	1267,24*	959,35*	3,14 ^{ns}	20,97*	17,53*	2755,68 ^{ns}
RESÍDUO	534	5,05	1,28	0,95	6,60	652,96	452,64	2,95	12,15	9,70	2652,44
MÉDIA		48,83	17,72	15,53	36,49	227,40	190,40	27,92	27,72	34,57	566,43

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

3.3.5 Capacidade geral de combinação (CGC)

O termo CGC refere-se ao comportamento médio do genitor em cruzamento com os demais do conjunto (MIRANDA FILHO; GORGULHO, 2001), apresentando maior CGC o genitor que possuir maiores frequências de alelos favoráveis para um determinado caráter (CRUZ; VENCOVSKY, 1989). Portanto, esses efeitos indicam a importância da ação aditiva na expressão dos caracteres (SPRAGUE; TATUM, 1942), as estimativas proporcionam informações sobre a presença de genes de controle aditivo. Sendo assim, os genitores com estimativas de CGC altas e positivas são os que mais contribuem para o aumento da expressão do caráter, enquanto que aqueles com valores altos e negativos contribuem para a redução de sua manifestação (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012), dependendo da característica em questão o aumento é desejado ou em caso de doenças, estatura e ciclo a diminuição é o resultado mais adequado para o cruzamento. Os valores baixos sugerem que a média dos híbridos em que um genitor participa não difere da média geral do dialelo.

Em termos práticos, a significância da capacidade geral de combinação indica que seria vantajosa a seleção de genitores com base na exploração dos efeitos aditivos presentes nos locos que controlam a característica, ou seja, no mérito de seus gametas. Estes genitores com às maiores estimativas da CGC são potencialmente favoráveis quanto as suas contribuições para programas de melhoramento intrapopulacional (OLIVEIRA et al., 1999).

De acordo com as análises previamente discutidas, com relação aos efeitos significativos para os componentes da capacidade geral de combinação, cabe elucidar o desenvolvimento deste componente com relação aos ambientes e o comportamento de cada caráter e genótipo. Para os caracteres em estudo excetuando o diâmetro e o peso do sabugo, todos os outros são de interesse que sofram incrementos em virtude de cruzamentos mais adequados para melhorar as características agrônômicas. Neste sentido, a característica de diâmetro da espiga tem um aumento substancial independentemente do ambiente em função do genitor 6, efeito contrário é observado na utilização do genitor 9, também independentemente do ambiente em questão, devido à ausência de interação CGC x A eles se comportaram igualmente (Tabela 10).

Para comprimento da espiga o genitor 6 que confere maior diâmetro não é observado como portador deste incremento, até mesmo contribui com uma leve redução, sendo assim, o genitor que mais contribui para o comprimento de espiga é o 5 em todos os ambientes e o que mais reduz o comprimento é o 1 também em todos os ambientes.

Percebe-se que o incremento do número de fileiras de grãos e o número de grãos por fileira não apresentam o mesmo genitor para capacidade geral de combinação, sendo que para todos os ambientes os genitores 7 e 5 correspondem aos que possuem mais alelos para aumento e diminuição do número de fileiras de grãos, respectivamente. Para o número de grãos por fileira observa-se o genitor 3 com maior frequência para o aumento de número de grão e para redução destaca-se o genitor 10 para os três ambientes. No ambiente 2 observa-se que o genitor 1 apresenta alta presença de alelos para diminuir o número de grãos. As principais características do rendimento de grãos (PE e PG) apresenta igualdade quanto ao genitor que proporciona maiores ganhos, no entanto, não há um consenso em relação ao ambiente, desta forma para peso de espigas e peso de grãos nos ambientes 1 e 3, o genitor que mais contribui para estes fatores é o 6, e para o ambiente 2, o genitor que corresponde a maior presença de alelos favoráveis é o 5. Para as características de sabugo onde são necessárias redução do diâmetro e peso, os genitores que mais contribuem para diminuição destas características são o 1, 3, e o 9. Para diâmetro, o genitor 9 foi mais importante (ambiente 1 e 2) sendo o genitor 3 no ambiente 3. Para peso do sabugo, independentemente do ambiente, o genitor 2 contribui para esta redução. Quanto ao aumento do diâmetro do sabugo para todos os ambientes o genitor 10 é o que proporciona maiores ganhos e para incremento do peso do sabugo, os genitores 4 (ambientes 1 e 3) e 5 (ambiente 2) contribuíram indesejavelmente.

Para peso de 100 grãos, a relação de maior peso/ambiente, verifica-se no ambiente 1, contribuições para o aumento no genitor 10 e nos outros dois ambientes observa-se contribuições mais expressivas do genótipo 5, para redução do peso de 100 grãos os genitores 3, 9 e 1, contribuem, respectivamente, nos ambientes 1, 2 e 3.

O número de grãos por espiga é uma das características que juntamente com o peso de grãos compõem os fatores determinantes para o rendimento, e

os genitores que contribuem para o maior número de grãos por espiga foram o 7 para o ambiente 1 e 2 e o genitor 2 para o terceiro ambiente, bem como o genitor 10 reduziu este número para os dois primeiros ambientes e o genitor 4 no ambiente 3.

Diante da variação encontrada nos ambientes em estudo levando em consideração a capacidade geral de combinação e sua interação como os ambientes (CGC x A), pode-se inferir que existem genitores que proporcionam maiores incrementos nos componentes do rendimento de grãos em função do ambiente em estudo, sendo assim, os melhores genitores por ambiente são:

No ambiente 1 (Pato Branco-PR): o genitor 6 apresentou alelos favoráveis para diâmetro da espiga, peso de espiga e grão e destacou-se também o genitor 7 o qual apresentou as melhores contribuições para número de fileiras e número de grãos por espiga;

No ambiente 2 (Campos Novos-SC): destacou-se o genitor 5 o qual favoreceu positivamente os caracteres de comprimento de espiga, peso de espiga e de grão e peso de 100 grãos. No entanto, percebe-se que o referido genitor contribuiu indesejavelmente com o aumento do peso de sabugo. Outro genitor que possui boas características é o 7, apresentando bom número de fileiras e número de grãos por espiga.

No ambiente 3 (Frederico Westphalen -RS): destacou-se novamente o genitor 6 com bom diâmetro de espiga, peso de espiga e de grão, observou-se também o genitor 5 como no ambiente anterior com alelos favoráveis para comprimento de espiga e peso de 100 grãos.

Levando em consideração a capacidade de combinação em um ambiente médio temos que para a maioria dos caracteres que contribuem para o rendimento de grãos o genitor 5 destacou-se por apresentar entre todos, o melhor acúmulo de alelos para comprimento de espiga, peso de espiga, peso de grãos e peso de 100 grãos, outro importante genitor é o 7, o qual tem as melhores contribuições para número de fileiras de grãos e número de grãos por espiga. Para diminuição dos caracteres que compõem o rendimento temos o genitor 9 que proporciona diminuição do diâmetro da espiga, peso de espiga, peso de grãos e diâmetro do sabugo.

Tabela 10 - Estimativa do efeito da capacidade geral de combinação de dez genitores de milho para os dez caracteres analisados, nos três locais de avaliação, safra 2012/2013.

Genitor	Amb	DE	CE	NF	NGF	PE	PG	DS	PS	P100G	NGE
1	1	0,29	-0,73	0,35	-0,37	-7,29	-5,16	0,72	-2,38	-1,485	7,25
	2	0,89	-0,81	0,84	-1,25	-2,25	-0,48	0,67	-0,79	-0,314	10,093
	3	0,08	-0,84	0,3	-0,48	-21,8	-19,9	1,03	-2,04	-3,562	3,251
	Médio	0,42	-0,79	0,5	-0,7	-10,4	-8,52	0,81	-1,74	-1,787	6,865
2	1	0,8	-0,23	0,52	-0,98	-2,35	4,02	-0,92	-6,26	0,427	3,864
	2	0,88	-0,25	0,34	0,28	2,82	10,1	-1,05	-2,16	0,831	17,105
	3	1,53	0,04	0,65	0,36	8,88	15,2	-0,82	-6,53	1,21	28,758
	Médio	1,07	-0,15	0,5	-0,12	3,12	9,76	-0,93	-4,98	0,823	16,576
3	1	-1,3	0,07	-0,46	2,46	-14,1	-9,08	-1,14	-4,89	-3,278	21,334
	2	-0,93	0,78	-0,28	2,18	7,07	3,78	-1,12	0,68	-0,662	22,91
	3	-1,32	0,45	-0,53	2,44	-8,75	-7,8	-1,04	-1,54	-3,181	18,312
	Médio	-1,18	0,43	-0,42	2,36	-5,26	-4,37	-1,1	-1,92	-2,374	20,852
4	1	-1,91	0,13	-0,69	1,54	-8,48	-13,8	-0,22	5,02	-1,912	-1,731
	2	-1,47	-0,29	-0,99	0,19	-5,78	-10,1	-0,29	1,54	-0,471	-32,85
	3	-1,54	0,42	-1,09	0,14	-8,12	-13,8	-0,26	5,15	-1,121	-36,14
	Médio	-1,64	0,09	-0,93	0,63	-7,46	-12,5	-0,26	3,9	-1,168	-23,57
5	1	-0,64	0,87	-0,8	0,61	13	10,1	-1	3,68	3,06	-19,77
	2	-0,23	1,42	-1,09	1,21	29,7	23,5	-0,65	1,89	5,803	-22,7
	3	-0,6	0,75	-1,04	0,32	16,5	12,5	-0,8	3,12	5,555	-32,72
	Médio	-0,49	1,01	-0,98	0,72	19,7	15,4	-0,82	2,9	4,806	-25,07
6	1	3,21	-0,5	0,46	-0,78	18,2	17,4	1,58	1,35	1,879	4,605
	2	2,59	-0,68	0,59	-0,41	7,58	8,33	1,37	-0,47	0,304	15,6
	3	2,38	-0,41	0,69	-0,28	16,8	15,4	1,07	1,99	1,131	20,383
	Médio	2,73	-0,53	0,58	-0,49	14,2	13,7	1,34	0,96	1,104	13,529
7	1	0,38	0,78	0,94	-0,26	7,05	5,48	0,64	1,08	-0,028	30,742
	2	0,65	0,74	0,93	-0,33	7,22	6,58	0,45	0,36	0,697	28,109
	3	0,09	-0,18	0,79	-0,8	2,64	4,81	0,06	-1,4	0,045	14,714
	Médio	0,37	0,45	0,88	-0,46	5,63	5,63	0,38	0,01	0,238	24,522
8	1	-0,71	0,24	0,18	-0,02	-0,51	-3,89	-0,07	3,42	-1,309	5,871
	2	-0,89	0,31	0,11	0,23	-9,64	-9,77	0,36	-0,07	-2,033	8,784
	3	-0,93	0,28	-0,12	-0,11	-2,22	-5,17	-0,24	1,95	-1,087	-4,681
	Médio	-0,84	0,28	0,06	0,03	-4,12	-6,28	0,02	1,77	-1,476	3,325
9	1	-2,59	-0,19	0,09	-0,53	-11,1	-9,33	-1,86	-2,05	-1,275	-5,209
	2	-2,64	-0,63	-0,1	-0,92	-24,8	-21,7	-1,25	-1,06	-2,922	-16,98
	3	-2,13	-0,17	0,13	-0,36	-16,1	-13,5	-0,72	-1,48	-2,11	-0,762
	Médio	-2,45	-0,33	0,04	-0,6	-17,3	-14,8	-1,28	-1,53	-2,102	-7,649
10	1	2,44	-0,44	-0,58	-1,69	5,52	4,21	2,27	1,04	3,92	-46,95
	2	1,15	-0,6	-0,35	-1,17	-11,9	-10,3	1,51	0,07	-1,233	-30,08
	3	2,44	-0,33	0,22	-1,23	12,2	12,3	1,72	0,78	3,121	-11,11
	Médio	2,01	-0,46	-0,24	-1,36	1,95	2,07	1,83	0,63	1,936	-29,38

DE: Diâmetro da espiga; CE: Comprimento da espiga; NF: Número de fileiras de grãos; NGF: Número de grãos por fileira; PE: Peso de espiga; PG: Peso de grãos; DS: Diâmetro do Sabugo; PS: Peso do Sabugo; P100G: Peso de 100 grãos; NGE: Número de grãos por espiga.

3.3.6 Capacidade específica de combinação (CEC) e efeito recíproco

A capacidade específica de combinação (CEC) é interpretada como um efeito na expressão do híbrido que é adicional aos efeitos de CGC dos genitores, podendo ser positivo ou negativo. Estas oscilações positivas e negativas nos valores de CEC foram observadas para todos os caracteres estudados, relativos ao desempenho dos genitores. Esses resultados sugerem a existência de desvios da dominância bidirecional regulados por genes que aumentam a expressão do caráter e por outros, igualmente dominantes, que a reduzem. Em termos genéticos, a significância dos efeitos de CEC indica que, na herança do caráter, parte da variação se deve à manifestação de ações gênicas não aditivas (dominância e epistasia), sendo interpretada como desvio de um híbrido em relação ao que seria esperado com base somente na CGC de seus genitores (MIRANDA FILHO; GORGULHO, 2001). Portanto, o híbrido mais favorável deve ser aquele que apresentar maior estimativa de capacidade específica de combinação, na qual pelo menos um dos genitores tenha apresentado bom desempenho para capacidade geral de combinação (AGUIAR et al., 2004; BORDALLO et al., 2005; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; CRUZ; VENCOSKY, 1989). Deste modo, baixos valores para CEC, sejam positivos ou negativos, indicam que os híbridos comportaram-se como esperado com base na capacidade geral de combinação dos genitores, enquanto que, altos valores absolutos de CEC demonstram que o comportamento de um híbrido particular é consequentemente melhor ou pior do que o esperado com base na CGC dos genitores (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Os maiores valores da CEC ocorrem entre os genótipos mais divergentes nas frequências dos genes com dominância, embora sejam também influenciados pela frequência alélica (VENCOSKY, 1987). De maneira prática, a significância para CEC indica a necessidade de fazer mais cruzamentos entre aqueles genitores os quais haviam sido detectados com altas capacidades combinatórias, sendo importante para informar quais as melhores combinações híbridas. Outro efeito muito importante a ser estudado é o efeito recíproco, ele serve para identificar qual dos genitores é mais adequado para servir como doador ou como receptor de pólen.

A capacidade específica de combinação resulta de uma infinidade de prováveis combinações favoráveis, bem como, desfavoráveis, podendo ainda

apresentar uma interação com o ambiente, respondendo diferentemente aos estímulos ambientais. As combinações que mais contribuíram para aumento desejado dos caracteres foram: para diâmetro de espiga (Tabela 11) a combinação de genitores 4x7 levando em consideração que o genitor 7 possui razoável CGC para esta mesma característica, ainda observa-se o efeito recíproco pronunciado quando usado o genitor 4 como fêmea e o genitor 8 como macho indicando que esta característica pode ser associada ao efeito materno ou herança extracromossômica. Outra observação importante para o efeito recíproco e a capacidade específica de combinação é que o ambiente 3 foi o que mais proporcionou este aumento para a característica.

Para os efeitos da capacidade específica de combinação e seu efeito recíproco para o carácter comprimento de espiga (Tabela 12) observa-se que contribuem para o aumento as combinações 1x10 e 5x10, respectivamente, associando-se o genitor 5 a altas frequências de locos favoráveis também para CGC.

Os genitores 1x7 e 1x3 representam a CEC e efeito recíproco para aumento do número de fileira de grãos de milho por espiga (Tabela 13), é importante ressaltar que o genitor 7 contribui para as maiores frequências desta característica para a CGC.

O número de grãos por fileira (Tabela 14) apresenta aumento de alelos favoráveis quando cruzado com os genitores 8x9 e efeito recíproco com o cruzamento 7x8, porém nenhum destes genitores apresenta boas estimativas para CGC sendo positiva apenas para o genitor 8 exclusivamente no ambiente 2.

Efeito interessante pode-se verificar quando levamos em consideração o peso de espiga e peso de grão (Tabela 15 e 16), pois, o genitor 2 encontra-se presente em ambas as características contribuindo para o aumento da frequência de alelos favoráveis para as combinações feitas com o genitor 2, para CEC utiliza-se o genitor 1 na condição de receptor de pólen e no efeito recíproco com o genitor 10 como doador de pólen. Deste modo evidencia-se que o genitor 2 corresponde muito bem ao aumento do peso de grão e espiga quando utilizado tanto quanto macho como fêmea, sendo as estimativas dos componentes quadráticos associadas ao efeito recíproco para estes dois caracteres foram superiores as associadas a CEC, conforme demonstrado na tabela 15 e 16. Isso

indica que existe diferença considerável no efeito quando se usa um genitor como macho ou como fêmea no mesmo cruzamento. Por outro lado, a análise da CGC para estas duas características não indicou um genitor em especial, sendo que nos ambientes 2 e 3 o genitor 2 apresentou contribuições positivas para estes caracteres.

Para as características relacionadas ao sabugo (diâmetro e peso) as combinações que contribuem para a CEC (Tabela 17 e 18) são 2x7 e 4x10. O genitor 4 é o que possui boas estimativas para CGC relacionado ao peso do sabugo, para o efeito recíproco observa-se 4x8 e 3x4, respectivamente, ao diâmetro e ao peso do sabugo. Para estas características as quais podem ser consideradas como resultado do desenvolvimento da espiga e esta sendo o principal dreno consumindo grande parte da energia de planta, o sabugo não é um produto rentável/consumível, sendo fundamental que ele não consuma em demasia fotoassimilados que poderiam estar servindo aos grãos da espiga (FANCELLI; DOURADO NETO, 2004; MAGALHÃES; SOUZA, 2011). Neste sentido as combinações que contribuem para a redução destes caracteres em relação a CEC é referente ao cruzamento 4x8 para ambas as características de sabugo, bem como o efeito recíproco dos cruzamentos 4x6 e 1x4 para diâmetro e peso de sabugo respectivamente.

O peso de 100 grãos (Tabela 19) pode ser quando for utilizado o cruzamento entre os genitores 4x7 e este mesmo genitor 7 combinado com o genitor 10 tem efeito recíproco vantajoso para esta característica, com relação a CGC em função destes genitores apenas o genitor 10 proporciona alelos favoráveis para aumento do peso de 100 grãos.

O número de grãos por espiga (Tabela 20) é acrescido quando em função da CEC se utiliza cruzamentos entre os genitores 8x9 e é favorecido quando também utiliza-se genitor 2 juntamente com o doador de pólen 9 em efeito recíproco, precisamente em função do ambiente dois.

