

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



**Dissertação**

**CRUZAMENTOS DIALÉLICOS ENTRE LINHAGENS DE MILHO CRIOULO**

**Tiago Corazza da Rosa**

**Pelotas, 2019**

**Tiago Corazza da Rosa**

**CRUZAMENTOS DIALÉLICOS ENTRE LINHAGENS DE MILHO CRIOULO**

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

Orientador: Dr. Maicon Nardino (FAEM/UFPel)

Co-orientador: Dr. Luciano Carlos da Maia (FAEM/UFPel)

Pelotas, 2019

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas  
Catalogação na Publicação

R788c Rosa, Tiago Corazza da

Cruzamentos dialélicos entre linhagens de milho crioulo / Tiago Corazza da Rosa ; Maicon Nardino, orientador ; Luciano Carlos da Maia, coorientador. — Pelotas, 2019.  
89 f.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, 2019.

1. Análise genética. 2. Parâmetros genéticos. 3. Zea mays L. 4. Dialelo. I. Nardino, Maicon, orient. II. Maia, Luciano Carlos da, coorient. III. Título.

CDD : 633.15

Elaborada por Gabriela Machado Lopes CRB: 10/1842

**Banca Examinadora:**

PhD. Antonio Costa de Oliveira, FAEM/UFPeI (Presidente)

Dra. Camila Pegoraro, FAEM/UFPeI

Dra. Solange Ferreira da Silveira Silveira, IFSul/CAVG

Dr. Luis Eduardo Panozzo, FAEM/UFPeI (Suplente)

À minha amada irmã. Meu maior exemplo de determinação, perseverança e caráter, dedico este humilde trabalho.

## **Agradecimentos**

Aos meus genitores, Iolanda e João, pelo exemplo de vida, retidão e perseverança.

À comissão de orientação, professores Luciano Carlos da Maia e Maicon Nardino, pelos ensinamentos, confiança, paciência e profissionalismo.

Aos demais professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal de Pelotas, em especial ao professor Antonio Costa de Oliveira e a professora Camila Pegoraro, pelas inúmeras contribuições ao longo deste trajeto.

Aos integrantes do grupo do milho, os quais não citarei nomes devido ao risco deste item se estender por páginas e mais páginas. Sou profundamente grato por ter compartilhado estes anos com vocês, seja nos inúmeros finais de semana que passamos na fazenda da Palma, nos feriados que abdicamos de estar com nossas famílias para atender aos experimentos, nos vários carnavais que coincidiram com blocos de cruzamento, sob forte sol ou chuva. Obrigado por nunca terem desanimado perante todas as dificuldades que surgiram, e por continuarem acreditando em um futuro melhor. Tenho por vocês a mais sincera amizade, para todas as horas.

À Lidiane, por todo apoio e compreensão.

A todos os integrantes do Centro de Genômica e fitomelhoramento, pelo convívio, troca de conhecimentos, discussões e contribuições em inúmeros momentos.

À Universidade Federal de Pelotas (UFPel), à Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel (FAEM), ao Centro de Genômica e Fitomelhoramento (CGF) e ao Centro Agropecuário da Palma, pela disponibilidade de infraestrutura e recursos humanos para realização das atividades.

Finalmente, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

## Resumo

ROSA, TIAGO CORAZZA. **Cruzamentos dialélicos entre linhagens de milho crioulo**. 2019, 88 f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas/RS.

Este trabalho aborda a utilização de populações crioulas de milho para desenvolvimento de linhagens endogâmicas, visando a obtenção de híbridos de alta performance. Além disto, propõem a consideração de atributos fisiológicos no processo de melhoramento, com intuito de promover maior adaptabilidade e produtividade dos genótipos obtidos. Deste modo, o objetivo deste trabalho foi obter informações referentes ao controle genético de caracteres fisiológicos, morfológicos e dos componentes de rendimento, bem como estimar as capacidades combinatórias de um grupo de linhagens endogâmicas de milho oriundas de populações crioulas do estado do Rio Grande do Sul. Além disto, verificar a associação das distâncias genéticas entre genitores e as heteroses de seus híbridos. Os experimentos foram conduzidos em dois anos agrícolas na área experimental do Centro de Genômica e Fitomelhoramento da Universidade Federal de Pelotas. Os cruzamentos foram realizados no ano agrícola de 2016/2017, utilizando seis linhagens endogâmicas. Os 30 híbridos F<sub>1</sub>s obtidos, juntamente com as linhagens genitoras, foram conduzidos em delineamento de blocos completos casualizados no ano agrícola 2017/2018, com três repetições. O conjunto de dados referente aos caracteres fisiológicos foi submetido à análise dialélica de Hayman, enquanto as informações referentes aos componentes de rendimento e caracteres morfológicos foram submetidas à análise dialélica de Griffing. Estimou-se as distâncias genéticas entre genitores através do método da distância generalizada de Mahalanobis, e verificou-se sua correlação com a heterose dos híbridos obtidos para todos os caracteres avaliados. Para os componentes de rendimento e caracteres morfológicos, observa-se que as ações gênicas não aditivas predominam no controle genético dos caracteres analisados. O valor mais elevado de heterose observado para o caráter rendimento de grãos por parcela ocorre através da combinação entre os genitores CGF 01 × CGF 03. Observa-se a ocorrência de interações alélicas de dominância completa e sobredominância para o índice de clorofila; de dominância completa para índice de flavonoides; e dominância completa e aditividade para índice de balanço de nitrogênio. Os genitores indicados pela análise dialélica de Hayman apresentam potencial para incremento dos respectivos caracteres, entretanto deve-se buscar combinações adequadas em um grupo maior de genitores. Não há correlação entre a distância genética dos genitores e o desempenho superior de seus híbridos, para o conjunto de caracteres analisados.