Tabela 11 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para diâmetro de espiga, em três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		1,489	-1,456	-0,378	-0,362	1,177	0,986	0,146	-0,781	-0,82
	A2		1,142	-1,729	1,837	0,695	-0,455	0,474	-0,257	-1,615	-0,092
	A3		0,144	-2,817	-0,497	1,725	1,288	0,064	0,593	-1,056	0,555
2	A1	-0,23		0,85	0,723	-0,131	-1,137	-0,238	0,123	-1,24	-0,439
	A2	0,755		-0,498	-0,146	-1,369	-0,504	2,371	0,304	0,271	-1,571
	A3	-0,595		2,092	-1,063	-1,221	0,187	0,088	-0,033	0,333	-0,526
3	A1	1,505	0,05		0,883	-0,581	0,828	-1,398	0,948	-1,425	1,351
	A2	-0,62	-0,395		2,242	-0,245	0,55	0,454	1,043	-0,13	-1,687
	A3	-0,895	-0,775		1,41	1,038	-0,715	1,207	0,7	-3,113	0,198
4	A1	-1,015	0,175	0,695		0,272	-0,539	1,065	-2,864	0,518	0,319
	A2	-0,46	-1,58	0,275		0,032	-1,128	-0,659	-3,875	1,012	0,685
	A3	-0,945	-0,38	-0,155		0,563	-0,09	2,987	-3,8	0,292	0,198
5	A1	0,06	-0,01	-2,36	-0,595		0,547	-2,374	1,166	1,774	-0,31
	A2	0,23	0,53	0,47	-0,25		1,529	-0,441	0,682	-0,806	-0,078
	A3	1,22	0,005	1,785	0,58		-0,242	-1,856	0,838	0,589	-1,435
6	A1	0,44	0,365	-0,59	-3,035	0,05		-0,12	-0,584	0,323	-0,496
	A2	-0,805	-0,51	0,48	-0,775	1,155		-1,326	-0,303	-0,626	2,262
	A3	0,795	0,075	0,845	0,71	0,34		-1,103	-0,745	0,817	0,603
7	A1	-0,195	-0,62	0,33	0,175	-1,085	0,72		1,495	0,972	-0,387
	A2	-0,825	0,395	-0,365	1,005	0,775	2,075		0,282	-0,326	-0,828
	A3	-0,01	0,525	-0,815	0,675	-0,895	-2,12		0,567	-0,762	-1,191
8	A1	1,07	-0,145	-0,42	2,01	-0,26	-0,62	-0,155		-0,677	0,248
	A2	0,06	-0,205	1,36	0,725	1,865	-0,945	0,54		1,517	0,606
	A3	-1,125	1,08	0,055	2,955	0,195	-1,325	0,595		1,592	0,288
9	A1	-1,38	1,92	1,515	-0,28	-0,845	-0,815	0,99	-0,655		0,536
	A2	0,965	2,745	0,72	1,165	0,57	0,325	-0,925	-0,715		0,702
	A3	0,02	1,12	1,995	-0,19	1,36	-1,33	-0,07	0,57		1,309
10	A1	-0,42	0,53	-0,06	1,29	0,62	1,135	0,22	-2,28	-0,985	
	A2	1,35	1,685	0,645	0,81	0,86	0,785	0,705	1,215	0,545	
	A3	1,51	-0,3	0,605	-1,145	1,495	-0,635	-0,56	-0,755	-0,94	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 12 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para comprimento de espiga, nos três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		0,559	0,251	-0,291	0,007	-0,828	0,098	0,38	-0,571	0,396
	A2		0,171	-1,078	0,271	0,626	-0,031	-0,27	0,754	-0,703	0,259
	A3		-0,044	-1,161	-0,029	0,161	0,157	0,318	-0,324	-0,541	1,463
2	A1	0,625		-0,052	0,766	-0,296	-0,176	-0,03	-0,043	-0,41	-0,317
	A2	0,83		-0,698	0,777	-0,063	0,135	0,011	0,38	-0,042	-0,67
	A3	0,17		-0,014	-0,068	-0,137	0,524	-0,4	1,183	-0,019	-1,025
3	A1	0,39	0,305		-0,306	-0,234	0,396	0,687	0,445	-1,427	0,24
	A2	-0,285	-0,61		-0,113	0,057	0,695	0,347	1,3	-0,951	0,44
	A3	-0,46	0,18		0,735	0,426	0,086	0,362	0,596	-0,566	-0,463
4	A1	-0,41	-0,245	0,745		-0,156	-0,006	-0,15	-0,802	1,046	-0,101
	A2	0,205	-0,915	-0,66		-0,553	0,51	-0,099	-1,81	0,713	0,305
	A3	-0,97	0,265	1,085		-0,148	0,118	0,309	-1,953	0,721	0,314
5	A1	0,36	-0,255	-0,92	0,03		-0,673	0,388	0,77	0,669	-0,474
	A2	-0,39	1,115	-0,04	0,13		-1,075	1,066	-0,13	-0,212	0,285
	A3	-0,335	-0,19	0,39	-1,055		-0,821	-0,135	0,013	-0,284	0,925
6	A1	0,81	-0,33	0,465	-0,745	-0,67		0,363	-0,015	0,304	0,636
	A2	-0,53	-0,15	0,325	-0,76	0,055		-0,021	-0,272	-0,154	0,213
	A3	0,5	0,03	-0,11	-0,39	0,335		-0,169	-0,381	0,067	0,421
7	A1	0,1	-0,55	-1,22	0,555	-0,795	0,165		-1,133	-0,055	-0,168
	A2	-0,335	-1	-0,19	0,415	-0,21	0,35		-0,691	-0,278	-0,066
	A3	-0,72	-0,115	0,335	-0,97	0,64	0,055		0,45	-0,047	-0,688
8	A1	-1,195	0,05	-1	0,645	-0,87	-0,14	0,795		0,527	-0,13
	A2	-0,16	-0,67	0,285	0,565	-0,335	0,69	0,615		1,431	-0,962
	A3	-1,125	0,295	-1,025	0,225	-0,305	-0,53	0,36		1,016	-0,6
9	A1	0,975	-0,075	0,64	0,285	-0,02	0,03	0,835	0,01		-0,082
	A2	0,275	0,97	0,185	-0,26	0,195	0,04	0,04	-0,15		0,196
	A3	0,04	-0,275	1,025	-0,67	0,44	0,47	0,695	0,215		-0,347
10	A1	0,25	0,875	0,055	-0,335	1,355	0,06	-0,08	-0,36	-0,81	
	A2	0,625	0,93	-0,705	-0,36	-0,39	0,215	1,14	0,465	-0,195	
	A3	0,28	-0,225	-0,195	-0,83	0,115	-0,22	0,6	-1,615	-0,03	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 13 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para número de fileira de grãos, nos três ambientes de estudo

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		-0,433	0,527	0,207	-0,347	-0,394	-0,312	0,001	0,319	0,43
	A2		-0,587	-0,523	-0,478	0,398	-0,508	1,715	0,09	0,182	-0,288
	A3		-0,12	-0,452	-0,22	0,779	-0,833	0,453	-0,028	-0,107	0,529
2	A1	0,205		-0,083	0,042	0,373	0,111	-0,142	0,496	-0,626	0,26
	A2	0,22		0,3	0,125	-0,554	0,32	-0,342	0,253	-0,325	0,81
	A3			0,422	0,1	-0,457	0,042	0,162	0,181	-0,403	0,073
3	A1	-0,22	-0,445		0,572	0,458	-0,694	0,163	-0,419	0,014	-0,54
	A2	-0,335	-0,005		0,413	-0,161	-0,282	0,052	0,091	0,458	-0,347
	A3	0,835	-0,055		0,888	0,162	-0,34	-0,775	0,354	0,275	-0,533
4	A1	0,115	-0,335	0,11		0,028	-0,349	0,068	-0,069	-0,196	-0,305
	A2	-0,335	-0,225	0,335		0,445	-0,121	-0,123	-0,193	0,008	-0,077
	A3	0,165	0,17	-0,225		0,834	-0,113	-0,217	-0,858	-0,222	-0,191
5	A1	-0,11	-0,335	-0,555	0,33		-0,017	-0,93	0,268	0,25	-0,084
	A2	-0,225	-0,11	0,335	-0,225		0,195	-0,582	-0,093	0,219	0,134
	A3	0,78	0,11	-0,665	0,335		-0,274	-0,158	-0,47	0,057	-0,472
6	A1	-0,22			-0,33	0,11		0,043	0,111	0,538	0,65
	A2	-0,11	0,445	0,335	-0,22	0,67		0,067	-0,218	0,203	0,343
	A3	0,67	-0,11	-0,335	-0,22	-0,555		0,23	0,588	0,56	0,141
7	A1	-0,115	0,22	-0,22	-0,33	0,33	-0,13		0,193	0,07	0,846
	A2	0,225	-0,335	-0,11	0,55	0,225	0,335		-0,22	-0,798	0,232
	A3	-0,39	-0,115	-0,225		-0,555	-0,665		0,149	-0,435	0,592
8	A1	0,555	-0,555	0,665	0,78	0,555	-0,335	-0,22		0,153	-0,735
	A2	0,22	-0,11		0,78	0,335	0,33	0,22		0,576	-0,284
	A3	-0,67	-0,335	-0,225	0,67	0,225	0,555	-0,22		0,249	-0,165
9	A1	-0,335	0,225	0,33	0,335	0,44	-0,445	0,22			-0,523
	A2	0,11	0,44	-0,055	0,11	0,225	-0,11	-0,11	0,445		-0,522
	A3	-0,5	0,22	0,055	-0,445	0,78	-0,555	-0,225	-0,11		0,027
10	A1	-0,67	0,445	0,22	0,22	-0,11	0,33	0,11	-0,885	-0,11	
	A2	-0,06	0,445	-0,22	0,445	0,11	-0,22	-0,67	0,225	0,445	
	A3	0,44	-1,22	0,33	0,11	-0,555	-0,22	-0,335	-0,89	-0,22	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 14 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para número de grãos por fileira, nos três ambientes de estudo.

		Genitor									
Amb		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		0,861	0,362	0,389	-0,566	-0,293	-1,368	2,952	-1,565	-0,772
	A2		0,434	-3,025	2,241	-1,007	-0,556	-0,851	2,976	-0,647	0,434
	A3		-0,33	-0,498	-1,124	-1,046	2,08	0,016	-0,14	-0,458	1,499
2	A1	1,665		0,366	-0,217	1,713	-1,063	1,192	-1,714	-0,146	-0,993
	A2	1,89		1,116	0,212	1,189	-1,64	0,065	1,057	0,103	-2,536
	A3	-0,5		0,885	1,82	-0,083	-1,927	-0,675	2,353	-0,125	-1,918
3	A1	1,72	0,22		0,449	0,439	-0,678	0,467	0,787	-1,59	-0,602
	A2	-1,67	-1,22		1,258	0,96	-1,314	-0,394	0,548	-0,881	1,731
	A3	-0,415	-0,975		1,346	0,949	-1,06	1,066	0,77	-2,678	-0,781
4	A1	0,39	-0,39	0,06		-0,929	0,629	-0,226	-2,346	1,547	0,705
	A2	0,61	-1,56	-0,945		0,611	1,673	0,153	-4,856	0,521	-1,813
	A3	-2,665	0,555	2,275		-0,477	0,12	1,421	-4,266	0,481	0,678
5	A1	-1,055	0,28	-1	-0,055		-0,386	0,314	1,359	-0,968	-0,975
	A2	-0,835	1	-1,67	-0,445		0,644	0,574	1,671	-3,557	-1,086
	A3	-1,75	-0,39	1,275	-0,555		-0,333	-0,367	2,221	-0,926	0,061
6	A1	0,28	-0,665	-1,835	-0,335	-1,61		1,153	-0,758	0,426	0,969
	A2	0,11	1,225	-0,33	0,22	-0,775		1,411	-2,927	1,229	1,48
	A3	-0,445	0,165	-0,665	0,56	-1,275		-0,71	-0,842	2,4	0,272
7	A1	1,275	-2,56	-2,72	1,22	-1,28	0,39		-1,553	0,681	-0,661
	A2	-1,78	-1,555	-1,555	-0,335		1,11		-0,787	-1,516	1,345
	A3	-1,36	-0,445	0,39	0,11	0,72	1,335		-0,041	-0,834	0,123
8	A1	-3,17	0,89	-2,055	-0,225	-0,78	0,835	1,22		0,28	0,993
	A2	-0,5	-1	0,28	-0,55	-1,78	0,335	1		3,311	-0,993
	A3	-2,39	0,72	-0,78	-1,78	-0,775	-2,67	2,28		1,01	-1,064
9	A1	0,585	-0,61	1,06	1,28	0,835	-0,5	1,385	-1,11		1,336
	A2	1,5	1,67	-1,085	0,22	-0,725	0,775	0,225	0,055		1,438
	A3	1,5	1	-0,86	0,055	-0,055	0,89	1,415	-1,445		1,129
10	A1	-0,11	0,945	0,89	-1,17	1,89	0,775	-1,665	-1,335	-1,39	
	A2	1	1,33	-2,055	-1,305	-0,615	0,445	2,165	0,61	-1,885	
	A3	-0,085	-0,665	0,335	-2,39	0,5	0,78		-2,5	1,78	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 15 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso de espiga, nos três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		35,4	-16,53	3,802	2,195	-5,807	-7,309	23,71	-27,19	-8,275
	A2		2,846	-17,35	22,17	9,98	-3,85	-2,593	6,308	-20,62	3,112
	A3		2,073	-40,43	-8,376	19,68	17,43	0,159	2,837	-23,26	29,89
2	A1	17,89		-3,889	2,514	-1,063	-13,17	-2,687	-3,491	-3,449	-10,17
	A2	22,26		-15,73	5,21	-11,38	-8,656	20,49	8,002	16,37	-17,15
	A3	-18,42		19,52	-11,97	-7,265	-13,05	-1,125	19,41	9,063	-16,67
3	A1	15,04	2,11		17,11	8,828	1,276	9,634	15,47	-42,2	10,32
	A2	-3,85	-19,56		21,21	-5,351	10,72	8,985	11,88	-17,87	3,511
	A3	-12,65	-0,675		28,71	29,15	-0,564	9,213	2,246	-42,39	-5,454
4	A1	1,68	-2,44	-1,84		-10,45	-6,146	12,94	-45,86	13,87	12,24
	A2	-10,51	-29,55	-14,1		-12,42	11,07	-11,25	-54,38	19,81	-1,403
	A3	-20,22	-6,63	16,75		-7,105	2,113	30,59	-57,6	10,18	13,45
5	A1	3,135	1,605	-39,79	2,205		1,487	-13,87	8,676	16,91	-12,72
	A2	2,35	10,71	9,08	2,67		11,48	4,17	10,18	-1,996	-4,665
	A3	2,515	-4,18	6,125	6,255		-20,44	-19,5	6,528	0,029	-1,077
6	A1	13,37	-3,13	-13,7	-19,6	-20,16		3,878	-6,111	21,04	3,557
	A2	-24,47	-8,915	20,88	-6,84	11,77		-19,73	-10,32	-1,786	11,08
	A3	10,44	12,55	-1,47	13,67	0,545		-11,96	1,916	33,91	-9,354
7	A1	1,265	-22,6	-27,46	11,02	-6,97	4,06		-1,733	2,979	-3,83
	A2	1,64	-3,35	5,1	7,875	20,66	21,13		8,263	-14,42	6,092
	A3	-12,66	5,605	-10,98	-14,08	-3,825	-5,395		18,33	-14,89	-10,82
8	A1	-26,79	0,075	-16,54	15,92	-13,59	1,315	11,26		9,26	0,086
	A2	10,65	2,27	30,05	6,615	26,83	2,045	4,06		20,59	-0,511
	A3	-33,95	10,87	-19,44	10,85	-8,01	-13,84	4,62		16,83	-10,5
9	A1	1,865	-5,675	23,06	16,14	-1,795	-5,12	16,74	0,73		8,793
	A2	17,06	28,36	18,19	7,985	23,04	6,035	-4,565	-7,625		-0,063
	A3	4,595	11,17	-5,36	-8,77	14,18	6,345	4,07	2,515		10,53
10	A1	-1,17	10,54	-1	1,335	20,1	14,58	0,625	-30,41	-3,23	
	A2	21,53	39,64	4,525	14,15	18,89	14,68	36,36	2,705	0,045	
	A3	10,49	-4,045	4,45	-5,06	7,03	-2,7	-2,155	-24,67	0,095	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 16 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso de grão, nos três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		30,24	-17,18	3,512	4,442	-4,789	-5,819	16,83	-21,55	-5,682
	A2		1,374	-18,6	22,51	4,752	-1,718	1,279	2,946	-17,45	4,898
	A3		1,008	-38,62	-5,061	17,34	14,83	0,579	0,38	-18,22	27,77
2	A1	15,65		-1,681	3,82	-1,955	-13,38	-3,596	-2,28	-2,384	-8,779
	A2	19,11		-10,36	4,379	-5,884	-9,484	15,29	6,88	12,94	-15,13
	A3	-16,77		17,67	-7,006	-5,938	-13,41	-4,061	18,57	7,868	-14,7
3	A1	13,55	3,535		13,03	8,646	0,17	9,975	13,14	-34,22	8,122
	A2	-6,235	-19,09		15,48	-2,816	8,699	9,556	8,238	-13,99	3,8
	A3	-14,36	0,065		21	24,69	0,846	9,401	3,042	-37,79	-0,239
4	A1	0,93	-1,56	0,09		-6,333	-2,279	8,186	-33,08	8,968	4,173
	A2	-15,16	-24,97	-10,67		-9,988	8,527	-11,51	-42,08	16,42	-3,747
	A3	-16,18	-6,835	17,31		-4,092	2,135	28,52	-47,62	6,924	5,21
5	A1	-0,58	1,405	-33,4	3,43		1,271	-13,28	4,481	13,04	-10,31
	A2	6,38	12,22	7,345	1,72		12,05	1,051	9,638	-5,399	-3,406
	A3	2,79	-3,365	8,455	6,7		-14,86	-17,44	4,249	-0,398	-3,552
6	A1	10,14	-2,46	-12,22	-15,29	-15,35		5,01	-7,31	17,42	3,892
	A2	-20,57	-6,36	17,02	-3,92	11,16		-14,85	-11,18	-1,234	9,189
	A3	11,6	12,63	-0,355	12	-1,7		-9,825	0,261	29,34	-9,32
7	A1	0,205	-19,53	-23,02	8,215	-5,49	1,59		0,015	0,367	-0,858
	A2	-0,355	-2,23	9,095	8,35	18,12	18,26		8,495	-13,24	3,917
	A3	-11,97	2,9	-11,01	-9,45	-6,045	-5,065		14,96	-14,12	-8,015
8	A1	-22,31	1,14	-13,94	10,83	-10,67	3,105	8,855		8,558	-0,357
	A2	10,51	1,61	26,04	5,49	24,11	2,02	3,22		19,27	-2,201
	A3	-27,18	8,465	-17,03	9,695	-5,4	-8,9	3,645		14,86	-8,684
9	A1	2,665	-3,9	20,27	14,69	-1,415	-3,405	17,03	0,255		9,8
	A2	14,85	22,93	15,91	7,09	19,12	5,845	-2,095	-7,46		2,682
	A3	4,25	11,15	-4,535	-7,395	14,04	4,145	0,985	1,965		11,53
10	A1	-1,09	6,745	-0,035	1,04	16,62	10,07	-0,465	-26,21	-4,29	
	A2	20,69	34,13	2,99	11,78	18,98	13,54	26,45	3,025	-0,605	
	A3	8,05	-5,555	1,53	-5,04	7,36	-2,46	-3,365	-21,27	-0,27	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 17 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para diâmetro de sabugo, nos três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		0,225	0,518	-0,026	-0,623	0,165	0,554	-0,191	-0,281	-0,341
	A2		0,831	-1,249	-0,888	0,804	0,017	-0,175	0,765	0,332	-0,438
	A3		0,164	-0,261	-0,726	0,934	0,479	0,05	0,313	-0,853	-0,099
2	A1	-0,295		0,473	0,559	0,097	0,41	-0,206	0,964	-1,686	-0,836
	A2	-1,165		0,53	-0,413	-0,546	-0,418	1,09	0,675	-1,029	-0,719
	A3	-0,55		0,374	-0,406	-0,436	0,639	1,77	-0,107	-0,413	-1,584
3	A1	0,72	-0,305		0,091	-0,36	0,602	-1,583	0,371	0,527	-0,638
	A2	-0,97	0,17		1,057	-0,426	0,367	-0,01	0,205	0,086	-0,559
	A3	0,44	-1,005		0,933	0,678	-0,422	-0,62	0,612	-0,543	-0,75
4	A1	0,08	-0,165	0,65		-0,925	-1,702	0,872	-1,368	1,582	0,917
	A2	-1,38	0,005	1,91		0,49	-0,642	-0,059	-1,834	0,797	1,492
	A3	0,18	0,09	-0,745		0,038	-0,002	1,465	-3,233	0,867	1,065
5	A1	0,005	0,105	-1	-0,53		1,167	-1,244	0,485	0,846	0,556
	A2	0,17	0,2	0,485	0,66		0,235	-0,662	0,263	0,274	-0,431
	A3	0,05	0,67	0,16	-0,075		-0,412	-1,475	0,732	0,072	-0,13
6	A1	0,485	1,11	-0,295	-1,625	0,145		-0,481	-0,207	-0,671	0,719
	A2	-1,03	-0,085	0,165	-0,985	0,1		-0,124	-0,794	0,107	1,252
	A3	1,37	-0,11	0,645	-1,98	0,55		-1,14	-0,453	0,057	1,255
7	A1	0,025	-0,495	0,32	-0,26	-1,275	0,49		1,242	0,923	-0,077
	A2	-0,255	-0,04	-0,695	1,185	0,19	1,205		0,459	-0,395	-0,125
	A3	0,285	-0,545	-0,25	-0,18	0,02	-1,59		0,704	-0,211	-0,543
8	A1	1,735	0,14	-1,12	0,905	0,59	-1,09	-0,29		-1,118	-0,178
	A2	1,025	-0,385	-0,03	0,7	0,405	-0,515	-0,665		0,28	-0,02
	A3	0,365	1,375	1,8	2,63	0,275	-1,545	-1,075		0,836	0,595
9	A1	-1,245	1,7	0,515	0,185	-0,27	-0,835	0,67	-0,775		-0,122
	A2	-0,89	1,41	0,24	0,52	-0,075	-0,015	0,1	0,415		-0,453
	A3	0,04	0,32	1,425	0,18	0,685	-1,165	0,08	0,405		0,189
10	A1	-0,025	0,25	-0,89	0,96	1,51	0,295	0,36	-0,295	-1,03	
	A2	0,38	0,69	0,375	1,005	0,79	-0,35	-0,89	0,775	0,69	
	A3	1,045	-0,48	0,56	-1,14	1,465	-0,465	-0,3	-0,255	-0,7	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 18 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso do sabugo, nos três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		5,006	0,609	-3,508	-1,114	-0,8	-0,379	7,075	-4,447	-2,442
	A2		0,441	-0,73	1,37	0,8	-0,442	-1,918	1,245	-1,85	1,083
	A3		2,057	-3,654	-3,483	2,887	3,279	-0,817	1,691	-4,133	2,173
2	A1	1,365		-1,528	-1,236	0,263	-1,173	1,778	-1,142	-0,609	-1,36
	A2	1,25		-1,467	-0,292	-0,087	-0,029	3,125	-0,482	0,738	-1,948
	A3	-1,84		2,937	-3,911	-1,677	0,005	2,824	-0,373	0,044	-1,906
3	A1	1,025	-0,77		3,492	-0,343	0,31	-0,333	1,456	-7,066	3,403
	A2	0,275	-0,71		2,323	-0,307	1,88	-0,425	-0,372	-0,268	-0,634
	A3	-1,64	-0,4		5,698	2,887	-0,455	-2,006	1,172	-4,267	-2,311
4	A1	-3,855	-0,34	-1,445		-2,706	-1,807	4,949	-12,02	4,197	8,641
	A2	0,005	-1,525	-0,445		-1,727	0,56	-1,045	-3,637	2,022	0,426
	A3	-6,575	-0,285	4,145		-1,636	0,046	2,19	-9,482	4,694	5,885
5	A1	2,185	0,325	-6,385	-0,2		1,122	-0,687	3,433	3,691	-3,66
	A2	0,385	1,32	1,085	-0,015		0,285	0,755	1,283	0,682	-1,684
	A3	-1,555	-2,47	-0,025	-0,385		-4,715	-1,741	0,212	1,559	2,224
6	A1	2,945	0,255	-1,215	-2,585	-3,19		-2,688	0,357	4,095	0,584
	A2	-0,68	-0,315	2,1	-0,46	2,075		-1,573	0,71	-1,15	-0,242
	A3	3,755	-0,19	0,37	1,315	2,375		-3,283	2,255	2,881	-0,013
7	A1	0,585	-3,015	-3,82	3,11	-1,82	1,995		-0,552	1,646	-3,735
	A2	1,065	-0,87	-0,005	-0,525	2,035	0,175		-0,01	-0,646	1,738
	A3	-0,995	2,595	-1,315	-4,925	1,945	-0,7		4,794	-0,225	-1,735
8	A1	-4,165	-0,96	-3,005	1,505	-2,585	-2,065	2,515		0,66	0,735
	A2	-0,48	-0,465	0,13	0,545	0,565	-0,89	0,55		0,237	1,026
	A3	-3,96	2,075	-2,62	2,66	1,165	-3,695	0,77		1,748	-2,016
9	A1	-0,91	-1,34	2,05	2,19	-0,07	-1,23	1,49	0,78		-2,167
	A2	-0,205	1,095	0,585	0,415	1,125	0,1	-0,175	-0,12		0,235
	A3	0,375	-0,01	-0,62	-1,865	3,54	1,75	0,46	0,6		-2,3
10	A1	-0,305	3,21	-0,21	0,215	2,61	1,16	-0,23	-4,205	-0,37	
	A2	1,135	2,165	0,535	1,365	1,135	0,015	3,765	-0,635	-0,665	
	A3	2,705	1,565	-0,75	-1,12	0,89	-1,1	-0,595	-3,3	1,455	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 19 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para peso de 100 grãos, nos três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		4,678	-3,997	1,266	2,255	1,481	-1,512	0,539	-2,41	-2,3
	A2		0,392	0,186	2,95	1,291	-0,31	-0,983	-0,843	-3,079	0,397
	A3		2,345	-4,255	0,361	0,5	1,839	-0,495	-0,404	-1,93	2,039
2	A1	1,59		-0,134	-1,095	-1,127	-0,86	-1,699	-0,593	0,863	-0,032
	A2	2,52		-3,964	0,039	-2,685	1,979	2,586	0,161	3,515	-2,024
	A3	0,27		0,499	-1,535	-0,431	-0,542	-2,226	1,15	1,888	-1,147
3	A1	1,69	0,925		0,49	-0,326	1,75	2,091	2,988	-4,922	2,058
	A2	2,57	-1,905		1,603	-1,391	2,998	0,64	1,465	-1,636	0,1
	A3	-1,23	0,905		1,76	2,999	1,638	2,554	-0,92	-4,947	0,673
4	A1	0,05	-0,17	-0,63		-0,888	-1,137	1,92	-3,559	1,946	1,056
	A2	-1,695	-4,15	-1,07		-1,338	-0,538	-1,226	-5,051	3,112	0,449
	A3	-2,635	1,36	2,065		-2,815	0,333	5,02	-5,179	0,169	1,888
5	A1	0,67	1,1	-3,145	0,65		0,122	0,553	-2,035	1,27	0,175
	A2	-0,68	0,71	2,3	0,565		1,967	0,799	0,249	1,978	-0,871
	A3	0,48	1,56	2,22	1,725		-2,042	-2,596	1,61	2,368	0,408
6	A1	-0,095	-0,015	-0,17	-1,67	0,08		-0,62	0,441	0,346	-1,524
	A2	-2,79	-3,455	2,2	0,035	2,365		-4,086	-0,121	-2,618	0,729
	A3	0,295	1,705	0,935	3,01	2,55		-0,772	0,564	1,387	-2,404
7	A1	-0,135	-0,67	-1,675	0,58	-0,905	-0,08		0,412	0,428	-1,572
	A2	1,29	0,645	0,405	2,05	2,09	3,005		2,871	-1,781	1,181
	A3	-0,695	0,365	-1,865	-0,64	1,34	2,5		1,285	-0,307	-2,462
8	A1	-2,175	0,465	-1,07	0,49	-0,765	-0,08	1,795		1,074	0,734
	A2	1,34	1,84	3,04	0,135	3,96	0,65	0,845		0,869	0,401
	A3	0,455	1,68	-2,5	-0,18	0,445	-0,905	1,1		1,13	0,764
9	A1	0,28	-0,055	1,925	0,2	0,225	-0,97	0,695	0,16		1,405
	A2	0,685	1,625	5,11	0,91	3,08	0,855	-1,235	-2,145		-0,361
	A3	0,215	0,035	-0,21	0,495	0,37	1,975	0,035	1,38		0,242
10	A1	0,765	0,055	-0,1	0,785	1,925	-1,145	0,51	-0,835	-0,41	
	A2	3,66	4,355	1,985	2,795	4,24	3,73	5,645	-0,575	-0,295	
	A3	0,355	0,9	-1,01	-0,815	1,35	-0,865	-0,04	0,855	0,5	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

Tabela 20 - Estimativas do efeito da capacidade específica de combinação (CEC) de 45 combinações híbridas (diagonal superior), e seus recíprocos (diagonal inferior), oriundas de dialelo entre dez genitores, para número de grãos por espiga, nos três ambientes de estudo.

	Amb	Genitor									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	A1		-1,707	26,04	14,39	-21,94	-18,12	-33,97	45,35	-13,37	3,321
	A2		-13,79	-62,26	17,6	2,158	-27,62	39,79	53,93	-6,301	-3,517
	A3		-10,5	-23,6	-25,82	10,74	3,49	17,4	-2,671	-11,5	42,46
2	A1	33,85		4,085	0,039	40,94	-14,74	12,87	-10,41	-25,07	-5,998
	A2	38,78		30,25	9,442	-3,814	-16,41	-10,29	25,48	-9,613	-11,24
	A3	-7,165		33,07	31,1	-16,88	-29,79	-5,238	44,94	-18,21	-28,49
3	A1	18,63	-12,41		26,9	21,72	-36,18	16,95	-5,293	-24,58	-29,65
	A2	-36,34	-18,82		31,79	3,866	-29,32	-1,318	11,56	3,572	11,87
	A3	24,95	-17,8		49,36	16,76	-27,02	-9,272	24,53	-31,97	-31,86
4	A1	9,7	-18,48	5,105		-15,77	-1,957	0,086	-37,15	14,45	-0,994
	A2	-3,405	-29,3	0,705		22,7	20,65	-1,522	-80,31	7,337	-27,69
	A3	-33,17	14,52	24,11		21,91	-2,597	14,59	-92,42	-1,046	4,925
5	A1	-20,89	-8,445	-37,89	11,48		-5,51	-30,02	30,96	-4,436	-15,96
	A2	-20,49	9,815	-7,37	-14,82		18,47	-10,82	18,62	-42,36	-8,809
	A3	-1,035	-1,515	-8,185	3,63		-12,54	-8,716	14,86	-11,65	-14,49
6	A1	-2,11	-11	-27,11	-17,67	-20,67		20,69	-7,119	24,45	38,49
	A2	-0,63	33,59	7,59	-4,63	14,74		27,29	-54,27	26,08	35,14
	A3	17,33	-1,555	-22,78	0,15	-40,08		-5,123	5,232	59,98	8,364
7	A1	17,74	-35,04	-52,6	7,255	-6,45	1,36		-18,66	14,05	18,01
	A2	-26,78	-37,34	-29,82	14,97	8,705	30,15		-20,15	-51,06	28,08
	A3	-37,46	-11,33	-3,67	1,075	-8,59	0,78		3,981	-29,39	21,77
8	A1	-30,33	-3,26	-4,3	25,38	9,96	1,445	12,26		12,03	-9,705
	A2	-2,185	-20,89	5,96	17,08	-10,89	18,3	23,52		70,67	-25,52
	A3	-62,34	-1	-20,45	-4,96	-2,63	-24,63	30,15		24,01	-22,46
9	A1	-2,65	-1,22	26,97	33,97	29,11	-25,85	31,3	-17,15		2,485
	A2	29,67	40,78	-18,53	8,22	-3,705	8,145	-0,335	17,48		1,687
	A3	6,685	21,86	-12,31	-15,38	26,19	-5,37	16,16	-27,3		19,77
10	A1	-24,82	29,74	20,89	-7,96	22,82	23,34	-23,52	-51,96	-24,11	
	A2	13,98	36,56	-37,41	-2,39	-4,295	-0,555	10,45	15,67	-10,45	
	A3	14,74	-52,19	18,22	-29,89	-12,71	5,185	-10,71	-70,33	19,67	

* Diagonal superior indica os efeitos da capacidade específica de combinação os genitores femininos estão na coluna e os genitores masculinos estão na linha;

** Diagonal inferior indica os efeitos recíprocos, os genitores femininos estão na linha e os genitores masculinos estão na coluna.

3.4 Conclusão

Os efeitos aditivos são mais importantes que os efeitos não aditivos para a variação dos híbridos em estudo. O genitor que mais contribuiu para as estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) foi o 6, com alelos favoráveis ao incremento de peso de espiga e peso de grão.

A hibridação envolvendo os genitores 1x2 promove aumento no peso de espiga e peso de grão no ambiente um, e a hibridação envolvendo os genitores 4x8 promove diminuição considerável destas características utilizando a capacidade específica de combinação (CEC) como parâmetro para escolher as combinações.

A ação do ambiente em estudo interferiu na expressão da maioria dos caracteres, indicando que além do conhecimento dos fatores genéticos, os fatores ambientais são determinantes na composição de novos híbridos de milho.

Referências

AGUIAR, C. G. DE et al. Análise dialélica de linhagens de milho na safrinha. **Ciência Rural**, v. 34, p. 1731–1737, 2004.

AGUIAR, A. M.; CARLINI-GARCIA, L. A.; RESENDE, A. Combining ability of inbred lines of maize and stability of their respective single-crosses. **Scientia Agricola**, v. 60, n. 1, p. 83–89, 2003.

ALAEI, Y. Correlation analysis of corn Genotypes morphological traits. **International Research Journal of Applied and Basic Sciences**, v. 3, n. 12, p. 2355–2357, 2012.

ALLARD, R. W. The Analysis of Genetic-Environmental Interactions by Means of Diallel Crosses. **Genetics**, v. 41, n. 3, p. 305–18, maio 1956.

ANDRADE, J. A. D. C.; MIRANDA FILHO, J. B. DE. Quantitative variation in the tropical maize population, ESALQ-PB1. **Scientia Agricola**, v. 65, n. April, p. 174–182, 2008.

BALDISSERA, J. N. DA C. et al. Capacidade combinatória e efeito recíproco em características agronômicas do feijão. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 33, n. 2, p. 471–480, 15 maio 2012.

BLOOM, J. L.; FALCONER, D. S. A Gene With Major Effect on Susceptibility To Induced Lung Tumors in Mice. **Journal of the National Cancer Institute**, v. 33, n. 4, p. 607–618, 1964.

BORDALLO, P. D. N. et al. Análise dialélica de genótipos de milho doce e comum para caracteres agronômicos e proteína total. **Horticultura Brasileira**, v. 23, n. 1, p. 123–127, 2005.

BROADHURST, P. L. Analysis of a diallel cross. In: EYSENCK, H. J. (Ed.). . **Experiments in Personality**. New York: The Humanities Press, 1960.

CABRAL, P. D. S. et al. **Capacidade de combinação e efeito recíproco da qualidade de sementes de linhagens de milho pipoca**. Xxix Congresso Nacional De Milho E Sorgo. **Anais...2012** Disponível em: <http://www.abms.org.br/29cn_milho/09247.pdf>

CÂMARA, T. M. M. et al. Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. **Bragantia**, v. 66, n. 4, p. 595–603, 2007.

CARVALHO, A. D. F.; SOUZA, J. C.; RAMALHO, M. A. P. Capacidade de Combinação de Progenies Parcialmente Endogâmicas Obtidas de Híbridos Comerciais de Milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 3, n. 3, p. 429–437, 30 dez. 2004.

CHUNG, J. H.; STEVENSON, E. Diallel analysis of the genetic variation in some quantitative traits in dry beans. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 16, n. 2, p. 223–231, 28 maio 1973.

COLOMBO, G. A. et al. Análise dialélica para resistência a ferrugem polissora em milho em diferentes níveis de adubação fosfatada. **Bragantia**, v. 73, n. 1, p. 65–71, 2014.

CRUZ, C. D. **Programa Genes - Biometria**. 1. ed. Viçosa: Editora UFV, 2006.

CRUZ, C. D. GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 35, n. 3, p. 271–276, 11 jul. 2013.

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético - Volume 2**. 2. ed. Viçosa: UFV, 2006.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético - Volume 1**. 4^a. ed. [s.l.] Editora UFV, 2012.

CRUZ, C. D.; VENCOSKY, R. Comparação de alguns métodos de análise dialélica. **Revista Brasileira de Genética**, v. 12, n. 2, p. 425–438, 1989.

CRUZ, J. C. et al. **Milho: O produtor pergunta, a Embrapa responde**. [s.l.: s.n.].

DEITOS, A. et al. Yield and combining ability of maize cultivars under different ecogeographic conditions. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 6, n. 3, p. 222–227, 2006.

DICKINSON, A. G.; JINKS, J. L. A Generalised Analysis of Diallel Crosses. **Genetics**, v. 41, n. 1, p. 65–78, jan. 1956.

DICKSON, M. H. Diallel Analysis of Seven Economic Characters in Snap Beans1. **Crop Science**, v. 7, n. 2, p. 121, 1967.

FALCONER, D. S.; BLOOM, J. L. A genetic study of induced lung-tumours in mice. **British Journal of Cancer**, v. 16, n. 4, p. 665–685, 1962.

FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. **Produção de milho**. 2^a. ed. [s.l.: s.n.].

FEHR, W. R. **Principles of Cultivar Development: Theory and Technique**. [s.l.] Macmillan Pub., 1993.

FUZATTO, S. R. et al. Divergência genética e sua relação com os cruzamentos dialélicos na cultura do milho. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 26, n. 1, p. 22–32, 2002.

GAMA, E. E. G. E et al. Potencial genético de um sintético de milho de grãos duros para formação de híbridos. **Ciência Rural**, v. 33, n. 4, p. 615–619, ago. 2003.

GOMES GAMA, E. E. E. et al. Heterosis in maize single crosses derived from a yellow Tuxpeno variety in Brazil. **Revista Brasileira de Genética**, v. 18, n. 1, p. 81–85, 1995.

GRIFFING, B. A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. **Heredity**, v. 10, n. 1, p. 31–50, abr. 1956.

HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses. II. **Genetics**, v. 43, n. 1, p. 63–85, 1957.

HAYMAN, B. I. The Theory and Analysis of Diallel Crosses. III. **Genetics**, v. 45, n. 2, p. 155–72, fev. 1960a.

HAYMAN, B. I. Maximum Likelihood Estimation of Genetic Components of Variation. **Biometrics**, v. 16, n. 3, p. 369, set. 1960b.

JINKS, J. L. The Analysis of Continuous Variation in a Diallel Cross of *Nicotiana Rustica* Varieties. **Genetics**, v. 39, n. 6, p. 767–88, nov. 1954.

JINKS, J. L. The F₂ and backcross generations from a set of diallel crosses. **Heredity**, v. 10, n. 1, p. 1–30, abr. 1956.

JINKS, J. L.; HAYMAN, B. I. The analysis of diallel crosses. **Maize genetics cooperation newsletter**, v. 27, p. 48–54, 1953.

KEMPTHORNE, O. The Theory of the Diallel Cross. **Genetics**, v. 41, n. 4, p. 451–9, jul. 1956.

KEMPTHORNE, O.; CURNOW, R. N. The Partial Diallel Cross. **Biometrics**, v. 17, n. 2, p. 229, jun. 1961.

KORNEGAY, J. L.; TEMPLE, S. R. Inheritance and Combining Ability of Leafhopper Defense Mechanisms in Common Bean1. **Crop Science**, v. 26, n. 6, p. 1153, 1986.

LEMOS, M. A. et al. Avaliação de dez linhagens e seus híbridos de milho superdoce em um dialelo completo. **Horticultura Brasileira**, v. 20, n. 2, p. 167–170, jun. 2002.

LOCATELLI, A. B.; FEDERIZZI, L. C.; NASPOLINI FILHO, V. Capacidade combinatória de nove linhagens endogâmicas de milho (*Zea mays* L.) em dois ambientes. **Ciência Rural**, v. 32, n. 3, p. 365–370, jun. 2002.

MACHADO, A. T.; NASS, L. L. A.; PACHECO, C. P. Cruzamentos Intervarietais De Milho Avaliados Em Esquema Dialélico Parcial. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 7, n. 3, p. 291–394, 2008.

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C. DE. **Cultivo do Milho - Ecofisiologia**. Disponível em: <http://www.cnpms.embrapa.br/publicacoes/milho_8_ed/ecofisiologia.htm>.

MIRANDA FILHO, J. B.; GORGULHO, E. P. Cruzamentos com testadores e dialélicos. In: NASS, L. L. et al. (Eds.). **Recursos genéticos e melhoramento-plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 649–672.