**Palavras chave:** Análise genética, parâmetros genéticos, *Zea mays* L., dialelo.

## Abstract

ROSA, TIAGO CORAZZA. **Diallel crosses among landrace maize inbred lines.** 2019. 88 f. Dissertation (Master's Degree) – Agronomy Graduate Program. Federal University of Pelotas, Pelotas/RS.

This work deals with the utilization of landrace maize populations to develop inbred lines, in order to achieve hybrids of high performance. In addition, it proposes the consideration of physiological attributes in the breeding process as a way to promote the development of more adaptable and yielding genotypes. Therefore, the objective of this work was to access information on the genetic control of physiological, morphological and yield components, as well as to estimate the combining abilities of maize inbred lines developed from landrace populations of the Rio Grande do Sul state. Furthermore, to verify the correlation between genetic distances among genitors and their hybrid's heterosis. The experiments were conducted in two agricultural years, in the experimental area of the Plant Genomics and Breeding Center of the Federal University of Pelotas. The crosses were carried out in the 2016/2017 growing season, using six inbred lines, resulting in 30 F<sub>1</sub> hybrids. These hybrids, along with the genitor lines, were conducted in a randomized complete blocks design during the 2017/2018 growing season, with three replications. The dataset regarding physiological traits was submitted to Hayman's diallel analysis, while the information concerning yield components and morphological characters were submitted to Griffing's diallel analysis. The genetic dissimilarity between genitors was estimated through the generalized distance of Mahalanobis, and their correlation with the hybrids' heterosis was verified for all traits. The non-additive gene actions predominate in the genetic control of yield components and morphological traits. The highest value of heterosis observed for grain yield per plot occurs through the crossing CGF 01 × CGF 03. Allelic interactions of complete dominance and overdominance are observed for chlorophyll index; complete dominance for flavonoid index; and complete dominance and additivity for nitrogen balance index. The genitors indicated by Hayman's diallel analysis have the potential to increase their respective traits, however, it is necessary to seek for suitable combinations in a larger group of genitors. There is no correlation between genetic distances among genitors and the superior performance of their hybrids, for the set of traits analyzed.

**Keywords:** Genetic analysis, genetic parameters, *Zea mays* L., diallel.

## Lista de figuras

- Figura 1.** Dendrograma de dissimilaridade genética de seis linhagens endogâmicas de milho.....46
- Figura 2.** Estimativas das heteroses para os caracteres altura de planta (A), altura de inserção de espiga (B), prolificidade (C), diâmetro de espiga (D), comprimento de espiga (E) e número de grãos por fileira (F).....48
- Figura 3.** Estimativas das heteroses para número de fileiras de grãos (A), massa de espiga (B), massa de grãos (C), massa de sabugo (D), massa de cem grãos (E) e rendimento de parcela (F). .....49
- Figura 4.** Regressão de  $W_r$  em  $V_r$ , para o caráter índice de clorofila (CLO). 1= CGF 01; 2= CGF 02; 3= CGF 03; 4= CGF 04; 5=CGF 05; 6=CGF 06. ....68
- Figura 5.** Regressão de  $W_r$  em  $V_r$ , para o caráter índice de flavonoides (FLA). 1= CGF 01; 2= CGF 02; 3= CGF 03; 4= CGF 04; 5=CGF 05; 6=CGF 06. ....71
- Figura 6.** Regressão de  $W_r$  em  $V_r$ , para o caráter índice de balanço de nitrogênio (NBI). 1= CGF 01; 2= CGF 02; 3= CGF 03; 4= CGF 04; 5=CGF 05; 6=CGF 06.....73
- Figura 7.** Dendrograma de dissimilaridade genética entre os seis genitores utilizando a distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ) estabelecido pelo método hierárquico UPGMA, com base no desempenho dos caracteres índice de clorofila (CLO), índice de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI). .....75

## Lista de tabelas

- Tabela 1.** Resumo da análise de variância dialélica para um conjunto de seis linhagens endogâmicas (S7) e 30 híbridos F1, para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da espiga (AE), prolificidade (PRO), diâmetro de espiga (DE), comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), número de fileiras de grãos (NF), massa da espiga (ME), massa de grãos da espiga (MG), diâmetro do sabugo (DS), massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento por parcela (RP). .....38
- Tabela 2.** Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) de seis linhagens endogâmicas (S7) de milho, para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da espiga (AE), diâmetro de espiga (DE), comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), massa da espiga (ME), massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento por parcela (RP). .....40
- Tabela 3.** Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos (ER) de seis linhagens endogâmicas (S7) de milho, para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da espiga (AE), prolificidade (PRO), diâmetro de espiga (DE), comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), número de fileiras (NF), massa da espiga (ME), massa de grãos da espiga (MG) massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento por parcela (RP). .....40
- Tabela 4.** Teste de suficiência do modelo genético aditivo-dominante com base na análise de variância dos valores de  $W_r - V_r$  e na análise da regressão linear de  $W_r$  em função de  $V_r$ , segundo o método de Hayman (1954a, b). .....65
- Tabela 5.** Estimativas dos componentes genéticos e não-genéticos estimados para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI), segundo o método de Hayman (1954a, b). .....67
- Tabela 6.** Estimativas dos parâmetros genéticos e não-genéticos para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI) segundo o método de Hayman (1954a, b). .....68

**Tabela 7.** Componentes da análise dialélica para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI) segundo o método de Hayman (1954a, b).....69

**Tabela 8.** Componentes da análise dialélica para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI) segundo o método de Hayman (1954a, b).....69

**Tabela 9.** Estimativa da heterose média (h), em percentual (%) e correlação simples (r) entre a distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ) e a heterose (h) de quinze híbridos  $F_1$  e seus recíprocos, para os caracteres índice de clorofila (CLO), índice de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI). .....76

## Sumário

Introdução .....	14
Capítulo I: Revisão Bibliográfica.....	16
1.1 Importância da espécie .....	16
1.2 Histórico .....	17
1.3 Classificação e caracterização botânica .....	17
1.4 Melhoramento genético.....	18
1.5 Análise dialélica .....	20
1.6 Depressão endogâmica e heterose .....	22
1.7 Distâncias genéticas e métodos multivariados.....	23
Referências bibliográficas .....	25
Capítulo II: Capacidade combinatória de linhagens endogâmicas de milho crioulo ..	32
2.1 Introdução .....	32
2.3 Material e métodos.....	33
2.3.1 Caracteres avaliados .....	33
2.3.2 Delineamento experimental e análises estatísticas .....	34
2.3.3 Análise dialélica .....	34
2.3.4 Heterose .....	35
2.3.5. Dissimilaridade genética e agrupamento .....	35
2.4 Resultados e discussão .....	36
2.5 Conclusão .....	51
Referências bibliográfica.....	52
Capítulo III: Análise dialélica de Hayman aplicada à caracteres fisiológicos de linhagens endogâmicas de milho .....	57
3.1 Introdução .....	57
3.2 Material e métodos.....	58
3.2.1 Material vegetal e condições experimentais .....	58
3.2.2 Caracteres avaliados .....	59
3.2.3 Análises estatísticas .....	59
3.2.4 Análise dialélica .....	59
3.2.5 Heterose .....	63
3.2.6 Dissimilaridade genética e agrupamento .....	64
3.3 Resultados e discussão .....	65

3.3.1 Índice de clorofila .....	65
3.3.2 Índice de flavonoides .....	69
3.3.3 Índice de balanço de nitrogênio .....	71
3.4 Conclusão .....	77
Referências bibliográficas .....	79
Considerações finais .....	83
Apêndices.....	85

## Introdução

O milho é uma *commodity* agrícola de extrema importância socioeconômica. Estima-se que existam mais de 3.500 maneiras de utilização direta e indireta desta espécie, destacando-se o consumo alimentar animal e humano, a produção de óleos, etanol e fármacos (MÔRO E FRITSCHÉ-NETO, 2015). A influência do melhoramento genético sobre o milho vem sendo extremamente impactante, resultando em modificações em sua arquitetura, fenologia, proporcionando incrementos no rendimento de grãos e biomassa, incremento do teor nutricional, tolerância a doenças, pragas e determinados estresses abióticos, seguindo uma taxa de ganho genético anual do rendimento de grãos variando de 0.8 a 1.2% (SMITH et al., 2005; LI et al., 2018). Apesar deste histórico de sucesso, estudos revelam que a tendência de incrementos da produção de alimentos, incluindo o milho, está abaixo do necessário para atender a demanda projetada para as próximas décadas (RAY et al., 2012; RAY et al., 2013).

Para que ganhos genéticos continuem sendo obtidos com o processo de melhoramento, melhoristas tem como alternativa intensificar a utilização de fontes de germoplasma pouco explorados até então, os quais podem servir como fontes de alelos favoráveis para caracteres de interesse. Populações crioulas, ou *landraces*, constituem importantes fontes de variabilidade genética que podem ser utilizadas na busca por genes que proporcionem melhor desempenho fenotípico, na presença ou não de estresses bióticos e/ou abióticos (ARAÚJO E NASS, 2002). O emprego destas populações na geração de linhagens endogâmicas constitui uma importante alternativa para obtenção de combinações híbridas de elevada heterose (PATERNIANI et al., 2008).

Outra estratégia que pode contribuir concretamente para a obtenção de híbridos promissores é o melhoramento de parâmetros fisiológicos, como o teor de clorofila, de flavonoides e eficiência do uso de nitrogênio (HAGEMAN E LAMBERT, 1988; REYNOLDS E LANGRIDGE, 2016). Estes caracteres permitem inferir a respeito da eficiência fotossintética, resposta a estresses bióticos e abióticos, e eficiência de absorção e utilização de nitrogênio (TANAKA E TANAKA, 2006; HÖRTENSTEINER E KRÄUTLER, 2011; TREMBLAY et al., 2011; AGATI et al., 2013; LIU et al., 2013). A mensuração destes caracteres, conjuntamente à mensuração dos componentes de

rendimento e de arquitetura de planta comumente avaliados, podem incrementar a precisão do estabelecimento de grupos heteróticos e direcionamento de cruzamentos promissores.

Diversos métodos biométricos podem ser empregados na análise genética dos caracteres objetivos de melhoramento. Os métodos de análise dialélica permitem obter estimativas de parâmetros úteis na seleção de genitores para hibridação, e na compreensão das estimativas das ações gênicas responsáveis pela determinação dos caracteres de interesse. O método proposto por Griffing (1956) fornece estimativas das capacidades gerais e específicas de combinação, enquanto o método de Hayman (1954) fornece informações sobre os mecanismos básicos de herança do caráter em estudo, dos valores genéticos dos genitores e dos limites de seleção.

Em programas de melhoramento genético de milho, o conhecimento da distância genética entre genitores é empregado visando incrementar a eficiência da seleção de linhagens e definir cruzamentos promissores para obtenção de híbridos que atendam aos objetivos do melhorista (AMORIN, 2005). Além disso, é esperado que heteroses elevadas sejam obtidas através de cruzamentos entre pais divergentes geneticamente (FALCONER E MAKAY, 1996). Desta forma, a avaliação da distância genética entre genitores serve como um método preditivo para identificação de combinações híbridas de elevada heterose.

## Capítulo I: Revisão Bibliográfica

### 1.1 Importância da espécie

O cultivo do milho apresenta ampla abrangência geográfica e cultural. Esta espécie tem sido cultivada em uma ampla extensão geográfica, entre as latitudes 58° Norte à 40° Sul, portanto, manifesta elevada adaptação às mais variadas condições edafoclimáticas e sistemas de produção. Além disso, é cultivado desde regiões com baixos níveis tecnológicos até regiões que empregam as mais modernas tecnologias de produção (FANCELLI; DOURADO NETO, 2000).