NASPOLINI FILHO, V. et al. General and specific combining ability for yield in a diallel cross among 18 maize populations (*Zea mays* L.). **Revista Brasileira de Genética**, v. 4, p. 571–577, 1981.

NIHEI, T. H.; FERREIRA, J. M. Análise dialélica de linhagens de milho com ênfase na resistência a doenças foliares. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, n. 3, p. 369–377, mar. 2012.

NISHIMURA, M.; HAMAMURA, K. Diallel Analysis of Cool Tolerance at the Booting Stage in Rice Varieties from Hokkaido. **Ikushugaku zasshi**, v. 43, n. 4, p. 557–566, 1993.

OLIVEIRA, J. S. E et al. Adaptabilidade e estabilidade de cultivares de milho para silagem em relação à produção de matéria seca degradável no rúmen. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 28, n. 2, p. 230–234, abr. 1999.

PIMENTEL-GOMES, F. **Curso de Estatística Experimental**. 13. ed. Piracicaba - SP: [s.n.].

PINTO, R. DE M. C.; GARCIA, A. A. F.; SOUZA JR., C. L. DE. Alocação de linhagens de milho derivadas das populações BR-105 e BR-106 em grupos heteróticos. **Scientia Agricola**, v. 58, n. 3, p. 541–548, set. 2001.

R. W. ALLARD; A. D. BRADSHAW. Implications of Genotype-Environmental Interactions in Applied Plant Breeding.pdf. **Crop Science**, v. 4, p. 503–508, 1964.

RAMALHO, M. A. P. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. [s.l.] UFG, 1993.

RAMALHO, M. N. P. **Genética na Agropecuária**. [s.l.] Editora UFLA, 2012.

ROCHA, F. et al. Diallel analysis as a tool when selecting parents for beans. **Revista Ciência Agronômica**, v. 45, n. 1, p. 74–81, 2014.

RODRIGUES, F. et al. Capacidade de combinação entre linhagens de milho visando à produção de milho verde. **Bragantia**, v. 68, n. 1, p. 75–84, 2009.

SCAPIM, C. A.; CARVALHO, C. G. P. DE.; CRUZ, C. D. Uma proposta de classificação dos coeficientes de variação para a cultura do milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 30, p. 683–686, 1995.

SEIFERT, A. L. et al. Análise combinatória de populações de milho pipoca em topcrosses. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, n. 5, p. 771–778, 2006.

SPRAGUE, G. F.; TATUM, L. A. General vs. Specific Combining Ability in Single Crosses of Corn¹. **Journal of the American Society of Agronomy**, v. 34, n. 10, p. 923, 1942.

TEIXEIRA, F. F. et al. Avaliação da capacidade de combinação entre linhagens de milho doce. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, n. 3, p. 483–488, 2001.

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. (Eds.). . **Melhoramento e produção do milho**. 2^a. ed. [s.l.] Fundação Cargill, 1987. p. 137–214.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. [s.l.] Sociedade Brasileira de Genética, 1992.

WEARDEN, S. Alternative analyses of the diallel cross¹. **Heredity**, v. 19, n. 4, p. 669–680, nov. 1964.

ZAREI, B. et al. Correlation and path coefficient analysis for determining interrelationships among grain yield and related characters in corn hybrids (*Zea mays* L .). **International Journal of Agriculture and Crop Sciences**, v. 4, n. 20, p. 1519–1522, 2012.

4 CAPÍTULO III

Metodologia de fenotipagem para arquitetura de raiz em campo e mapeamento de QTLs para déficit hídrico

4.1 Introdução

O crescimento esperado da população mundial, em todos os países em desenvolvimento, combinado com as mudanças climáticas que alteram o ambiente, estão tornando o incremento da produtividade um importante desafio para o futuro. A disponibilidade de água é um dos mais importantes fatores que limitam a produção das plantas cultivadas ao redor do mundo. Portanto, grandes esforços vem sendo aplicados na identificação de *loci* (genes e QTLs) envolvidos na regulação da resposta adaptativa ao déficit hídrico (LU et al., 2010; MESSMER et al., 2011; TUBEROSA; SALVI, 2007).

Frente a isso, o melhoramento convencional tem tido sucesso no aumento da performance do milho em uma ampla gama de ambientes, incluindo aqueles em condições de déficit hídrico, focando principalmente em características relacionadas ao hábito da planta, floração e qualidade de grão (ABENDROTH et al., 2011; TUBEROSA et al., 2007). A fim de manter um incremento linear, o qual vem sendo observado nos últimos 70 anos na produtividade do milho (DUVICK, 2005), o melhoramento deve ser dedicado para o entendimento e melhoramento de novas características morfo-fisiológicas, normalmente negligenciadas devido à baixa herdabilidade e dificuldade de fenotipagem. Nesse contexto, estudos de características/QTLs da arquitetura do sistema radicular (ASR) vem se tornando

cada vez mais importantes (BACON et al., 2003; COBB et al., 2013; COURTOIS et al., 2009; DE DORLODOT et al., 2007; HOCHHOLDINGER; TUBEROSA, 2009; LYNCH, 2013; MEISTER et al., 2014; REBOUILLAT et al., 2009; TUBEROSA, 2012; UGA et al., 2013; YU et al., 2007; ZHU et al., 2011)

O sistema radicular do milho é composto por raízes embrionárias primárias, raízes seminais (ABBE; STEIN, 1954), raízes pós embrionárias, raízes nodais e raízes laterais. Raízes nodais, formadas em nós subterrâneos, são chamadas de raízes da coroa enquanto que, aquelas formadas em nós superficiais, são chamadas de raízes suporte (HOCHHOLDINGER et al., 2004). Raízes embrionárias são relevantes para o estabelecimento primário da planta enquanto que raízes pós-embrionárias são importantes para a floração e podem ter influência significativa no rendimento de grãos em condições de déficit de água (HOCHHOLDINGER; TUBEROSA, 2009).

A arquitetura do sistema radicular possui plasticidade e é dinâmico, permitindo que as plantas incorporem informações do ambiente, para melhorar o crescimento e o desenvolvimento radicular (CAI et al., 2012; HODGE, 2004; LÓPEZ-BUCIO; CRUZ-RAMÍREZ; HERRERA-ESTRELLA, 2003; TRACHSEL et al., 2013; WANG; LI; LI, 2009). Além disso, o déficit hídrico e a deficiência de nutrientes interferiram no crescimento radicular (CHUN et al., 2005; HERMANS et al., 2006; SHARP et al., 2004) e também ideótipos foram idealizados (LYNCH, 2013; MEISTER et al., 2014).

Levando em consideração a importância das raízes, a fenotipagem em larga escala continua a ser um ponto de estrangulamento para a análise genética de raiz. A avaliação do sistema radicular em plantas desenvolvidas a campo é dificultosa, dispendiosa e demorada devido ao grande número de genótipos necessários para a análise de QTLs (RICHARDS, 2008). Por essa razão, diversas técnicas em laboratório e em casa de vegetação tem sido descritas nos estádios iniciais de desenvolvimento para a avaliação da ASR (BENGOUGH et al., 2004; HARGREAVES; GREGORY; BENGOUGH, 2009; IYER-PASCUZZI et al., 2010; SANGUINETI et al., 2007; ZHU et al., 2011).

De qualquer forma, a arquitetura do sistema radicular em plantas adultas a campo identifica a representação verídica do crescimento radicular em função do ambiente em estudo. Uma metodologia rápida para a avaliação de características de arquitetura radicular em plantas adultas de milho a campo

(*Shovelomics*) foi proposto por TRACHSEL et al. (2011). Na última década, foram desenvolvidos diversos *softwares* voltados a análises de raízes nos estádios iniciais de desenvolvimento vegetal, entre eles WinRHIZO™, (ARSENAULT et al., 1995); DART, (LE BOT et al., 2010); RooTrak, (MAIRHOFER et al., 2012); SmartRoot, (LOBET; PAGÈS; DRAYE, 2011); RootNav, (POUND et al., 2013); RootScape, (RISTOVA et al., 2013); Gia-Roots, (GALKOVSKIY et al., 2012).

Dois *softwares* tem sido desenvolvidos especialmente para complementar a *Shovelomics* em milho: DIRT (Digital imaging of root traits) (BUCKSCH et al., 2014) e REST (*Root Estimator for Shovelomics Traits*) (COLOMBI et al., 2015). Enquanto que o primeiro somente permite fenotipar externamente a coroa das raízes, o REST permite obter informações mais detalhadas em relação a estrutura interna do sistema radicular. Nesse estudo, as abordagens descritas por TRACHSEL et al. (2011) e o *software* REST foram combinados para o estudo da variabilidade da arquitetura do sistema radicular e eficiência de uso da água (UEA) na coleção de linhas de introgressão desenvolvidas a partir do cruzamento entre os genótipos B73 e Gaspé Flint. A linha B73 é um genótipo elite enquanto que o Gaspé Flint é uma variedade proveniente do grupo de germoplasma Northern Flint. As enormes diferenças fenotípicas entre os dois genótipos fazem do cruzamento, a fonte ideal para dissecação genética de características agrônômicas. Esta população já vem sendo avaliada para a arquitetura radicular nos primeiros estádios de desenvolvimento (SALVI et al., 2016)

Os objetivos do presente estudo foram validar o protocolo de fenotipagem do sistema radicular do milho a campo, bem como mapear QTLs para características de arquitetura radicular a campo e investigar a relação entre as características de raiz e rendimento de grãos sob déficit hídrico.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Material vegetal

O germoplasma utilizado neste estudo consiste de uma coleção de linhas de introgressão (IL) de B73 x Gaspé Flint (SALVI et al., 2011). B73 é uma linha

elite pertencente ao grupo heterótico *Iowa Stiff Stalk Synthetic* e é considerado um genoma de referência para o milho (SCHNABLE et al., 2009). Gaspé Flint é uma variedade canadense proveniente do grupo de germoplasma *Northern Flint* (VIGOUROUX et al., 2008) e é caracterizado por grande capacidade de afilamento, extrema precocidade, múltiplas espigas e baixa estatura.

A coleção inclui 73 linhas originadas pelo cruzamento entre B73 x Gaspé Flit seguidos por cinco ciclos de retrocruzamento utilizando seleção assistida por marcadores moleculares e tendo o genótipo B73 como genitor recorrente e dois ciclos de autofecundação. Durante os ciclos de cruzamentos e autofecundações, marcadores SSR foram utilizados para cada IL a fim de identificar como homozigoto a porção introgridida do genoma do genitor doador Gaspé Flint (SALVI et al., 2011). A população já é fenotipicamente caracterizada para tempo de floração, número de folhas, altura de planta e características de raiz nos estádios iniciais de desenvolvimento (SALVI et al., 2011, 2016). Baseado na genotipagem por marcadores SSR (SALVI et al., 2011) o tamanho médio da introgressão, incluindo linhas com introgressões múltiplas, foi de 43,1 cM por linha (2,4% do genoma do milho) e variaram entre 4,5 e 104,0 cM.

4.2.2 Genotipagem

O DNA das 73 ILs e dos dois genitores (B73 e Gaspé Flit) foi obtido utilizando métodos padrão para tecido de folhas, quantificados, com a qualidade avaliada e analisada por ensaio de SNP (*single nucleotide polymorphism*) através da tecnologia ILLUMINA Infinium *microarray*. As amostras foram analisadas em duplicata. Os dados de SNP produzidos pela análise de *microarray* foram tratadas com o ILLUMINA *software* GenomeStudio™. Um total de 50118 dos 56110 SNPs presentes no ensaio foram organizados a fim de obter um mapa das posições e posteriormente analisados. Entre estes, 1611 apresentaram >10% de dados perdidos e foram descartados. Aproximadamente 48600 SNPs puderam, portanto, ser considerados entre B73 e Gaspé Flint. Por comparação entre B73 e Gaspé Flint, aproximadamente 39% dos SNPs foram polimórficos e utilizados para análise dos resultados.

4.2.3 Experimento a campo

As 73 linhas de introgressão e o genitor B73 (totalizando 74 linhas de avaliação) foram submetidas a dois regimes hídricos (irrigado – WW e sob déficit hídrico – WD) na região da Emília-Romanha na cidade de Ravenna (Itália) durante o verão de 2013. Os dois ensaios foram conduzidos no mesmo campo experimental, com delineamento com blocos casualizado com três repetições. Cada unidade experimental foi composta por duas linhas de 5m com 44 plantas espaçadas 0,7m. Nenhuma linha de borda foi utilizada entre os genótipos do mesmo ensaio devido as diferenças esperadas entre os genótipos serem muito pequenas. A distância entre as linhas foi considerada grande o suficiente para atenuar ainda mais as possíveis interações entre os genótipos para ambas as características abaixo e acima do solo.

No ensaio com regime WW, o volume de irrigação correspondeu a 51mm enquanto que o ensaio com regime WD não foi irrigado. Foram instaladas duas estações meteorológicas, para monitoramento do nível da água e umidade do solo de forma contínua, cada uma em um ensaio de regime de água.

Três plantas representativas de cada unidade experimental foram marcadas com um pino na haste, 30cm acima do solo, em direção perpendicular a semeadura, com a finalidade de localizar espacialmente o sistema radicular. Os ensaios foram colhidos a mão e as plantas representativas foram seccionadas na altura do pino marcador e então escavadas para coletar a estrutura radicular (TRACHSEL et al., 2011) posteriormente lavadas com pressão de água. As imagens foram obtidas com a câmera digital com distância fixa. As raízes foram posicionadas verticalmente em uma superfície preta, opaca e em local com luz uniformemente dispersa através de uma cobertura tipo barraca. Devido a remoção uniforme das raízes com o corte de 30cm acima do solo, próximo ao pino de orientação, todas as imagens foram captadas com as estruturas presas pela haste de 30cm, na mesma orientação de campo. Para cada raiz foi obtida uma foto totalizando 1332 imagens.

4.2.4 Características fenotípicas e morfológicas

A tabela 1 lista as 31 características fenotípicas (e correspondentes siglas) analisadas neste estudo. Para essas características, foram avaliadas as plantas centrais da parcela após descartar a primeira e a última planta da linha com exceção para as características de altura de planta (AP), número de nós (NN) e folha de transição (FT) foram avaliadas em três plantas representativas da linha.

A data de queda do pólen (FM) é expressa em GDD (graus-dia de desenvolvimento) da semeadura até a queda do pólen que foi avaliado quando 50% das plantas da linha tiveram a extrusão das anteras: data do espigamento (FF) é expresso como GDD da semeadura até o espigamento o qual foi avaliado quando 50% das plantas da linha tiveram a extrusão das espigas e o intervalo entre a antese e o espigamento (IAE) foi avaliado pela diferença entre a queda do pólen e a extrusão da espiga. A altura de planta (AP) foi avaliada na posição da última folha, os nós do colmo (NN) foram avaliados como o número total de folhas durante o florescimento (a sexta e a décima segunda folha foram marcadas para a contagem das primeiras folhas desenvolvidas não visíveis durante o florescimento) e transição foliar (FT) avaliada através da última folha com cerosidade aparente.

4.2.5 Características relacionadas ao estresse

O índice vegetal IV, condutância estomática (CES) e o teor de clorofila (TC) foram avaliadas em cinco plantas representativas na linha. O índice de estresse (IS, pontuação visual 1-10) foi avaliado na floração. *Stay green* (SG) foi avaliado com pontuação visual (1-10) 20 dias após a floração.

4.2.6 Morfologia de espiga e características relacionadas ao rendimento

Uma linha de cada parcela foi colhida manualmente após o descarte da primeira e da última planta de cada linha. O número de espigas por planta (NEP) foi calculado através da taxa entre o número total de espigas por linha e o número

de plantas colhidas. Características de espiga peso de espigas, comprimento da espiga, diâmetro da espiga, número de fileira de grãos por espiga e diâmetro do sabugo (PE, CE, DE, NFGE e DS) foram avaliadas em três espigas representativas por linha. Peso de mil grãos (PMG) foi avaliado em amostra de 200 grãos por linha. Rendimento de grãos (RG) e PMG foram ajustados para 15,5% de umidade. Número de grãos por espiga (NGE) foi calculado pela taxa entre rendimento de grãos por planta e o produto entre o número de espigas por planta e peso dos grãos.

4.2.7 Características de raiz

As imagens das raízes foram analisadas com o *software* REST (COLOMBI et al., 2015). Uma descrição dos parâmetros do *software* foi obtido no respectivo manual em Colombi et al. (2015). Brevemente, o ângulo de raiz (ARR) refere-se ao valor médio do ângulo central de abertura da raiz, a área descreve o tamanho total do sistema radicular, comprimento total estrutura projetada (CTPR) refere-se à soma do comprimento ponderado das estruturas da raiz. A largura máxima (LMR) descreve a extensão espacial e a configuração do sistema radicular, enquanto que a estrutura interna do sistema radicular é descrito pelo fator de preenchimento em arco (FPR) avaliado como a taxa de pixels ao longo do arco de abertura do ângulo e pela dimensão média fractal (DMR) (GRIFT; NOVAIS; BOHN, 2011). Das fotos o número de nós que continham raízes suporte foi contado (NTNRS) e o número de raízes contidas nestes nós foi contado e multiplicado por dois a fim de obter o número total de raízes suporte (NTRSS). A massa de raiz (MRS) e profundidade de raiz (PS) foram visualmente pontuados (de 1 a 10) a partir das mesmas imagens usadas na análise REST. Depois de fotografar, as raízes foram secas mediante circulação de ar quente (105°C) e pesadas (PSR) após atingir peso constante.

4.2.8 Dados fenotípicos e análises de QTLs

A normalidade da distribuição dos valores de todas as características avaliadas foram testadas através do teste de Shapiro-Wilk pelo *software* R versão 3.1.3 (R Core Team, 2015). Os dados de transição foliar apresentam

distribuição bimodal portanto estes não foram utilizados nas análises de variância (ANOVA). A ANOVA foi primeiramente conduzida para os valores médios por parcela, separadamente para cada ensaio; subsequentemente, foi realizada uma análise combinada com os dois ensaios. A herdabilidade (H^2) foi estimada segundo (FALCONER; MACKAY, 1996) utilizando: $H^2 = \sigma^2_G / (\sigma^2_G + (\sigma^2_E / r))$ onde σ^2_G e σ^2_E representam os componentes genotípicos e ambientais da variância fenotípica, e r o número de repetições.

A média dos valores das ILs com características de distribuição normal foram comparadas com os valores médios do genótipo B73, seguindo o teste de Dunnett ($P \leq 0.05$).

As análises de QTLs foram feitas utilizando o programa QTL IciMapping, versão 4.0.6.0 (MENG et al., 2015) desenvolvido para substituição de segmento cromossômico (CSS) utilizando o método “RSTEP-LRT-ADD” (regressão de *Stepwise*) baseado em testes de probabilidade de QTL aditivo (WANG et al., 2006). Parâmetros de mapeamento: controle de multicolinearidade = -1 (deleção de marcador duplicado), PIN = 0,001 (o maior valor de P para inserir variáveis na regressão de *stepwise* do fenótipo residual sobre marcadores de variáveis), LOD = 2,5. O intervalo de confiança para cada QTL, detectado como descrito anteriormente, foi obtido com o *software* IciMapping utilizando o método “ICIM-ADD” considerando a população como RIL e LOD > 2. O bin foi calculado no intervalo de confiança com valor de -2 LOD comparado ao bin do QTL. O possível QTL identificado foi considerado no mesmo *locus* quando o LOD suportava o intervalo de sobreposição.