Estima-se que aproximadamente 85% da produção mundial seja destinada à elaboração de rações e produção de etanol. No entanto, uma parte significativa é destinada ao consumo humano, na forma direta e indireta, sendo o ingrediente principal na elaboração de diversos gêneros alimentícios como pães, bolos, massas, bebidas e inúmeros derivados (PAES, 2006; RIOS et al., 2009; CARDOSO et al., 2010; MÔRO; FRITSCHÉ-NETO, 2015). Esta aptidão é justificada principalmente devido aos grãos do milho possuírem em torno de 62,4% de amido, 8,2% de proteína bruta, 3,6% de lipídios e 1,2% de material mineral (ROSTAGNO, 2011), conferindo-lhe propriedades nutricionais extremamente adequadas para alimentação humana e animal.

Atualmente, o milho é o cereal mais produzido no mundo, superando as culturas do arroz e do trigo. A área mundial cultivada na safra agrícola 2017/2018 foi de aproximadamente 197 milhões de hectares, com produção de 1.1 bilhões de toneladas de grãos, obtendo média de produtividade mundial de 5,75 toneladas por hectare. Os maiores produtores deste cereal são os Estados Unidos, China e Brasil, os quais são responsáveis por cerca de 67% da produção mundial (FAOSTAT, 2019). O Brasil destacou-se como o terceiro maior produtor mundial e segundo maior exportador de milho na safra agrícola 2017/2018, com área semeada de 17,3 milhões de hectares, atingindo produção de 80,9 milhões de toneladas e produtividade média de 5,61 toneladas por hectare (FAO, 2019). Na região Sul, o principal estado produtor de milho é o Paraná, seguindo pelo Rio Grande do Sul. O estado do Rio Grande do Sul, na safra 2017/2018, apresentou área cultivada de 728 mil hectares, obtendo

produção total de 4,8 milhões de toneladas, com produtividade média de 6,26 toneladas por hectare (CONAB, 2016).

## 1.2 Histórico

Estudos arqueológicos apontam que o milho primitivo teve sua origem no México, e que os primeiros cultivos deste cereal ocorreram por volta de 7000 a.C (PIPERNO E FLANNERY, 2001). Acredita-se que o milho, na forma conhecida atualmente, seja derivado do Teosinto (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) devido à similaridade de seus genomas, os quais apresentam algumas distinções que exercem controle sobre as diferenças mais significativas entre estas espécies. Deste modo, a evolução inicial dos caracteres chave que distinguem o milho do teosinto são controladas por um número pequeno de locos, porém com grandes efeitos sobre o fenótipo do milho (DOEBLEY, 2004; WANG et al., 2005). Em seu processo de domesticação, a espécie sofreu sucessivos ciclos de seleção, inicialmente realizados de maneira empírica e instintiva, porém contribuindo para o incremento da frequência de alelos favoráveis aos caracteres de interesse agrônomo (GARBUGLIO et al., 2009), tornando-se o que hoje representa uma das espécies de maior importância socioeconômica para a humanidade.

## 1.3 Classificação e caracterização botânica

O milho pertence ao reino Plantae, divisão Magnoliophyta, classe Liliopsida, ordem Poales, família Poaceae, subfamília Panicoideae, tribo Andropogoneae, gênero *Zea* e espécie *Zea mays* L. (USDA, 2005). Estudos reconhecem a existência de cinco espécies pertencentes ao gênero *Zea*, sendo elas: *Zea diploperennis*, *Zea perennis*, *Zea luxurians*, *Zea nicaraguensis* e *Zea mays* L., porém, a espécie *Zea mays* L. apresenta as subespécies *Zea mays* L. ssp. *huetenangensis*, *Zea mays* L. ssp. *mexicana*, *Zea. Mays* L. ssp. *Parviglumis*, e o milho cultivado *Zea. mays* L. ssp. *mays* (BUCKLER E STEVENS, 2006).

A espécie *Zea mays* L. ssp. *mays* é caracterizada como diploide, apresenta  $2n=20$  cromossomos, monóica, sistema de reprodução alógama e de ciclo anual (PATERNIANI E VIÉGAS, 1987). Possui sistema radicular fasciculado com presença de raízes adventícias, altura de planta oscilando de 1 a 4 metros, colmo cilíndrico, ereto, não ramificado com folhas expostas de forma alternada, as folhas são

completas, com presença de lígula e aurícula, os limbos foliares são longos, largos e planos (GOODMAN E SMITH, 1987). A inflorescência masculina é denominada de pendão, que consiste de um eixo central, e geralmente, inúmeras ramificações laterais, posicionado na extremidade apical da planta. A inflorescência feminina é designada espiga, sendo originada de um pseudocolmo com internódios mais condensados, onde a flor é parcialmente envolvida por lema e pálea. As flores são pequenas e possuem um pistíolo funcional com um ovário basal único e estigmas longos que se expõem para a polinização. A ráquis é formada pelo arranjo polístico das espiguetas altamente adensadas (PATERNIANI E VIÉGAS, 1987). Os grãos são os frutos de uma semente, caracterizados como cariopse, constituído por 85% de endosperma, 10% de embrião e 5% de pericarpo. Na semente, o embrião está posicionado em uma depressão da face superior do endosperma perto da base do grão (GOODMAN E SMITH, 1987).

O milho reproduz-se sexuadamente, apresenta taxa de fecundação cruzada superior a 95% (alogamia) devido à separação temporal (protandria) e espacial (monoicia) das inflorescências (SLEPER E POEHLMAN, 2006). O principal mecanismo que contribui para a polinização é o vento, caracterizando esta espécie como anemófila (PALIWAL, 2000). Fisiologicamente o milho apresenta metabolismo C<sub>4</sub>, (ESAU, 1977), e responde ao acúmulo de graus dias para determinar as transições dos estádios fenológicos vegetativos e reprodutivos, porém evidências também demonstram a influência do fotoperíodo na transição dos estádios fenológicos da espécie (WARRINGTON E KANEMASU, 1983).

#### **1.4 Melhoramento genético**

O melhoramento genético de milho pode ser focado principalmente em duas alternativas, a primeira consiste na obtenção de populações melhoradas, e a segunda, na obtenção de linhagens direcionada à produção de híbridos que explorem os efeitos da heterose, ou vigor do híbrido (PATERNIANI E MIRANDA FILHO, 1987).

As populações melhoradas consistem em populações de polinização aberta, e resultam da polinização aleatória entre indivíduos, sem controle de pólen. Como cada espiga é polinizada por uma mistura aleatória de pólen, é possível que as sementes de uma mesma espiga originem plantas genotipicamente e fenotipicamente distintas. Portanto, populações de polinização aberta são caracterizadas por sua heterozigidade e alta variabilidade genética. Estas populações geralmente não são

uniformes fenotipicamente, porém apresentam maior estabilidade frente às variações de ambiente (SLEPER E POEHLMAN, 2006).

Em contraste, quando o objetivo do programa é a obtenção de híbridos, realizam-se cruzamentos artificiais controlados entre linhagens endogâmicas, variedades de polinização aberta, ou outras populações que apresentem características desejadas (ALLARD, 1971). Estes cruzamentos possibilitam explorar os benefícios das interações alélicas e gênicas na geração híbrida de uma forma muito eficiente, resultando no desempenho superior da progênie em relação à seus genitores devido às ações gênicas de dominância (JONES, 1926), sobredominância (SHULL, 1908; EAST, 1936), e epistasia (POWERS, 1944; JINKS E JONES, 1958).

A obtenção de linhagens endogâmicas é uma prática imprescindível e deve ser conduzida de acordo com os interesses específicos do programa. A etapa inicial consiste na identificação de fontes de variabilidade genética que reúnam alelos favoráveis aos caracteres de interesse, e desta forma possibilitem a extração de linhagens promissoras. Este germoplasma pode ser oriundo de populações crioulas (*landraces*) ou populações obtidas através da autofecundação de híbridos comerciais que apresentem alelos favoráveis já fixados, e deste modo incrementem a eficiência do programa de melhoramento (AMORIM E SOUZA, 2005). Entretanto, os ganhos genéticos mais expressivos são obtidos quando se utilizam populações com maior variabilidade genética, incrementando a probabilidade de obter maior concentração de alelos favoráveis na linhagem selecionada (HALLAUER et al., 2010).

Sucessivas autofecundações são realizadas artificialmente, até que as linhagens atinjam o nível de homozigose desejado. Hallauer et al. (2010) definem as proporções teóricas da homozigose obtida ao longo de gerações de autofecundação e requeridas para obtenção de linhagens endogâmicas de milho, sendo a geração  $S_0$ : 0,0% de homozigose,  $S_1$ : 50,0% de homozigose,  $S_2$ : 75,0% de homozigose,  $S_3$ : 87,5% de homozigose,  $S_4$ : 93,8% de homozigose,  $S_5$ : 96,9% de homozigose,  $S_6$ : 98,4% de homozigose e  $S_7$ : 99,9% de homozigose.

Em gerações precoces, ou com menor grau de endogamia ( $S_3$  e  $S_4$ ), a seleção e avaliação das linhagens pode ser realizada através do método *top cross*. Este método consiste no cruzamento de um grupo de linhagens com um ou mais testadores comuns (JENKINS E BRUSON, 1932). Desta forma, é possível eliminar as linhagens que não apresentarem potencial satisfatório para continuar no programa, reduzindo o número de indivíduos conduzidos até graus de endogamia mais avançados e

otimizando a utilização de recursos. Já para linhagens com maior grau de endogamia ( $S_6$  e  $S_7$ ), os métodos mais eficientes para estimar seu potencial são os dialelos completos, parciais e circulantes. Estes métodos permitem estimar os parâmetros genéticos dos caracteres objetivo de melhoramento, identificar as ações gênicas atuando em seu controle genético, e as combinações mais promissoras entre genitores para obtenção de híbridos com elevada heterose (BERNINI E PATERNIANI, 2012).

### 1.5 Análise dialélica

Cruzamentos dialélicos consistem no delineamento genético formado pelo conjunto de  $p^2 - p$  híbridos resultantes do cruzamento entre  $p$  genitores. A realização de cruzamentos dialélicos proporciona a recombinação da variabilidade genética existente nas linhagens que compõem o programa de melhoramento, e desta forma, a obtenção de híbridos que reúnam atributos favoráveis provenientes da constituição gênica de ambos os genitores (HALLAUER et al., 2010).

Os métodos de análise dialélica possibilitam analisar o delineamento genético, gerando estimativas de parâmetros úteis na seleção de genitores para hibridação, e na compreensão de efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres de interesse. Entre os métodos de análise mais utilizados, destacam-se o método proposto por Griffing (1956), o qual fornece estimativas das capacidades gerais e específicas de combinação; o método proposto por Gardner e Eberhart (1966), o qual avalia os efeitos de variedades e heterose varietal; e o método de Hayman (1954), fornecendo informações sobre os mecanismos básicos de herança do caráter em estudo, dos valores genéticos dos genitores e dos limites de seleção (CRUZ et al, 2014).