Tabela 1 - Caracteres de raiz, morfológicos e componentes do rendimento avaliados no estudo

	Sigla	Descrição da característica	Unidade
Raiz	ARR	Ângulo da raiz	°
	FPR	Fator de preenchimento	
	DMR	Dimensão média	
	AREA	Área	cm ²
	LMR	Largura máxima	cm
	CTPR	Comprimento total da projeção	cm
	MRS	Massa de raiz - score	visual
	PS	Profundidade - score	visual
	NTRSS	Número total de raiz suporte	contagem
	NTNRS	Número total de nós com raízes suporte	contagem
	PSR	Peso seco de raiz	g
Morfologia	IV	Índice vegetal	índice
	TC	Teor de clorofila	índice
	IS	Índice de stress	visual
	FM	Florescimento masculino	gdd
	FF	Florescimento feminino	gdd
	IAE	Intervalo entre antese e espigamento	gdd
	CES	Condutância estomática	mmol m ⁻² s ⁻¹
	FT	Folha de transição	contagem
	SG	<i>Stay green</i>	visual
	AP	Altura da planta	cm
	NN	Número de nós	contagem
Componentes do rendimento	PE	Peso de espigas	g
	NEP	Número de espigas por planta	contagem
	NFGE	Número de fileira de grãos por espiga	contagem
	CE	Comprimento da espiga	cm
	DE	Diâmetro da espiga	cm
	DS	Diâmetro do sabugo	cm
	NGE	Número de grãos por espiga	número
	RG	Rendimento de grãos	mg ha ⁻¹
	PMG	Peso de mil grãos	g

4.3 Resultados

4.3.1 Análises genotípicas

O DNA de 73 ILs e dos dois genitores (B73 e Gaspé Flint) foram analisados utilizando SNPs baseado na tecnologia ILLUMINA Infinium. O padrão das introgressões de Gaspé Flint conhecidas nessa população baseada em marcadores SSR foi completamente confirmado após as análises de SNPs. Contudo, com base nas análises de SNPs, a cobertura do genoma do genótipo Gaspé Flint verificado na coleção de ILs é maior do que inicialmente estimado, com valor médio de 3,3 introgressões por IL e, com comprimento médio de 39Mb (correspondendo aproximadamente 25cM do genoma do Gaspé Flint introgridido em B73). Pode-se estimar que 80% do genoma do Gaspé Flint é representado na coleção de ILs. O mapa de *bins* foi construído para as 74 linhas (IL1 = B73) baseado em SNPs individuais. Localizações consecutivas de SNPs com o mesmo genótipo foram aglomeradas em blocos e um ponto de interrupção foi assumida na transição entre dois blocos de genótipos diferentes. Blocos com tamanho menor do que 200kb e com menos do que cinco SNPs sequenciados foram encobertos. O mapa genotípico consiste em 329 independentes *bins* (Figura 1) representado por blocos vermelhos os quais podem indicar mais de um bin. O comprimento físico do bin variou entre 4kb e 123Mb, com uma média de 6Mb. 13% dos *bins* foram maiores de 10Mb de comprimento, com três *bins* maiores que 100Mb localizados nos cromossomos 6 (106Mb), 7 (123Mb) e 9 (107Mb) na região telomérica (cromossomos 6 e 7) e centromérica (cromossomo 9).

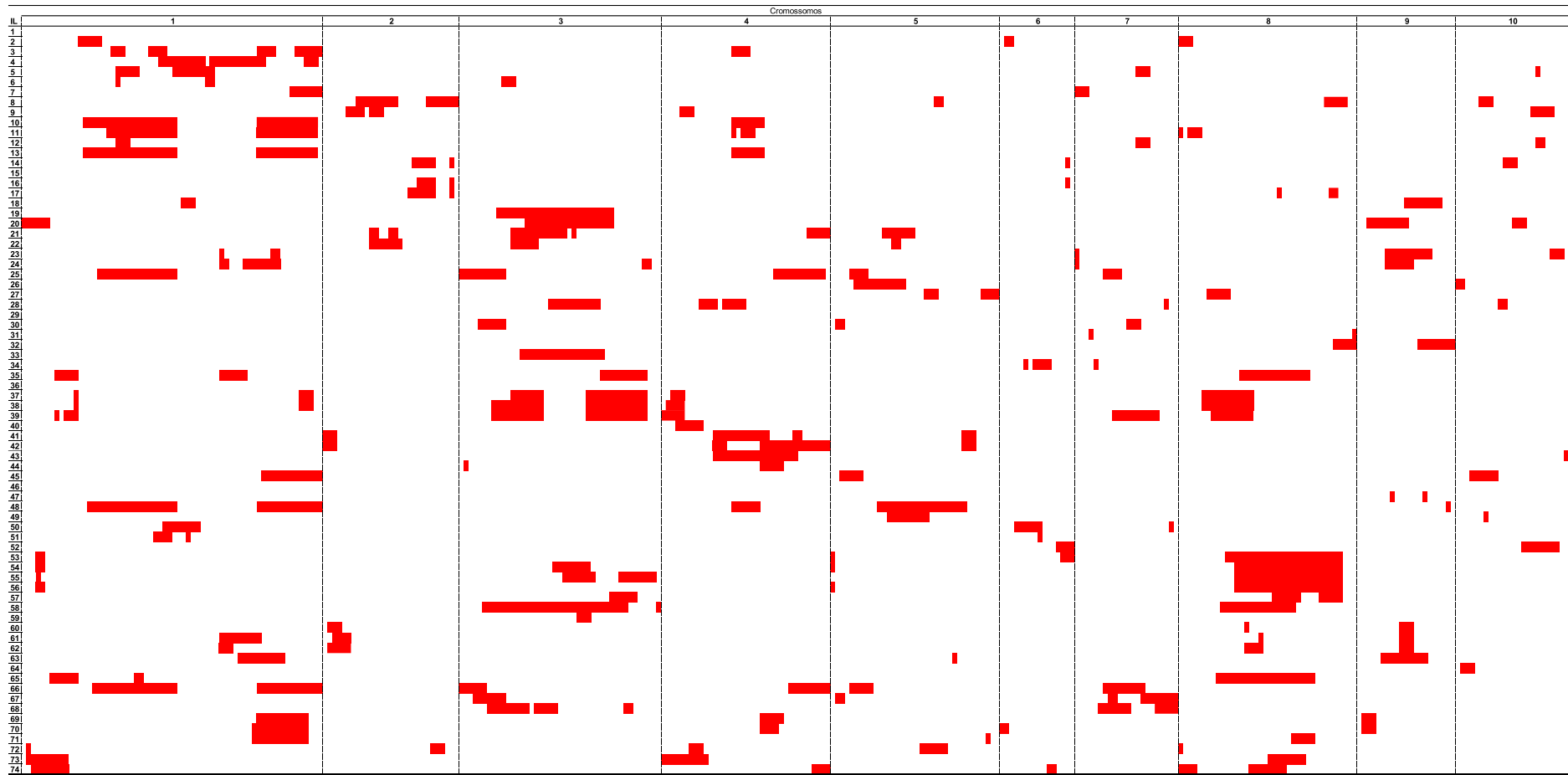


Figura 1 - Mapa genético para as 74 linhas de avaliação para os 10 cromossomos do milho.

4.3.2 Análises fenotípicas

Foram avaliadas 31 características, cobrindo fenologia, arquitetura de planta, produtividade e arquitetura de raiz (Tabela 1), as 73 ILs mais o genitor recorrente B73 (74 linhas) foram avaliadas em triplicata, em dois ensaios a campo, cada um com um regime de disponibilidade hídrica (irrigado - WW, e com déficit hídrico - WD). Para a análise das raízes subterrâneas foi utilizado um protocolo modificado de *Shovelomics* (TRACHSEL et al., 2011). Uma imagem representativa do *background* do genitor B73 e das linhas 26 e 51 que possui ângulo de raiz pequeno e grande ângulo de raiz respectivamente são apresentadas na figura 2. Entre os parâmetros extraídos do REST foi apresentado apenas aqueles os quais detectamos diferença significativa entre IL e QTLs. Na condição irrigado, os valores do genótipo B73 foi distinto comparado com os valores médios das ILs para as características de PSR, CES e PE enquanto que na condição de WD isto ocorre apenas para as características de ARR e PSR.

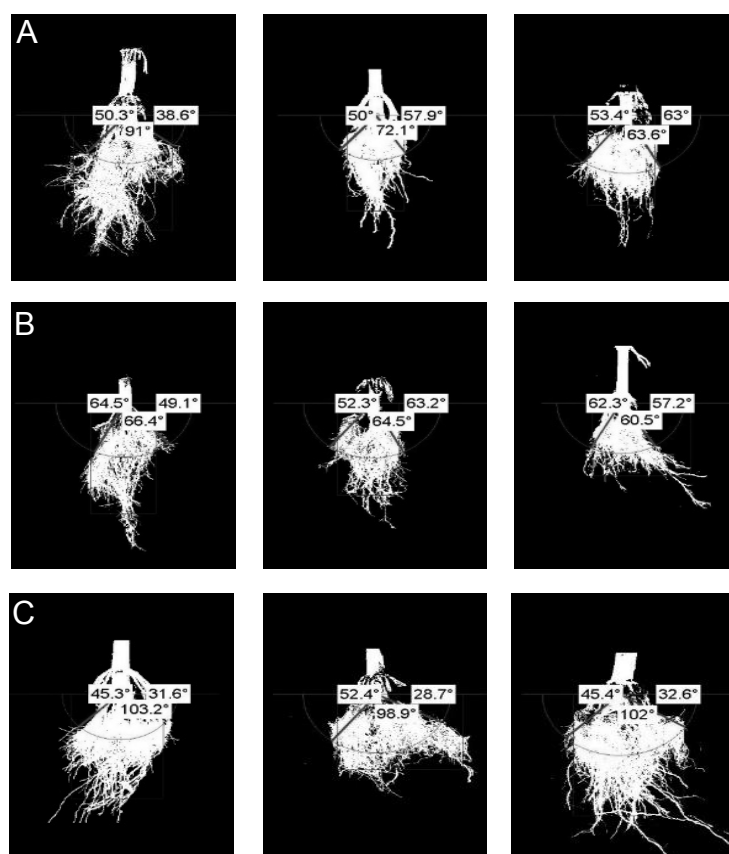


Figura 2 - *Background* das raízes analisadas, (A) B73, (B) IL 26, (C) IL 51.

4.3.3 Correlação entre características

A análise de correlação (Figura 3) considerando o ambiente combinado (WW e WD) mostra alta correlação foi observada entre as características relacionadas ao rendimento (DE, PE, RG, NGE e CE), algumas características de raiz (AREA e FPR) e altura de planta. Todo este primeiro bloco de características apresentou uma correlação negativa com o estresse (IS) e *stay green* (SG) e parcialmente com o número de raízes suporte. Um segundo bloco de características positivamente correlacionadas inclui características de raiz (LMR, ARR, PSR, CTPR, MRS e PS) e período de floração masculino e feminino.

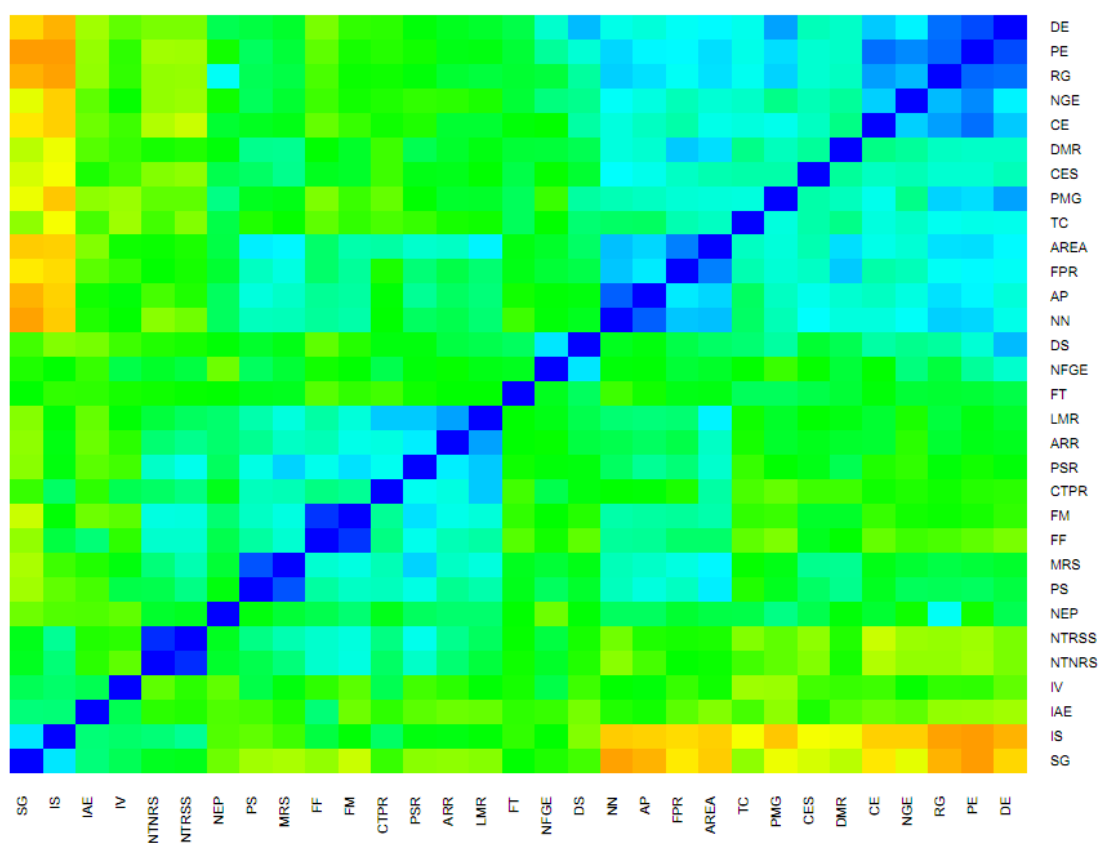


Figura 3 - Análise de correlação entre os caracteres avaliados no ambiente combinado (WW e WD).

ARR: Ângulo da raiz; FPR: Fator de preenchimento; DMR: Dimensão média; AREA: Área; LMR: Largura máxima; CTPR: Comprimento total da projeção; MRS: Massa de raiz - score; PS: Profundidade - score; NTRSS: Número total de raiz suporte; NTNRS: Número total de nós com raízes suporte; PSR: Peso seco de raiz; IV: Índice vegetal; TC: Teor de clorofila; IS: Índice de stress; FM: Florescimento masculino; FF: Florescimento feminino; IAE: Intervalo entre antese e espigamento; CES: Condutância estomática; FT: Folha de transição; SG: Stay green; AP: Altura da planta; NN: Número de nós; PE: Peso de espigas; NEP: Número de espigas por planta; NFGE: Número de fileira de grãos por espiga; CE: Comprimento da espiga; DE: Diâmetro da espiga; DS: Diâmetro do sabugo; NGE: Número de grãos por espiga; RG: Rendimento de grãos; PMG: Peso de mil grãos.

A análise de correlação para as características de raiz para os dois tratamentos WD e WW (Tabela 2) reforça a correlação positiva entre parâmetros de raiz visualmente pontuados e medidos com o auxílio do *software* REST (massa/área $r = 0,56$ WW, $0,66$ WD, profundidade e CTPR $0,36$ WW, $0,50$ WD). Além disso, alta correlação positiva foi observada entre o peso seco de raiz e características analisadas com REST e visualmente pontuadas. Entre as características de raiz, uma correlação positiva foi observada entre ângulo de raiz, área, peso seco e comprimento, indicando que raízes grandes são caracterizadas também por um maior ângulo e comprimento. A respeito do número de nós com raízes suporte e o número total de raízes suporte observa-se correlações fracas com todas as outras características das raízes. Correlações positivas foram observadas entre os mesmos descritores de raiz (ARR, MRS, PSR, FPR) e características relacionadas a fenologia; outras características de raiz (AREA, FPR, MRS, PS) estão positivamente correlacionadas com altura de planta e número de nós da planta.

Para componentes do rendimento foi observada uma baixa correlação em WD para ARR e CTPR ($0,26$ e $0,34$, respectivamente), enquanto que na condição WW encontra-se as correlações principalmente para LMR ($0,31$), PS ($0,29$) e área ($0,28$). Correlações negativas foram observadas entre o índice de estresse, IAE e *stay green* com a maioria dos componentes de rendimento e características de raiz (dados não mostrados).

Tabela 2 - Correlação entre os caracteres para os tratamentos sem irrigação (diagonal superior) e irrigado (diagonal inferior).

		WD											
		ARR	FPR	DMR	AREA	LMR	CTPR	MRS	PS	NTRSS	NTNRS	PSR	RG
WW	ARR	1	0,42	0,23	0,65	0,73	0,46	0,46	0,25	0,19	0,11	0,64	0,26
	FPR	0,11	1	0,37	0,60	0,35	0,18	0,56	0,39	0,28	0,25	0,38	0,00
	DMR	0,09	0,43	1	0,37	0,09	0,07	0,27	0,23	0,09	0,08	0,18	-0,07
	AREA	0,48	0,62	0,36	1	0,76	0,71	0,63	0,55	0,15	0,08	0,66	0,20
	LMR	0,62	0,30	0,05	0,62	1	0,68	0,45	0,26	0,12	0,02	0,65	0,15
	CTPR	0,40	0,26	0,07	0,65	0,52	1	0,50	0,50	0,04	-0,03	0,59	0,34
	MRS	0,33	0,48	0,34	0,56	0,44	0,28	1	0,75	0,36	0,31	0,57	0,02
	PS	0,35	0,42	0,30	0,61	0,46	0,36	0,92	1	0,27	0,19	0,39	-0,01
	NTRSS	0,34	0,36	0,34	0,38	0,26	0,27	0,48	0,43	1	0,93	0,43	-0,03
	NTNRS	0,30	0,36	0,31	0,40	0,22	0,26	0,25	0,24	0,85	1	0,35	-0,11
	PSR	0,38	0,47	0,41	0,56	0,53	0,27	0,63	0,58	0,48	0,41	1	0,19
	RG	0,22	0,16	0,11	0,28	0,31	0,25	0,25	0,29	0,08	0,02	0,13	1

ARR: Ângulo da raiz; FPR: Fator de preenchimento; DMR: Dimensão média; AREA: Área; LMR: Largura máxima; CTPR: Comprimento total da projeção; MRS: Massa de raiz - score; PS: Profundidade - score; NTRSS: Número total de raiz suporte; NTNRS: Número total de nós com raízes suporte; PSR: Peso seco de raiz; RG: Rendimento de grãos.

4.3.4 Análise de componentes principais

Para explorar a relação entre as diferentes características, foi utilizado a análise de componentes principais (PCA) para a análise combinada (Figura 4). Comparando os componentes dos dois tratamentos, a análise combinada apresentou pequena alteração na variância comum. Em particular, o primeiro componente distingue principalmente a arquitetura da raiz frente a características relacionados com estresse (CP1, explica 27,8% da variação) e para rendimento e componentes relacionados ao rendimento (CP2, explica 14,7% da variação). O período de floração masculino e feminino e altura de planta foram agrupados próximo a características relacionadas a raiz. Ressalta-se, um grupo de ILs (54, 55, 56 e 65) as quais são distintas das demais, por apresentar raiz pequena em ambos regimes hídricos WW e WD e, acima de tudo, na condição de WD o qual foi associado com um rendimento relativamente elevado.