O método de análise dialélica proposto por Griffing (1956) vem sendo o mais utilizado devido a aplicabilidade de suas inferências, e também pela sua generalidade, podendo ser empregado para linhas puras, linhas endogâmicas, clones ou populações de autofecundação ou de cruzamento (VIANA, 2000). De acordo com Cruz et al (2014), este método baseia-se na distribuição de “ $p$ ” possíveis genótipos em uma tabela  $p \times p$ , divididos em três grupos: (a)  $p$  genitores, (b)  $p(p-1)/2$  híbridos F1's e (c)  $p(p-1)/2$  híbridos F1's recíprocos. Em função da inclusão ou não dos genitores e/ou híbridos F1's recíprocos, esta metodologia pode ser classificada em quatro delineamentos experimentais: Método 1, onde são incluídos as  $p^2$  combinações;

Método 2, em que são incluídos  $p(p + 1)/2$  combinações, excluindo os híbridos F1's recíprocos; Método 3, onde são incluídas  $p(p - 1)$  combinações, excluindo genitores; e Método 4, em que é incluído  $p(p-1)/2$  combinações, excluindo os genitores e os híbridos F1's recíprocos; cada um dos métodos pode ser analisado considerando um modelo fixo ou aleatório, de acordo com a natureza amostral dos genitores. A capacidade combinatória é atribuída à variação causada pelo efeito do cruzamento (VENCOVSKY, 1987).

A capacidade geral de combinação é definida como o comportamento médio de uma linhagem em combinações híbridas, estando atribuída à ação de genes de efeito aditivo (FALCONER, 1981). A capacidade específica de combinação é estimada como o desvio do comportamento do cruzamento em relação ao esperado com base na capacidade geral de combinação dos genitores, estando relacionada a efeitos gênicos não-aditivos. Este fenômeno resulta na performance superior ou inferior de determinadas combinações em relação a média das linhagens envolvidas (SPRAGUE E TATUM, 1942; VENCOVSKY, 1987)

O modelo de análise dialélica proposto por Hayman (1954) baseia-se no conhecimento da natureza ambiental e genética de estatísticas como médias, variâncias e covariâncias, obtidas através de uma tabela dialélica envolvendo  $p$  genitores homocigotos com alelos contrastantes para o caráter objetivo de estudo (CRUZ et al, 2014). Esta análise fornece importantes informações a respeito do controle genético dos caracteres em estudo, apresentando estimativas de seus parâmetros genéticos, tipo de interação alélica e número de genes. Esta metodologia permite também avaliar o potencial das linhagens endogâmicas para utilização em cruzamentos, fornecendo informações como concentração de genes dominantes e recessivos, e limites teóricos de seleção. A compreensão destes atributos é fundamental para determinação de estratégias adequadas visando o incremento nos caracteres de interesse.

Apesar da grande aplicação de delineamentos dialélicos no estudo do controle genético de caracteres de interesse, a utilização de um elevado número de genitores implica em limitações operacionais devido ao grande número de combinações híbridas a serem avaliadas, resultando em elevado custo e alta demanda de mão de obra, tornando-se um fator limitante ao programa de melhoramento.

## 1.6 Depressão endogâmica e Heterose

O conceito de heterose foi estabelecido por Shull (1948), e refere-se ao desempenho superior da progênie oriunda do cruzamento entre duas linhagens endogâmicas e divergentes geneticamente. Sua base genética é sustentada por teorias que consideram a presença de ações gênicas de dominância (BRUCE, 1910), sobredominância (SHULL, 1909; EAST, 1936), e influência dos efeitos epistáticos (POWERS, 1944; JINKS E JONES, 1958). Apesar da aceitação destas teorias, a origem da heterose continua sendo tema de discussão entre melhoristas e geneticistas. A hipótese da pseudo-sobredominância foi proposta posteriormente (COMSTOCK E ROBINSON, 1952) e ajudou a complementar a compreensão sobre a base genética da heterose, entretanto a real magnitude atribuída aos efeitos epistáticos ainda é desconhecida. Mais recentemente, estudos genômicos propuseram a não existência de colineariedade perfeita em vários locos que atuam no controle de caracteres quantitativos (FU E DOONER, 2002). Deste modo, determinados genes podem ocorrer em certas linhagens, e não em outras. Através do cruzamento destas linhagens divergentes, ocorre a complementação gênica, e conseqüentemente, a heterose.

A heterose ( $H\%$ ) pode ser obtida pela seguinte equação (RAMALHO et al., 2012):

$$H(\%) = \frac{\left( F1 - \left( \frac{G1 + G2}{2} \right) \right)}{\left( \frac{G1 + G2}{2} \right)} \times 100$$

Sendo que:  $H$  = percentual de heterose,  $F1$  = valor do caráter na progênie,  $G1$  = Valor do caráter no genitor materno e  $G2$  = Valor do caráter no genitor paterno.

Em contraste à heterose, o fenômeno da depressão endogâmica é visualizado em função do cruzamento entre indivíduos com certo grau de parentesco, e resulta na perda de vigor de seus descendentes (FALCONER E MACKAY, 1996). Este fenômeno ocorre em função do acúmulo de alelos de efeito deletério, e reduz drasticamente a capacidade de adaptação e tolerância a estresses à medida em que o grau de endogamia vai sendo elevado em função de sucessivas gerações de autofecundação (HALLAUER, 1990). Deste modo, a obtenção de linhagens endogâmicas de milho torna-se uma tarefa extremamente difícil, sendo necessário o

emprego de técnicas de manejo mais rigorosas que aquelas utilizadas em cultivos comerciais.

### **1.7 Distâncias genéticas e métodos multivariados**

A distância genética entre um grupo de genitores tem sido avaliada com objetivo de indicar as combinações híbridas de maior efeito heterótico e maior heterozigose (CRUZ et al., 2012), e está relacionada ao grau de distanciamento entre genótipos, linhagens e populações quanto ao conjunto de caracteres que são comuns em ambos (OLIBONI et al., 2012)

O conhecimento da distância genética entre linhagens é fundamental em programas de melhoramento de milho pois permite orientar a seleção de linhagens para o desenvolvimento da próxima geração, e ainda auxiliar na definição de cruzamentos promissores (GUIMARÃES et al, 2007). Estudos demonstram que o cruzamento entre linhagens pertencentes a grupos heteróticos distantes geneticamente resultam em híbridos superiores, na ocorrência de qualquer grau de dominância superior a zero (FALCONER, 1981). Entretanto, outros autores afirmam que deve existir um grau ótimo de distância entre os genitores para máxima expressão da heterose (PATERNIANI E LONNQUIST, 1963; MOLL et al., 1965). Deste modo, genitores muito distantes geneticamente podem apresentar características não desejáveis agronomicamente, o que torna mais interessante o cruzamento entre indivíduos que apresentem bom desempenho e bases genéticas contrastantes para o caráter de interesse, ao invés de genitores unicamente distantes geneticamente (GHADERI et al., 1984).