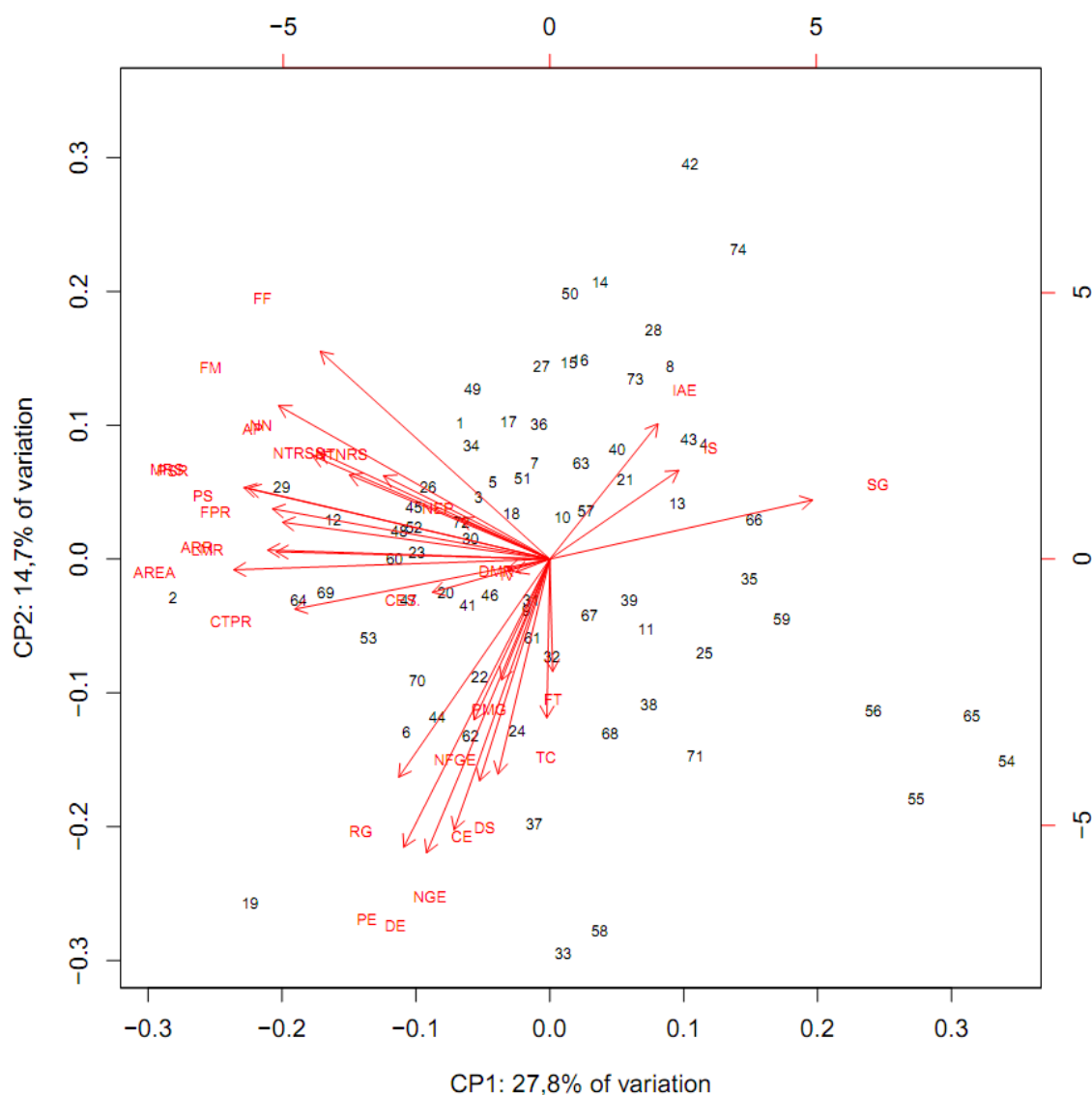


Figura 4 - Análise de componentes principais para as 74 linhas analisadas e 31 caracteres.

4.3.5 ANOVA e efeitos dos regimes hídricos

A análise de variância (ANOVA) (Tabela 3) foi primeiramente conduzida com cada ensaio separadamente e após foi realizada uma análise combinada dos regimes hídricos. A ANOVA indicou que as diferenças entre os valores médios dos regimes hídricos WW e WD foi significativo ($P < 0,05$) para todas as características avaliadas com exceção de ARR, LMR, MRS, PS e NFGE. As diferenças entre as ILs nos diferentes regimes hídricos foi significativo para todas as características enquanto que, a interação entre as ILs e o nível de irrigação foi significativo para ARR, AREA, LMR, MRS, IS, CES, FT, NN, PE, DE, RG, NGE e PMG.

Tabela 3 - Tabela da análise da variância para os 31 caracteres avaliadas neste estudo.

										Análise combinada			
			B73	Média IL	min.	max.	CV%	H ²	QM Genótipo	QM Trat.	QM Genótipo	QM Trat. x IL	H ²
ARR	°	WD	96,2	87,7	62,1	118,8	10,0	58,6	183,7*	190,1	196,59*	106,25*	79,1
		WW	81,0	86,2	58,3	108,2	7,8	87,5	119,3*				
FPR		WD	0,8	0,8	0,6	1,0	8,8	38,5	0,009*	0,67*	0,01*	0,0067	67,5
		WW	0,9	0,9	0,6	1,0	6,6	81,2	0,006*				
DMR		WD	1,8	1,8	1,7	1,9	1,4	-	0,0009	0,02*	0,0011	0,0008	38,5
		WW	1,8	1,8	1,7	1,9	1,4	64,3	0,0009				
AREA	cm ²	WD	132,0	131,5	62,6	257,9	17,2	55,4	1144,23*	80632,33*	1643,64*	693,15*	83,9
		WW	186,2	162,2	79,0	228,9	9,9	92,2	1100,81*				
LMR	cm	WD	14,4	14,5	9,6	22,1	10,0	68,7	6,72*	2,1	6,66*	3,05*	80,1
		WW	14,6	14,3	11,0	19,3	9,9	78,3	3,1*				
CTPR	cm	WD	1207,0	1220,9	623,8	2605,6	19,1	46,4	101899,52*	1189726,75*	85629,82*	56255,92	67,1
		WW	1079,6	1106,0	663,9	1520,7	13,6	82,3	42760,81*				
MRS	visual	WD	4,7	4,5	1,7	7,7	16,5	61,9	1,42*	0,8	2,03*	0,83*	75,9
		WW	5,0	4,6	2,7	7,3	14,6	69,7	1,44*				
PS	visual	WD	5,3	4,5	1,7	7,0	15,3	56,2	1,09*	1,88*	1,46*	0,57	69,2
		WW	5,3	4,7	3,0	7,3	13,9	55,2	0,94*				
NTRSS	contagem	WD	17,3	16,6	8,7	28,3	15,3	72,0	23,14*	654,37*	33,77*	6,97	82,5
		WW	16,4	14,2	6,7	23,7	16,4	69,5	17,60*				
NTNRS	contagem	WD	2,7	2,6	1,3	4,0	12,9	71,7	0,40*	8,65*	0,63*	0,15*	82,1
		WW	2,3	2,3	1,3	3,7	14,2	70,8	0,37*				
PSR	g	WD	87,5	80,1	16,9	246,7	31,0	75,9	2542,62*	7120,41*	3695,31*	684,96	82,5
		WW	105,0	72,1	13,5	181,3	36,8	63,3	1860,12*				

IV	index	WD	0,1	0,1	0,0	0,2	21,9	0,0	0,0	0,0001	0,0002	0,0002	0,0
		WW	0,1	0,1	0,0	0,1	18,3	0,0	0,0002				
TC	index	WD	47,8	49,0	33,6	67,0	9,5	49,5	40,93*	2021,48*	43,78*	22,30	56,4
		WW	54,4	53,3	40,9	66,2	7,8	30,8	24,97*				
IS	visual	WD	2,3	1,7	0,0	3,0	39,6	65,6	1,33*	325,22*	0,66*	0,66*	65,6
		WW	0,0	0,0	0,0	0,0	-	-	-				
FM	gdd	WD	908,0	877,4	749,0	969,0	2,4	86,2	3088,63*	2334,10*	5677,95*	395,54	92,7
		WW	894,7	872,8	749,0	945,0	2,3	86,7	2984,86*				
FF	gdd	WD	968,9	939,6	775,4	992,8	2,2	86,0	3184,05*	9565,64*	5540,02*	416,24	93,1
		WW	952,9	930,3	801,8	992,8	1,9	88,5	2772,21*				
IAE	gdd	WD	61,0	62,2	0,0	125,0	31,2	57,2	809,43*	2517,46*	882,99*	445,44	58,8
		WW	58,3	57,4	0,0	103,0	34,2	24,6	512,0				
CES	mmol m ⁻² s ⁻¹	WD	36,3	28,6	8,0	52,0	29,5	31,6	93,3	5190,35*	82,12	127,02*	13,4
		WW	28,3	35,6	15,0	62,0	25,8	32,1	115,0				
FT	contagem	WD	6,0	6,3	6,0	9,0	-	-	0,898*	0,0203	1,33	0,39	-
		WW	6,0	6,3	6,0	8,0	-	-	0,830*				
SG	visual	WD	7,3	7,4	4,0	9,0	11,9	69,6	2,587*	153,42*	4,53*	0,56	84,5
		WW	6,7	6,3	3,0	9,0	12,5	75,5	2,508*				
AP	cm	WD	190,0	177,5	130,0	220,0	6,7	75,7	585,84*	62264,30*	1392,00*	149,99	89,8
		WW	220,0	201,3	150,0	250,0	6,0	85,1	954,82*				
NN	contagem	WD	12,7	12,2	9,7	14,3	5,6	75,0	1,82*	207,05*	2,78*	0,51*	86,5
		WW	14,1	13,6	10,7	15,7	4,0	80,2	1,46*				
PE	g	WD	99,4	103,2	36,7	190,5	22,8	65,8	1568,34*	304109,87*	2855,79*	724,48*	82,1
		WW	142,9	155,8	90,7	219,3	14,1	76,0	2015,83*				
NEP	contagem	WD	1,1	1,2	0,7	2,0	19,4	29,1	0,072*	0,20*	0,12*	0,05	61,3
		WW	1,2	1,2	1,0	2,0	17,5	59,1	0,11*				

NFGE	contagem	WD	17,1	16,4	13,3	19,7	5,4	70,1	2,52*	0,0008	4,42*	1,03	80,4
		WW	16,6	16,4	13,7	20,3	6,0	66,8	2,93*				
CE	cm	WD	12,8	13,5	10,3	17,7	8,3	61,5	3,16*	242,58*	4,36*	1,16	77,3
		WW	14,5	14,9	11,3	18,0	5,9	67,6	2,37*				
DE	cm	WD	39,6	40,1	27,7	48,0	7,1	70,3	27,41*	2334,26*	27,72*	10,10*	79,4
		WW	45,0	44,7	38,0	50,7	4,1	68,3	10,49*				
DS	cm	WD	25,3	25,6	19,3	31,0	6,5	65,2	7,26*	50,87*	9,24*	3,33	69,6
		WW	26,3	26,3	20,0	30,7	6,8	41,9	5,31*				
RG	Mg ha ⁻¹	WD	2,5	3,2	0,2	10,8	39,6	68,6	4,72*	643,58*	5,82*	2,94*	72,5
		WW	5,0	5,6	1,6	11,0	23,7	57,0	3,98*				
NGE	número	WD	179,3	218,6	51,0	512,6	28,9	67,8	11605,70*	1783477,12*	18176,20*	5225,82*	81,5
		WW	274,9	346,4	150,2	559,7	16,0	74,7	11855,93*				
PMG	g	WD	225,6	227,1	119,0	368,3	10,5	60,0	1417,83*	130118,48*	1829,52*	786,83*	71,0
		WW	278,4	261,4	201,0	355,0	8,6	58,9	1217,62*				

* significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F

ARR: Ângulo da raiz; FPR: Fator de preenchimento; DMR: Dimensão média; AREA: Área; LMR: Largura máxima; CTPR: Comprimento total da projeção; MRS: Massa de raiz - score; PS: Profundidade - score; NTRSS: Número total de raiz suporte; NTNRS: Número total de nós com raízes suporte; PSR: Peso seco de raiz; IV: Índice vegetal; TC: Teor de clorofila; IS: Índice de stress; FM: Florescimento masculino; FF: Florescimento feminino; IAE: Intervalo entre antese e espigamento; CES: Condutância estomática; FT: Folha de transição; SG: Stay green; AP: Altura da planta; NN: Número de nós; PE: Peso de espigas; NEP: Número de espigas por planta; NFGE: Número de fileira de grãos por espiga; CE: Comprimento da espiga; DE: Diâmetro da espiga; DS: Diâmetro do sabugo; NGE: Número de grãos por espiga; RG: Rendimento de grãos; PMG: Peso de mil grãos.

Quando comparado com o tratamento irrigado, o tratamento por estresse hídrico procedeu, como esperado, a um aumento significativo em IAE, índice de estresse, *stay green* bem como, ao decréscimo na estatura da planta, TC e condutância estomática, por exemplo, para aquelas características as quais são conhecidas por serem afetadas pela disponibilidade de água. A redução observada no regime hídrico WD foi significativa também para o rendimento de grãos (5,62 e 3,19 mg ha⁻¹, correspondendo a -43%) principalmente devido a redução do número de grãos por espiga (-44%) e peso de grãos (-13%).

O efeito do tratamento por déficit hídrico foi relevante também para as características de raiz determinando um alto e significativo aumento no peso seco de raiz, no comprimento avaliado com o *software* REST (CTPR) e número de raízes suporte e número de nós das raízes suporte. Um significativo decréscimo foi identificado para área de raiz, FPR e DMR. Estes dados são consistentes com o ideótipo “*Steep, Cheap, and Deep*” proposto por Lynch, (2013) onde sistemas radiculares com exploração rápida em solos profundos poderiam otimizar a captura de água e nitrogênio.

A interação entre (WW x WD) x ILs foi significativa para várias características observadas (Tabela 3). Foi identificado uma alta plasticidade entre as ILs em termos de resposta ao déficit hídrico. Para o rendimento de grãos, na maioria dos casos houve uma redução de rendimento em condição de estresse por déficit hídrico exceto para IL 26 e 19 (Figura 5). Para a linha 42 a redução foi de aproximadamente 80%.

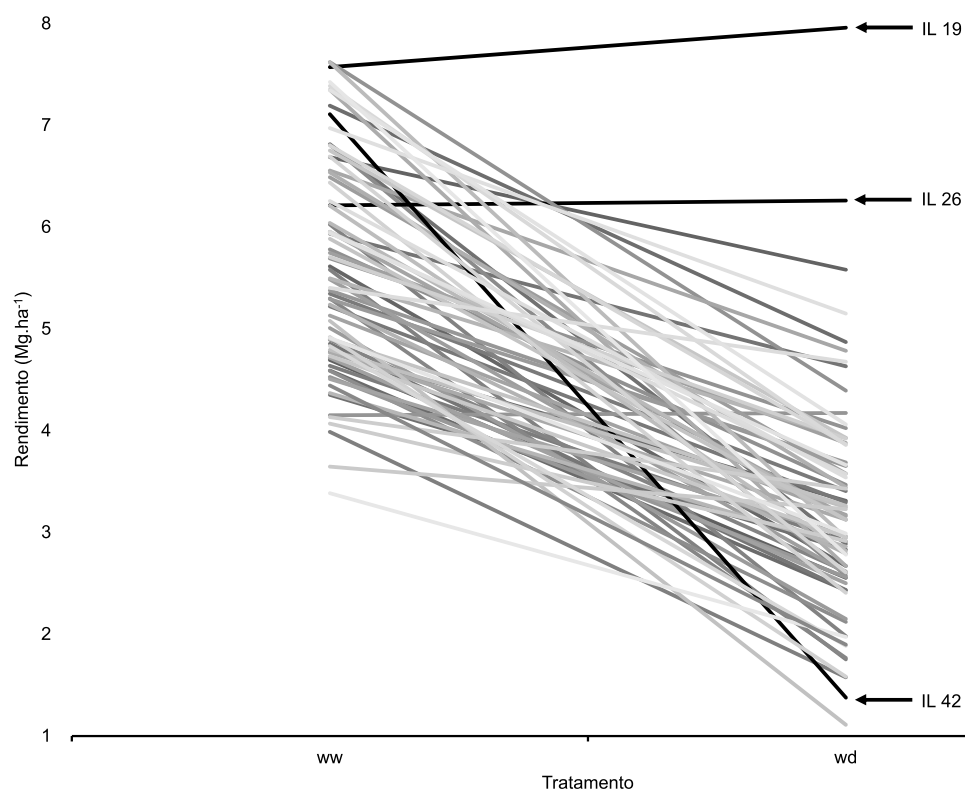


Figura 5 - Plasticidade do rendimento de grão na condição sem irrigação e irrigada.

4.3.6 QTLs

Para 27 das 31 características avaliadas, um total de 132 prováveis QTLs foram identificados nos dois regimes hídricos analisados (Tabela 4). Destes 54 são únicos 14 em WD, 22 em WW e 18 na análise combinada. Do total de 132, 35 referem-se as características da arquitetura radicular, 47 a características fenológicas e morfológicas e 50 relacionados a morfologia de espiga e rendimento. O tamanho do efeito destes variou de 1,1% à 49,5% com o LOD de 2,5 até 36,7. Arranjos entre QTLs para as diferentes características foram inferidas quando o LOD suportava o intervalo sobreposto.

Tabela 4 - QTLs encontrados para as 31 características na população de introgressão estudada.

	Combinada								WD								WW							
Caract	cr	posição (mb)		LOD	PVE(%)	Add	M(QQ)	M(qq)	cr	posição (mb)		LOD	PVE(%)	Add	M(QQ)	M(qq)	cr	posição (mb)		LOD	PVE(%)	Add	M(QQ)	M(qq)
		início	fim							início	fim							início	fim					
ARR																	2	33,8	35,3	2,5	14,1	8,4	99,4	82,6
FPR	4	233,8	234,7	4,0	17,2	0,0	0,7	0,8																
FPR	8	119,0	138,2	4,1	17,7	0,0	0,7	0,8																
DMR									1	289,1	289,6	2,6	15,0	0,0	1,8	1,8								
AREA									1	44,8	67,0	2,6	15,0	32,5	195,7	130,6								
AREA	8	119,0	138,2	3,1	17,5	-12,7	120,8	146,2									8	118,2	119,0	2,6	15,1	-14,6	136,2	165,3
LMR																								
LMR																	1	200,6	207,2	3,9	17,0	-0,8	12,4	14,1
LMR	10	4,5	9,5	4,3	23,3	1,7	17,8	14,3	10	4,5	9,5	4,1	22,7	2,2	18,7	14,4	8	20,5	20,8	2,6	10,9	-0,6	12,6	13,9
MRS	4	233,8	234,7	2,5	9,9	-0,4	3,4	4,2																
MRS																	5	217,6	0,1	3,2	12,5	1,0	7,2	5,1
MRS	8	24,4	29,6	6,0	26,5	-0,5	3,3	4,3									8	24,4	29,6	5,2	21,9	-0,5	5,7	6,6
MRS																	10	143,4	148,5	2,9	11,2	1,0	7,1	5,2
PS	8	20,8	24,4	4,7	25,2	-0,4	3,9	4,7	8	20,8	24,4	3,1	17,5	-0,4	3,8	4,6	8	29,6	48,5	3,7	20,4	-0,4	4,0	4,8
NTRSS																	1	24,7	35,6	6,0	24,4	-2,6	14,2	19,3
NTRSS																	2	35,3	52,3	2,8	10,3	3,3	20,0	13,5
NTRSS																	6	132,5	147,9	3,7	13,8	1,9	18,7	14,8
NTRSS	8	24,4	29,6	5,3	28,3	-1,9	12,0	15,8	8	24,4	29,6	4,5	24,5	-2,1	12,9	17,1								
NTNRS																	5	172,1	175,7	3,8	16,5	0,3	3,1	2,4
NTNRS																	6	132,5	147,9	3,2	13,5	0,3	3,1	2,5
NTNRS	8	107,3	110,5	4,8	25,8	-0,2	2,1	2,6	8	107,3	110,5	4,5	24,6	-0,3	2,2	2,7	8	107,3	110,5	3,1	13,1	-0,2	2,6	3,0
PSR	1	44,8	67,0	3,3	15,6	42,0	147,9	64,0	1	44,8	67,0	4,0	17,7	50,8	185,3	83,7								
PSR									5	86,0	135,3	2,9	12,5	18,1	152,6	116,4								
PSR	8	13,4	13,6	3,8	18,2	-15,3	90,6	121,3									8	13,4	13,6	3,2	18,1	-15,6	45,4	76,6
PSR									8	104,6	109,7	2,7	11,5	-13,9	120,6	148,3								
IV	2	31,2	33,8	2,6	15,2	0,0	0,1	0,1																
IV									7	3,2	3,6	3,1	17,5	0,0	0,1	0,1								
TC																	1	19,7	24,7	3,9	14,6	-2,2	54,7	59,1
TC																	3	22,4	26,3	6,1	24,2	2,1	59,0	54,9
TC	3	113,3	154,7	4,0	21,9	2,0	54,8	50,7	3	113,3	154,7	4,0	22,2	2,8	54,0	48,4								
TC																	5	198,0	201,7	3,1	11,1	4,1	61,0	52,8

[illegible]

CE	2	203,6	205,9	3,5	13,1	-0,6	12,7	13,9	3	2,7	3,6	2,8	11,1	0,9	15,8	14,0	2	205,9	206,5	4,5	12,8	-0,6	13,0	14,2
CE									3	20,7	22,4	5,9	26,0	0,8	15,8	14,1								
CE									3	170,5	176,3	3,4	12,5	0,5	13,7	12,8								
CE	6	132,5	147,9	6,0	24,1	-0,9	12,4	14,2									6	132,5	147,9	9,6	32,4	-1,1	12,5	14,7
CE																	8	149,2	155,6	2,7	7,4	-0,4	13,2	14,1
CE																	9	3,1	7,7	3,0	8,3	0,6	14,2	13,1
DE	3	20,7	22,4	2,8	11,3	1,2	42,2	39,9	3	20,7	22,4	2,9	12,4	1,7	40,3	36,9								
DE																	4	130,0	135,2	2,9	12,0	-1,2	41,1	43,4
DE																	4	234,7	237,0	4,7	20,8	-1,8	40,4	44,0
DE	4	239,4	241,3	5,3	23,5	-2,4	38,7	43,5	4	239,4	241,3	4,4	19,5	-3,1	35,5	41,7								
DS	3	26,3	28,2	2,9	14,1	0,7	25,9	24,5	3	26,3	28,2	4,1	22,5	1,1	27,6	25,3								
DS	4	185,7	186,6	4,1	20,7	-1,4	23,8	26,5									4	180,3	185,7	4,3	23,3	-1,3	23,9	26,4
RG	3	12,1	12,5	2,8	16,0	0,7	5,7	4,3	3	12,5	17,2	4,1	22,7	0,9	4,8	3,0								
NGE									2	203,6	205,9	3,7	17,3	-49,9	167,0	266,9								
NGE	2	220,8	221,2	4,2	18,1	-42,4	199,1	283,9																
NGE	3	12,1	12,5	3,1	13,1	36,0	277,6	205,5	3	12,1	12,5	4,2	20,2	49,7	266,6	167,3								
NGE																	4	171,8	177,3	3,7	16,5	48,9	399,9	302,1
NGE	4	239,4	241,3	2,7	11,2	-40,3	201,3	281,8									4	237,0	238,3	3,0	13,2	-43,7	307,2	394,7
PMG	1	19,7	24,7	2,8	8,1	-10,2	229,0	249,5																
PMG	2	21,8	23,0	5,7	18,1	15,3	254,5	224,0	2	23,0	28,0	4,3	21,0	21,3	251,2	208,5								
PMG	3	113,3	154,7	3,2	9,5	8,9	248,2	230,3																
PMG	4	31,2	60,8	6,4	20,9	-18,2	221,0	257,5	4	31,2	60,8	3,3	15,2	-18,1	211,7	248,0								

ARR: Ângulo da raiz; FPR: Fator de preenchimento; DMR: Dimensão média; AREA: Área; LMR: Largura máxima; CTPR: Comprimento total da projeção; MRS: Massa de raiz - score; PS: Profundidade - score; NTRSS: Número total de raiz suporte; NTNRS: Número total de nós com raízes suporte; PSR: Peso seco de raiz; IV: Índice vegetal; TC: Teor de clorofila; IS: Índice de stress; FM: Florescimento masculino; FF: Florescimento feminino; IAE: Intervalo entre antese e espigamento; CES: Condutância estomática; FT: Folha de transição; SG: Stay green; AP: Altura da planta; NN: Número de nós; PE: Peso de espigas; NEP: Número de espigas por planta; NFGE: Número de fileira de grãos por espiga; CE: Comprimento da espiga; DE: Diâmetro da espiga; DS: Diâmetro do sabugo; NGE: Número de grãos por espiga; RG: Rendimento de grãos; PMG: Peso de mil grãos.

Combinada: Análise combinada; WD: déficit hídrico; WW: irrigado; caract.: caracteres; cr: cromossomo; posição (mb): posição inicial e final do QTL; LOD: logaritmo de probabilidade; PVE(%): percentual da variação fenotípica; Add: estimativa das efeitos aditivos; M(QQ): valor médio do genótipo doador; M(qq): valor médio do genótipo receptor.

4.3.7 QTLs para a arquitetura de raiz

A maioria dos QTLs identificados para a característica de raiz do Gaspé Flint forneceu alelos que estão distribuídos em seis dos 10 cromossomos (Figura 6A, B e C).

As seguintes regiões merecem atenção especial:

-Chr 2 bin 2.04: provável região envolvida no controle do ângulo da raiz avaliadas pelo REST *software* e NTRSS (WW), NEP (WW e análise combinada), PMG (WD e análise combinada) e IV (combinada). Esta região já foi indicada pelo envolvimento no controle do ângulo de raiz e rendimento para o *locus Root_ABA1* (GIULIANI et al., 2005) e colocados com o MQTL Rt-6 para características de raiz (HUND; REIMER; MESSMER, 2011), para a força de tração (LEBRETON et al., 1995). TRACHSEL et al. (2009) previamente descreveram a região também para PMG.

-Chr 1 bin 1.03-1.04: envolvido no controle do PSR e NEP nas análises em geral e PSR e AREA de raiz no regime hídrico WD. Esta região já foi bem descrita pelo envolvimento no controle do número de NEP, por (RIBAUT et al., 1997) e colocalizado com MQTL 2 para componentes de rendimento (MARTINEZ et al., 2016) e com o MQTL Ax1 (HUND; REIMER; MESSMER, 2011) e para a força de tração da raiz e peso seco de raiz (TUBEROSA et al., 2002). Interessante salientar que *upstream* a estes QTLs, uma segunda região não sobreposta abriga QTLs para NTRSS (LOD 6), TC (WW) e PMG (combinado). Esta região é localizada muito perto (10cM) após o *locus rtcs* porém não foi incluído no intervalo de confiança nesta análise.

-Chr 8 abriga o maior número de QTLs para raiz. Chr. 8 bin 8.02-8.03: abrigou dois blocos de sobreposição de QTLs. Eles estão envolvidos no controle constitutivo do NTNRS, escore de profundidade da raiz, estatura de planta, massa de raiz, número de nós, largura máxima, peso seco da raiz na condição irrigada e NTRSS, FF, AP, PS, NTNRS na condição de WD. É importante ressaltar que esta região foi previamente descrita no controle da arquitetura de raiz.

-Chr 8 bin 8.05: envolvido no controle do período de floração feminina e masculina e o número de nós corresponde ao *locus vgt1* mas também

corresponde a área da raiz (WW e análise combinada), FPR (Combinada) e PSR (WD). Este também corrobora com MQTL Rt15 (HUND; REIMER; MESSMER, 2011) para comprimento de raiz.

-Chr 4 bin 4.10: possível QTL para controle constitutivo de caracteres de espiga NFGE, DE, PE, NGE (WW) e caracteres de raiz (MRS e FPR na análise combinada). Esta região já vem sendo descrita para caracteres de espiga.

Para as raízes suporte, QTLs já foram descritos no Chr 1 bin 1.02 e Chr 8 bin 8.03 porém uma segunda região no Chr 6 bin 6.05 envolvido no controle no número das raízes suporte e número de nós das raízes suporte que colocaram com CE e NFGE QTLs foi encontrada.

4.3.8 Outros QTLs

Para rendimento de grão foi identificado somente um QTL no Chr 3 bin 3.03 na condição de WD e análise combinada. Este QTL é colocalizado com KWPE, DE, PE, CE e DS (WD) e também FF e FM. Esta região corresponde ao MQTL 21 para rendimento de grãos e componentes relacionados ao rendimento (MARTINEZ et al., 2016).

QTLs para transição foliar no Chr3, 5 e 9 encontrados por (FOERSTER et al., 2015) foi completamente confirmado.

4.3.9 Teste de Dunnett

ILs significativamente diferentes de B73 têm sido identificados baseado no teste de Dunnett. Para 73 linhas em análise observa-se 43 delas com introgressões significativamente diferentes ao B73 (Figura 7). ILs com maiores diferenças em componentes de raiz comparado ao B73 são IL54, IL55, IL56 e IL65, as quais são caracterizadas por apresentarem raízes com menor ângulo, área, profundidade e peso seco, mas que possuem QTLs para período de floração e estatura de planta (vgt1 precoce e com menos nós na planta e estatura). Também, IL35 é caracterizada por apresentar menor raiz comparada a B73, Área (-14,6), peso seco de raiz (-15,3), número de raízes suporte (-6,3). IL74 é caracterizada por menor raiz (-0,4) menor número de raízes suporte (-6,8) e menor diâmetro de espiga (-3). Interessante observar que esta IL foi

severamente afetada pelo estresse apresentando decréscimo de 57,3% em WD comparado com WW.

Importante considerar que a IL2 é a única com introgressão no Chr1 M013 envolvido no controle da área de raiz e peso seco de raiz (+32,5 e +50,8, respectivamente) e número de espigas por planta (+0,2). Além disso, a IL2 foi muito afetada pelo estresse hídrico em termos de rendimento (-16,5 WD comparado ao WW). A IL29 é caracterizada pelo maior ângulo de raiz comparado ao B73 (+8,4) contudo, apresentou um decréscimo de 30% no rendimento na condição WD comparada a condição WW

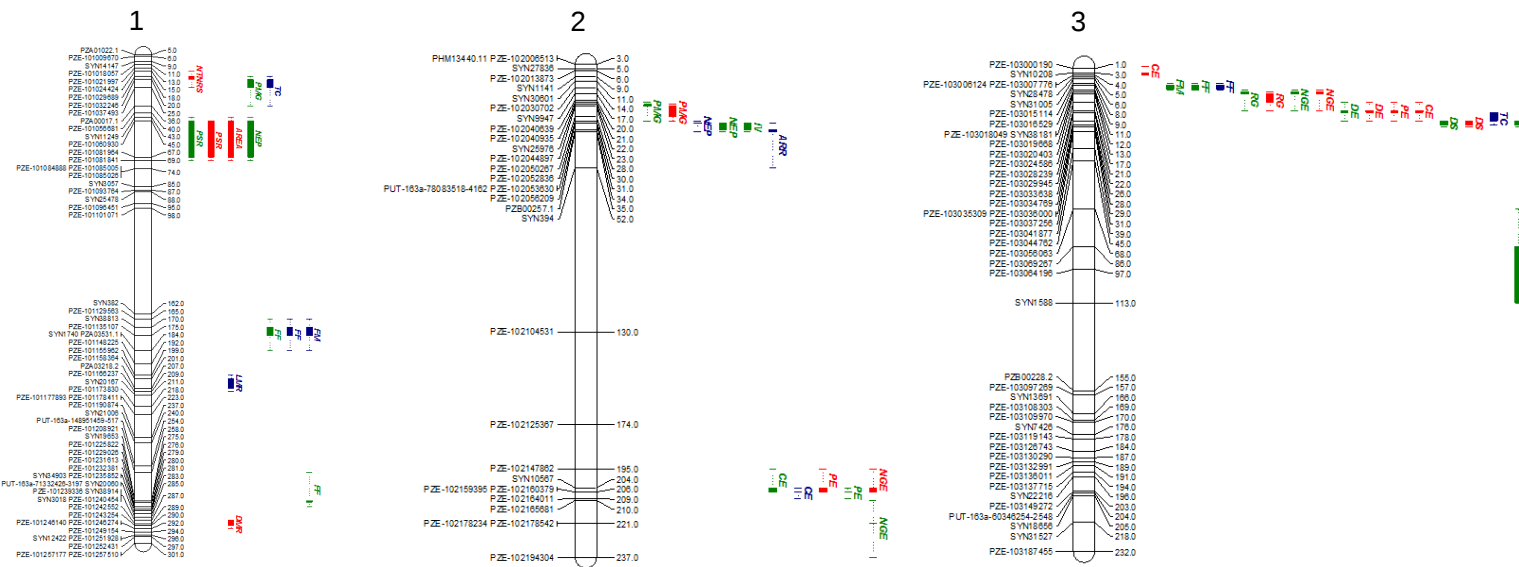


Figura 6A - Localização dos QTLs encontrados nas linhas de introgressão estudadas.

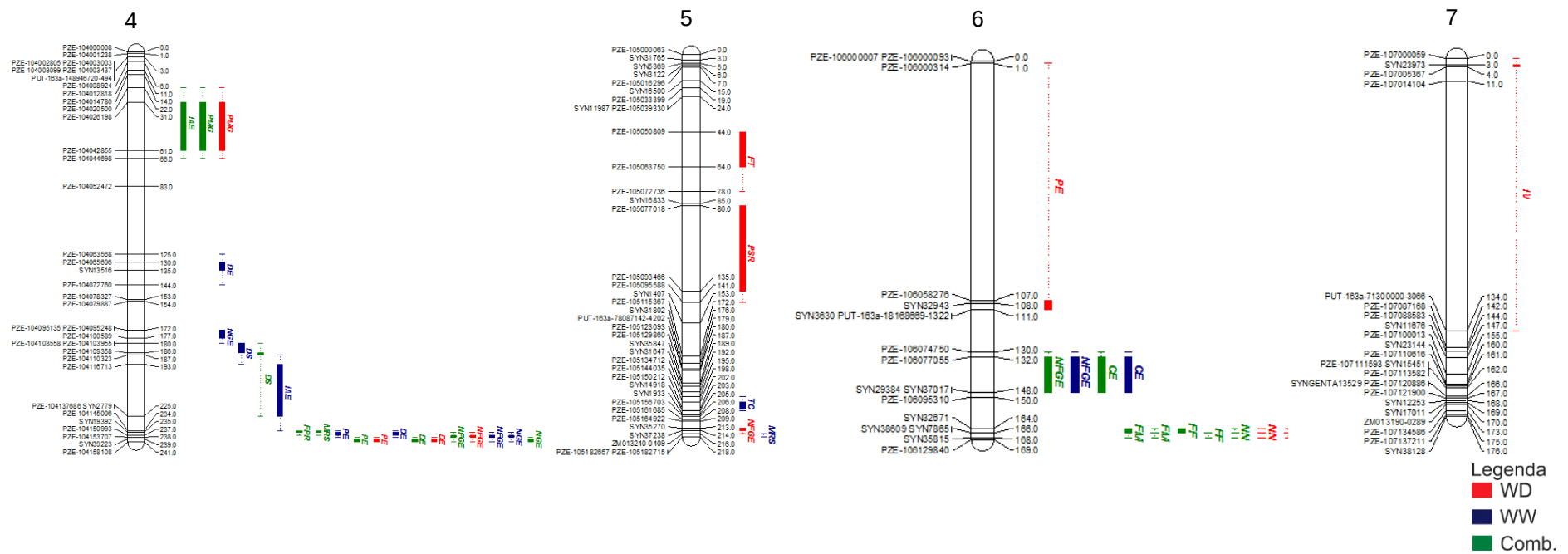


Figura 6B - Localização dos QTLs encontrados nas linhas de introgressão estudadas.

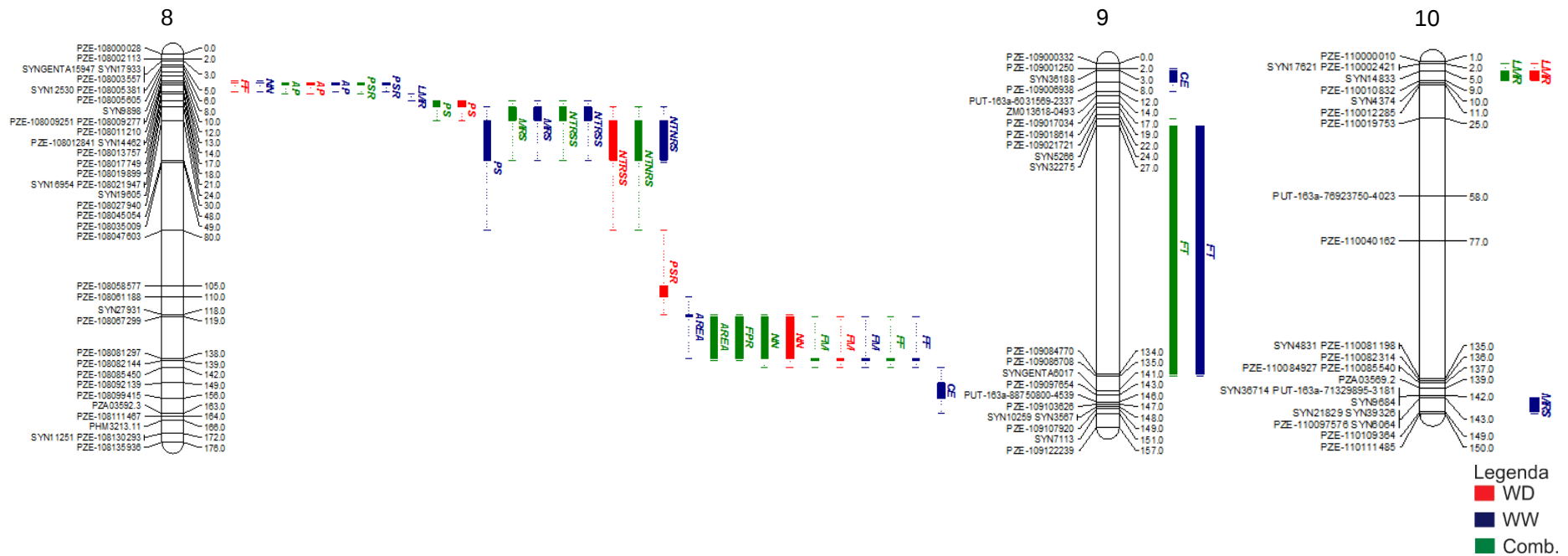


Figura 6C - Localização dos QTLs encontrados nas linhas de introgressão estudadas.

ARR: Ângulo da raiz; FPR: Fator de preenchimento; DMR: Dimensão média; AREA: Área; LMR: Largura máxima; CTPR: Comprimento total da projeção; MRS: Massa de raiz - score; PS: Profundidade - score; NTRSS: Número total de raiz suporte; NTNRS: Número total de nós com raízes suporte; PSR: Peso seco de raiz; IV: Índice vegetal; TC: Teor de clorofila; IS: Índice de stress; FM: Florescimento masculino; FF: Florescimento feminino; IAE: Intervalo entre antese e espigamento; CES: Condutância estomática; FT: Folha de transição; SG: Stay green; AP: Altura da planta; NN: Número de nós; PE: Peso de espigas; NEP: Número de espigas por planta; NFGE: Número de fileira de grãos por espiga; CE: Comprimento da espiga; DE: Diâmetro da espiga; DS: Diâmetro do sabugo; NGE: Número de grãos por espiga; RG: Rendimento de grãos; PMG: Peso de mil grãos.

IL	RAR	FFA	AREA	MW	RMS	DS	RDW	NBR	NBRN	NDRE	SPAD	MF	FF
1													
2			M013				M013						
6													
7										M224			
10												M026	M026
11													M026
18													
19													
20													M109
22													
23													
24													
25												M026 M101	M026; M101
26													
27													
29	M081												
33													M109
35			M271				M258 M264	M9					
37													
38												M121	M101; M109 M257
39							M258					M101 M121	M101; M109 M257
41													
42													
44													
45						M307							
48													
53													
54		M272 M272	M271			M264 M263	M265 M258 M264					M273; M121	M273 M257
55						M264 M263	M265 M258 M264					M273; M121	M273 M257
56		M272 M271				M263 M265						M273	M273 M257
58							M258				M119	M101 M121	M101 M109 M257
59													
60													
61													M043
62													
63													
64					M307								
65		M272 M271			M264 M263	M265 M258 M264		M265				M026 M273	M026; M273 M257
67												M101	M101
68													M101
70													
71												M273	M273
73							M264 M9						
74						M263	M264 M9						

IL	TL	PH	PN	EW	EPP	KR	EL	ED	CD	GY	TKW	KNPE
1												
2					M013							
6												M104
7												
10												
11												
18	M293											
19	M117; M119			M107			M124	M107		M104	M105	M104
20	M117; M119; M293											
22										M105		
23	M293											
24	M293											
25					M170							
26	M182											
27						M204						
29												
33	M117; M119		M121				M124	M107				
35		M258										
37		M258					M124					
38		M258	M121	M257								
39												M104
41												M159
42					M170			M172	M169	M163	M148	
44												M159
45												
48	M273											
53	M273											
54	M117; M119	M273	M258	M121; M272	M257							
55			M258	M121	M272	M257						
56			M258	M272	M257							
58	M117; M119	M258	M121	M257								
59	M119		M121									
60	M293											
61	M293											
62	M293											
63	M293											
64												
65	M273	M258	M272	M257								
67												
68												M104
70												M159
71	M273		M272									
73												
74					M170			M172				

Legenda

C-WW-WD	Combinada, irrigado, estressado
WD	Estressado
C-WD	Combinada, estressado
WW	Irrigado
C-WW	Combinada, irrigado
C	Combinada

Figura 7 - Teste de Dunnnett para os QTLs significativos e diferente de B73.