Diversos métodos multivariados podem ser aplicados na predição da divergência genética, entre os quais destacam-se os métodos aglomerativos ou de agrupamento, as análises de componentes principais, e variáveis canônicas (CRUZ et al., 2014). Análise de agrupamento é a denominação atribuída para um conjunto de técnicas multivariadas que apresentam como finalidade agrupar indivíduos com base em suas características comuns (HAIR et al., 2005), de tal forma que exista homogeneidade dentro do grupo e heterogeneidade entre grupos (CRUZ et al., 2014).

O processo de agrupamento envolve basicamente duas etapas. A primeira relaciona-se com a estimação de uma medida de similaridade ou dissimilaridade entre genitores, e a segunda, com a adoção de uma técnica de agrupamento para formação dos grupos (CRUZ et al., 2014). Nos estudos da divergência genética destinados a

identificação de genitores para hibridação, tem sido mais rotineiro o emprego da distância euclidiana média ou a generalizada de Mahalanobis (CRUZ et al., 2014).

A distância generalizada de Mahalanobis tem a vantagem, em relação a distância euclidiana, de levar em consideração a correlação entre os caracteres considerados, estimada a partir das médias dos dados originais e da matriz de covariâncias residuais (CRUZ et al., 2012). Entretanto, a escolha do método mais adequado para estimação das distâncias genéticas é determinada pela precisão desejada pelo melhorista, pela facilidade da análise e pela forma como os dados foram obtidos (CRUZ et al., 2014).

A etapa seguinte consiste no estabelecimento de uma técnica de agrupamento para formação dos grupos. Dentre os métodos de agrupamentos mais utilizados no melhoramento genético de plantas, destacam-se os métodos hierárquicos e os de otimização (CRUZ E CARNEIRO, 2006).

Nos métodos hierárquicos, os genitores são agrupados por um processo que se repete em vários níveis até que seja estabelecido o dendrograma ou o diagrama de árvore. Os exemplos mais comuns são o método do vizinho mais próximo, o método do vizinho mais distante, o método UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Averages*), o método do centroide, o método da WPGMC e o método da variância mínima de Ward (CRUZ E REGAZZI, 1997). Entre estes, o método de UPGMA tem sido um dos mais utilizados no melhoramento de plantas devido á menores distorções na representação das dissimilaridades entre os indivíduos (CRUZ E CARNEIRO, 2006).

## Referências bibliográficas

AGATI, G.; BRUNETTI, C.; DI FERDINANDO, M.; FERRINI, F.; POLLASTRI, S.; TATTINI, M. Functional roles of flavonoids in photoprotection: New evidence, lessons from the past. **Plant Physiology Biochemistry**, v. 72, n. 35, p. 35-45, 2013.

ALLARD, R. W. **Princípios do melhoramento genético de plantas**. São Paulo: Edgard Blücher Ltda, 1971, 485 p.

AMORIM, E. P.; SOUZA, J. C. Híbridos de milho inter e intra populacionais obtidos a partir de populações S0 de híbridos simples comerciais. **Bragantia**, v. 64, n. 3, p. 561-567, 2005.

ARAÚJO, P. M.; NASS, L. L. Caracterização e avaliação de populações de milho crioulo. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 3, p. 589-593, 2002

BERNINI, C. S.; PATERNIANI, M. E. A. G. Z. Estimativas de parâmetros de heterose em híbridos de populações F<sub>2</sub> de milho. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 42, n. 1, p. 56-62, 2012.

BRUCE, A. B. The mendelian theory of heredity and the aumentation of vigor. **Science**, v. 32, n. 1, p. 627-628, 1910.

BUCKLER, E. S.; STEVENS, N. M. Maize origins, domestication, and selection. In: MOTLEY, T. J.; ZEREGA, N.; CROSS, H. **Darwin's harvest. New approaches to the origin, evolution and conservation of crops**. 1 Ed. New York: Columbia, p. 67-90, 2006.

CARDOSO, W. S.; PAES, M. C. D.; GALVÃO, J. C. C.; RIOS, S.A.; GUIMARÃES, P.E.; SCHAFFERT, R.E.; BORÉM, A. Variabilidade de genótipos de milho quanto à composição de carotenoides nos grãos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 2, p. 164-173, 2010.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. Estimation of average dominance genes. In: GOWEN, J. W. **Heterosis**. Ames: Iowa State College Press, p. 494-516. 1952.

CONAB – Companhia Brasileira de Abastecimento. **Acompanhamento da safra Brasileira de grãos, safra 2017/2018**. Décimo Segundo Levantamento, n. 12, 2018.

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**. 3 ed. Viçosa: UFV, 2006. 586 p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 2ª ed. Viçosa: Editora UFV, 1997. 390 p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 4 ed. Viçosa: Editora UFV, 2012. 514p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3 ed. Viçosa: Editora UFV, 2014. 668p.

DOEBLEY, J. F. The genetics of maize evolution. **Annual Review of Genetics**, v. 38, n. 4, p. 37-59, 2004.

EAST, E. M. Heterosis. **Genetics**, v. 21, n. 5, p. 375-397, 1936.

ESAU, K. The leaf. Variations in structure. In: **Anatomy of seed plants**, 2 ed. New yourk: John Wiley and Sons. p. 351-374. 1977.