*Caracteres marcados com cor referem-se ao tratamento;

**Numeração indica o marcador (região) diferente de B73;

ARR: Ângulo da raiz; FPR: Fator de preenchimento; DMR: Dimensão média; AREA: Área; LMR: Largura máxima; CTPR: Comprimento total da projeção; MRS: Massa de raiz - score; PS: Profundidade - score; NTRSS: Número total de raiz suporte; NTNRS: Número total de nós com raízes suporte; PSR: Peso seco de raiz; IV: Índice vegetal; TC: Teor de clorofila; IS: Índice de stress; FM: Florescimento masculino; FF: Florescimento feminino; IAE: Intervalo entre antese e espigamento; CES: Condutância estomática; FT: Folha de transição; SG: Stay green; AP: Altura da planta; NN: Número de nós; PE: Peso de espigas; NEP: Número de espigas por planta; NFGE: Número de fileira de grãos por espiga; CE: Comprimento da espiga; DE: Diâmetro da espiga; DS: Diâmetro do sabugo; NGE: Número de grãos por espiga; RG: Rendimento de grãos; PMG: Peso de mil grãos.

4.4 Discussão

O estudo da arquitetura do sistema radicular tem surgido nos últimos anos como foco central dos estudos de biologia vegetal. Um dos mais importantes fatos foi a descoberta de QTLs que controlam a variação natural nas características de raiz e, possibilita investigar o quanto a extensão dessa variação afeta o rendimento de grãos e outras características importantes agronomicamente no crescimento do milho em diferentes regimes hídricos (HOCHHOLDINGER; TUBEROSA, 2009). O presente estudo tem como objetivo a caracterização da coleção de ILs de milho para caracteres agrônômicos relacionados ao uso e eficiência da água e características de raiz. Foi testado o método de fenotipagem para sistemas radicular adulto de milho nos termos propostos por COLOMBI et al. (2015) com pequenas modificações.

As mesmas imagens foram utilizadas para ambas as análises, REST *software* e pontuação visual, afim de comparar os resultados. Uma alta correlação positiva foi observada entre pontuação das características de raiz correspondendo a caracterização baseada nas análises no *software* REST (0,4-0,6) (Tabela 2). Colocalização entre os QTLs encontrados pelo *software* REST e QTLs encontrados nas avaliações de pontuação ou mensuradas, foram identificados em alguns casos: no Chr 1 (AREA com PSR na condição de WD), no Chr 2 (ARR com NTRSS na condição WW), no Chr 8 bin 8.02-8.03 (LMR com PSR, PS, MRS, NTRSS e NTNRS) e Chr 8 bin 8.05 (AREA e FPR com PSR). Para ambos QTLs, encontrados via REST e por pontuação visual as medidas de caracteres de raiz, foi possível identificar QTLs ou MQTLs para os caracteres correspondentes reportados na literatura. Foi identificado seis regiões principais contendo QTLs para raiz, como descrito nos resultados. Afim de fornecer uma visão global das regiões de QTLs detectadas serão discutidos considerando o grau de importância dos QTLs encontrados em relação aos caracteres estudados.

Raízes suporte são a chave para a permanência da estabilidade do milho. O controle genético do número de raízes suporte e número de nós no cruzamento entre B73 x Gaspé Flint parecem ser controlados por seis QTLs nos cromossomos 1, 2, 5, 6 e 8, para NTRSS foram encontrados quatro e três para NTNRS, sendo que o QTL

encontrado no cromossomo 6 está presente em ambas as características. É importante salientar que dependentemente do tratamento analisado estes QTLs variam, sendo associados a um tratamento específico como é o caso do QTL para NTRSS no cromossomo 8, ele está presente apenas para a condição WD e análise combinada, neste mesmo cromossomo, foi encontrado um QTL para NTNRS que está presente independente da condição analisada, isso demonstra a estabilidade deste QTL que possui alelos de redução desta característica introduzidos pelo uso do Gaspé Flint no cruzamento. Para a condição de WW o principal QTL para o número total de raízes suporte (NTRSS) foi identificado no Chr 1 bin 1.02 (R^2 24,4, LOD 6). Na região anterior a esta, também foi identificado um QTL para PMG a análise combinada e colocalizado com o MQTL1 para rendimento e componentes do rendimento (MARTINEZ et al., 2016). O alelo do Gaspé Flint é associado com a redução do número de raízes e PMG. Outra importante região encontrada no regime irrigado envolvida no controle das raízes suporte está no Chr 2 bin 2.04. Nesta região foram mapeados também um QTL para IV, ângulo de raiz, NEP e PMG. IV é um índice fotossintético relacionado com o conteúdo de clorofila e nitrogênio na planta. Esta região já tem sido descrita pelo envolvimento no controle do ângulo de raiz, rendimento e ABA (GIULIANI et al., 2005) em relação ao estresse por déficit hídrico.

Duas regiões envolvidas no controle de BRN e NTNRS foram identificadas no Chr 6 (bin 6.05) e Chr 8 (bin 8.02-8.03). Esta primeira região no Chr 6, o alelo proveniente do genótipo Gaspé Flint causa um aumento em raízes suporte, nós da raiz suporte e fileiras de grãos enquanto que o tamanho da espiga diminuiu. Os possíveis QTLs para esta região tem sido identificado somente na condição WW. A região do Chr 8 é a única que suporta o maior número de QTLs para caracteres de raiz. O alelo proveniente do genótipo Gaspé Flint é associado com o decréscimo do número de nós das raízes suporte e com o decréscimo do número total de raízes suporte na condição de déficit hídrico. Além disso, ocorre um decréscimo na massa de raiz e peso seco de raiz na condição WW e na profundidade a qual a largura é máxima. Nesta região também vem sendo mapeados QTLs, os quais estão envolvidos na fenologia de estatura de planta, número de nós e período de floração feminina.

A IL que significativamente difere do genótipo B73, baseado no teste de Dunnett e que carrega uma introgressão detectada por ICIMapping, é a IL29. Esta linha não foi somente caracterizada para raízes subterrâneas com maior ângulo

comparado ao genótipo B73 mas também para raízes suporte, como demonstrado na Figura 2.

Também foi identificada uma alta plasticidade entre as ILs em termos de rendimento em resposta ao estresse por déficit hídrico. Mesmo que não seja possível identificar uma correlação direta entre o rendimento durante estresse por déficit hídrico e parâmetros de arquitetura de raiz, foi possível identificar algumas tendências. A maioria das ILs associadas ao decréscimo do rendimento em condição de déficit hídrico, são caracterizadas por apresentarem um ângulo aberto na raiz, grandes raízes em termos de área e PSR, superficiais e com plasticidade do ângulo de raiz maior na condição WD quando comparada a condição WW (a exemplo, IL 19, IL22, IL26 e IL2). Ou mesmo, raiz menor mas com extrema plasticidade como a IL57 a qual, sob condições de WD, reduziu o ângulo de raiz em 14% e tornou-se 20% mais profunda.

As ILs mais afetadas pelo déficit hídrico em termos de rendimento foram caracterizadas por apresentarem grandes raízes, porém superficiais (a exemplo IL42, IL50 e IL14).

4.5 Conclusão

As características de fenotipagem utilizando o *software* obtiveram boa estimativa de correlação com a mensuração indicando que a utilização do *software* REST é rápida e eficiente para fenotipagem de raiz de milho em campo.

Foram encontrados 132 possíveis QTLs para 27 das 31 características avaliadas, deste total 35 QTLs são relacionados a arquitetura da raiz. Os QTLs relacionados a arquitetura radicular estão concentrados nos cromossomos 1, 2, 4 e principalmente envolvidos no controle do número total de nós com raízes suporte, profundidade da raiz, estatura de planta, massa de raiz na condição de WW, e em condições de WD número de nós na planta e PSR e NTRSS e FF na condição de WD no cromossomo 8.

Sob condição de estresse observou-se redução do rendimento de grãos quando as raízes apresentam ângulo aberto, grande área e peso seco e superficiais.

Referências

ABBE, E. C.; STEIN, O. L. The Growth of the Shoot Apex in Maize: Embryogeny. **American Journal of Botany**, v. 41, n. 4, p. 285–293, nov. 1954.

ABENDROTH, L. et al. **Corn growth and development**. PMR 1009 ed. Ames, Iowa: Iowa State University Extension, 2011.

ARSENAULT, J.-L. et al. WinRHIZO™, a Root-measuring System with a Unique Over- lap Correction Method. **Journal of Plant Nutrition**, v. 30, p. 906, 21 maio 1995.

BACON, M. et al. Root signals. In: INC, M. D. (Ed.). . **Roots: the hidden half**. NewYork, USA: [s.n.]. p. 460–471.

BENGOUGH, A. G. et al. Gel observation chamber for rapid screening of root traits in cereal seedlings. **Plant and Soil**, v. 262, n. 1-2, p. 63–70, 2004.

BUCKSCH, A. et al. Image-Based High-Throughput Field Phenotyping of Crop Roots. **PLANT PHYSIOLOGY**, v. 166, n. 2, p. 470–486, 1 out. 2014.

CAI, H. et al. Mapping QTLs for root system architecture of maize (*Zea mays* L.) in the field at different developmental stages. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 125, n. 6, p. 1313–1324, 2012.

CHUN, L. et al. Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress. **Plant and Soil**, v. 276, n. 1-2, p. 369–382, 2005.

COBB, J. N. et al. Next-generation phenotyping: Requirements and strategies for enhancing our understanding of genotype-phenotype relationships and its relevance to crop improvement. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 126, n. 4, p. 867–887, 2013.

COLOMBI, T. et al. Next generation shovelomics : set up a tent and REST. 2015.

COURTOIS, B. et al. Rice root genetic architecture: Meta-analysis from a drought QTL database. **Rice**, v. 2, n. 2-3, p. 115–128, 2009.

DE DORLODOT, S. et al. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. **Trends in Plant Science**, v. 12, n. 10, p. 474–481, 2007.

DUVICK, D. N. Genetic progress in yield of united states maize (*Zea mays* L .) 1. v. 50, p. 193–202, 2005.

FALCONER, D.; MACKAY, T. **Introduction to quantitative genetics**. London,: Longman, 1996.

FOERSTER, J. M. et al. Large effect QTL explain natural phenotypic variation for the developmental timing of vegetative phase change in maize (*Zea mays* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 128, n. 3, p. 529–538, 2015.

GALKOVSKIY, T. et al. GiA Roots: software for the high throughput analysis of plant root system architecture. **BMC Plant Biology**, v. 12, n. 1, p. 116, 2012.

GIULIANI, S. et al. Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 422, p. 3061–3070, 2005.

GRIFT, T. E.; NOVAIS, J.; BOHN, M. High-throughput phenotyping technology for maize roots. **Biosystems Engineering**, v. 110, n. 1, p. 40–48, 2011.

HARGREAVES, C. E.; GREGORY, P. J.; BENGOUGH, A. G. Measuring root traits in barley (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare* and ssp. *spontaneum*) seedlings using gel chambers, soil sacs and X-ray microtomography. **Plant and Soil**, v. 316, n. 1-2, p. 285–297, 2009.

HERMANS, C. et al. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 12, p. 610–617, 2006.

HOCHHOLDINGER, F. et al. From weeds to crops: Genetic analysis of root development in cereals. **Trends in Plant Science**, v. 9, n. 1, p. 42–48, 2004.

HOCHHOLDINGER, F.; TUBEROSA, R. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, n. 2, p. 172–177, abr. 2009.

HODGE, A. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. **New Phytologist**, v. 162, n. 1, p. 9–24, 2004.

HUND, A.; REIMER, R.; MESSMER, R. A consensus map of QTLs controlling the root length of maize. **Plant and Soil**, v. 344, n. 1, p. 143–158, 2011.

IYER-PASCUZZI, A. S. et al. Imaging and analysis platform for automatic phenotyping and trait ranking of plant root systems. **Plant physiology**, v. 152, n. 3, p. 1148–1157, 2010.

LE BOT, J. et al. DART: A software to analyse root system architecture and development from captured images. **Plant and Soil**, v. 326, n. 1, p. 261–273, 2010.

LEBRETON, C. et al. Identification of QTL for drought responses in maize and their use in testing causal relationships between traits. **Journal of Experimental Botany**, v. 46, n. 288, p. 853, 1995.

LOBET, G.; PAGÈS, L.; DRAYE, X. A Novel Image Analysis Toolbox Enabling Quantitative Analysis of Root System Architecture. **Plant physiology**, v. 157, n. September, p. 29–39, 2011.

LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMÍREZ, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 6, n. 3, p. 280–287, 2003.

LU, Y. et al. Joint linkage-linkage disequilibrium mapping is a powerful approach to detecting quantitative trait loci underlying drought tolerance in maize. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 45, p. 19585–19590, 2010.

LYNCH, J. P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. **Annals of Botany**, v. 112, n. 2, p. 347–357, 1 jul. 2013.

MAIRHOFER, S. et al. RooTrak: Automated Recovery of Three-Dimensional Plant Root Architecture in Soil from X-Ray Microcomputed Tomography Images Using Visual Tracking. **Plant Physiology**, v. 158, n. February, p. 561–569, 2012.

MARTINEZ, A. K. et al. Yield QTLome distribution correlates with gene density in maize. **Plant Science**, v. 242, p. 300–309, jan. 2016.

MEISTER, R. et al. Challenges of modifying root traits in crops for agriculture. **Trends in Plant Science**, v. 19, n. 12, p. 779–788, 2014.

MENG, L. et al. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations. **The Crop Journal**, v. 3, n. 3, p. 269–283, 2015.

MESSMER, R. et al. Drought stress and tropical maize: QTLs for leaf greenness, plant senescence, and root capacitance. **Field Crops Research**, v. 124, n. 1, p. 93–103, 2011.

POUND, M. P. et al. RootNav: Navigating Images of Complex Root Architectures. **Plant Physiology**, v. 162, n. 4, p. 1802–1814, 2013.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing Vienna, Austria, 2015. Disponível em: <www.R-project.org>

REBOUILLAT, J. et al. Molecular genetics of rice root development. **Rice**, v. 2, n. 1, p. 15–34, 2009.

RIBAUT, J. M. et al. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 94, n. 6-7, p. 887–896, 1997.

RICHARDS, R. A. Genetic Opportunities to Improve Cereal Root Systems for Dryland Agriculture. **Plant Production Science**, v. 11, n. 1, p. 12–16, 3 jan. 2008.

RISTOVA, D. et al. RootScope: a landmark-based system for rapid screening of root architecture in Arabidopsis. **Plant physiology**, v. 161, n. 3, p. 1086–96, 2013.

SALVI, S. et al. Genetic dissection of maize phenology using an intraspecific introgression library. **BMC plant biology**, v. 11, n. 1, p. 4, jan. 2011.

SALVI, S. et al. Two major quantitative trait loci controlling the number of seminal roots in maize co-map with the root developmental genes *rtcs* and *rum1*. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 4, p. 1149–1159, 2016.

SANGUINETI, M. C. et al. Genetic dissection of seminal root architecture in elite durum wheat germplasm. **Annals of Applied Biology**, v. 151, n. 3, p. 291–305, 2007.

SCHNABLE, P. S. et al. The B73 Maize Genome: Complexity, Diversity, and Dynamics. **Science**, v. 326, n. 5956, p. 1112–1115, 2009.

SHARP, R. E. et al. Root growth maintenance during water deficits: Physiology to functional genomics. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 407, p. 2343–2351, 2004.

TRACHSEL, S. et al. Mapping of QTLs for lateral and axile root growth of tropical maize. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 119, n. 8, p. 1413–1424, 2009.

TRACHSEL, S. et al. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. **Plant and Soil**, v. 341, n. 1-2, p. 75–87, 10 abr. 2011.

TRACHSEL, S. et al. Maize root growth angles become steeper under low N conditions. **Field Crops Research**, v. 140, n. February 2016, p. 18–31, 2013.

TUBEROSA, R. et al. Identification of QTLs for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTLs for grain yield in the field at two water regimes. **Plant molecular biology**, v. 48, n. 5-6, p. 697–712, 2002.

TUBEROSA, R. et al. Genome-wide Approaches to Investigate and Improve Maize Response to Drought. **Crop Science**, v. 47, n. 3, p. S120–S140, 2007.

TUBEROSA, R. Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. **Frontiers in Physiology**, v. 3, n. 4, p. 1629–1645, 27 dez. 2012.

TUBEROSA, R.; SALVI, S. From QTLs to genes controlling root traits in maize. In: **Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations**. [s.l.: s.n.]. v. 21p. 15–24.

UGA, Y. et al. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. **Nature genetics**, v. 45, n. 9, p. 1097–102, 2013.

VIGOUROUX, Y. et al. Population structure and genetic diversity of New World maize races assessed by DNA microsatellites. **American Journal of Botany**, v. 95, n. 10, p. 1240–1253, 2008.

WANG, J. et al. QTL mapping of grain length in rice (*Oryza sativa* L.) using chromosome segment substitution lines. **Genetical Research**, v. 88, n. 02, p. 93, 27 out. 2006.

WANG, Y.; LI, K.; LI, X. Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Plant Physiology**, v. 166, n. 15, p. 1637–1645, 2009.

YU, G.-R. et al. Root water uptake and profile soil water as affected by vertical root distribution. **Plant Ecology**, v. 189, n. 1, p. 15–30, 8 fev. 2007.

ZHU, J. et al. From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 3, p. 310–317, 2011.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A reunião da maior quantidade de informações possíveis, as quais podem auxiliar no incremento da produtividade, é o foco de inúmeras pesquisas no setor agrícola. Em milho, não é diferente, devido a sua inestimável importância cultural, econômica e ambiental. O estudo específico das melhores combinações que proporcionam híbridos de milho superiores, o conhecimento da porção do genoma que é associada a manifestação de um determinado caráter e como manipular esta informação foi o foco principal deste trabalho. Neste sentido estudou-se uma população através de cruzamento dialélico na tentativa de elencar as melhores linhagens para que os cruzamentos sejam mais eficientes.

Identificou-se que os efeitos aditivos são mais importantes que os efeitos não aditivos para a variação dos híbridos em estudo. Para os efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) observa-se que o genitor 6 reúne alelos favoráveis ao incremento de peso de espiga e peso de grão. Para estas mesmas características, levando em consideração a capacidade específica de combinação (CEC), o cruzamento utilizando os genitores 1x2 proporcionam os melhores ganhos de rendimento.

É importante salientar que a ação do ambiente em estudo interferiu na expressão da maioria dos caracteres. Isto indica que, além do conhecimento dos fatores genéticos, os fatores ambientais são determinantes na composição de novos híbridos de milho.

Em um outro trabalho buscou-se identificar regiões do genoma do milho e associá-las a características (QTLs). Foram encontrados 35 QTLs relacionados a arquitetura da raiz. A maioria dos QTLs encontrados estão nos cromossomos 1, 2, 4 e 8, principalmente envolvidos no controle do número total de nós com raízes suporte, profundidade da raiz, estatura de planta, massa de raiz, número de nós na planta e peso seco de raiz, e floração feminina e masculina.

Sob condição de estresse observou-se redução do rendimento de grãos quando as raízes são superficiais, apresentam ângulo aberto e maiores área e peso seco.