FALCONER, D. S. **Introdução a Genética Quantitativa**. 1 ed. Londres: Longman Group, 1981. 438p.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Edinburgh: Longman, 1996. 462p.

FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. **Produção de milho**. Guaíba: Agropecuária, 1. ed. 2000. 360 p.

FAOSTAT – **Food and Agriculture Organization of the United Nations** – Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>. Acesso em: 13 de janeiro de 2019.

FU, H.; DOONER, H. K. Intraespecific violation of genetic collinearity and it's implication in maize. **Procedures National Academic Science**, v. 94, n. 14, p. 9573-9579, 2002.

GARBUGLIO, D. D.; JOSÉ BRANCO, M. F.; CELLA, M. Variabilidade genética em famílias S1 de diferentes populações de milho. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 31, n. 2, p. 209-213, 2009.

GARDNER, C. O.; EBERHART, S. A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, v. 22, n. 3, p. 439- 452, 1966.

GHADERI, A.; ADAMS, M. W.; NASSIB, A. M. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits in dry Edible Bean and Fava Bean. **Crop Science**, v. 24, n. 1, p. 37-42, 1984.

GOODMAN, M. M.; SMITH, J. S. C. Botânica. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G.P. **Melhoramento e produção de milho**. 1 ed. Campinas: Fundação Cargill, 1987. p. 41-70.

GRIFFING, B. Concept of general and specific ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 9, n. 4, p. 462- 93, 1956.

GUIMARÃES, P. S.; PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; LÜDERS, R. R.; SOUZA, A. P.; LABORDA, P. R.; OLIVEIRA, K. M. Correlação da heterose de híbridos de milho com divergência genética entre linhagens. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 6, p. 811-816, 2007.

HAGEMAN, R. H.; LAMBERT, R. J. The use of physiological traits for corn improvement. In: SPRAGUE, G. S.; DUDLEY, J. W. **Corn and corn improvement**. Vol 2. Madison: American Society of Agronomy and Soil Society of America, 1988. p. 431-461.

HAIR J. R. J. F.; ANDERSON, R. E.; TATHAM, R. L.; BLACK, W. C. **Análise multivariada de dados**. 5. ed. Porto Alegre: Bookman, 2005. 593 p.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in Maize breeding**, 3 ed. USA: Springer, 2010. 664 p.

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

HAYMAN, B. I. The analysis of variance of diallel tables. **Biometrics**, v. 10, n. 2, 235-244, 1954.

HÖRTENSTEINER, S.; KRÄUTLER, B. Chlorophyll breakdown in higher plants. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 18, n. 7, p. 977-988, 2011.

JENKINS, M. T.; BRUNSON, A. M. Methods of testing inbred lines of corn in crossbreed combinations. **American society of Agronomy**, v. 24, n. 7, p. 523-530. 1932.

JINKS, J. L.; JONES, R. M. Estimation of the components of heterosis. **Genetics**, v. 43, n. 2, p. 223–234, 1958.

JONES, J. W. Hybrid vigor in rice. **American Society of Agronomic**, v.18, n.x, p. 423-428, 1926.

LI, H.; LEE, A.; HICKEY, T.; HE, Z. Fast-Forwarding Genetic Gain. **Trends in plant science**, v. 23, n. 3, p. 184-186, 2018.

LIU, Z.; LIU, Y.; PU, Z.; WANG, J.; ZHENG, Y.; LI, Y. Regulation, evolution, and functionality of flavonoids in cereal crops. **Biotechnology Letters**, v. 35, n. 11, p. 1765–1780, 2013.

MOLL, R. H.; LONNQUIST, J. H.; FORTUNO, J. V.; JOHNSON, E. C. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. **Genetics**, v. 52, n. 1, p. 139-144, 1965.

MÔRO, G. V.; FRITSCHÉ-NETO, R. Importância e Usos do Milho no Brasil. In: BORÉM, A.; GALVÃO, J. C. C.; PIMENTEL, M. A. **Milho: do Plantio à Colheita**. 1 ed. Viçosa:UFV, 2015. p. 9-25.

OLIBONI, R.; FARIA, M. V.; NEUMANN, M.; BATTISTELLI, G. M.; TEGONI, R. G.; RESENDE, J. T. V. Genetic divergence among maize hybrids and correlations with heterosis and combining ability. **Acta Scientiarum**, v. 34, n. 1, p. 37-44, 2012.

PAES, M. C. D.; SANT'ANA, R. C. O.; VOLPI, B. D. Características físicas e químicas do grão de milho. In: BORÉM, A.; RIOS, S. A. **Milho Biofortificado**. 1 ed. Visconde do Rio Branco: Suprema, p. 45-86, 2011.

PALIWAL, R. L. Tropical maize morphology. In: PALIWAL, R. L.; GRANADOS, G.; LAFITE, H. R.; VLOLLC, A. D. **Tropical maize: Improvement and production**, 28 ed. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2000. p. 13-20.

PATERNIANI, E.; LONNQUIST, J. H. Heterosis in inter-racial crosses of corn (*Zea mays* L.). **Crop Science**, v. 3, n. x, p. 504-507, 1963.

PATERNIANI, E.; MIRANDA FILHO, J. B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G.P. **Melhoramento e produção de milho**. 1 ed. Campinas: Fundação Cargill, 1987. p. 277-340.

PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. **Melhoramento e produção de milho no Brasil**. Campinas: Fundação Cargil, 1987. 410 p.

PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; GUIMARÃES, P. S.; LURDES, R. R.; GALLO, P. B.; SOUZA, A. P.; LABORDA, P. R.; OLIVEIRA, K. M. Capacidade combinatória, divergência genética entre linhagens de milho e correlação com heterose. **Bragantia**, v. 67, n. 3, p. 639-648, 2008.

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, p. 4, p. 2101-2103, 2001.

POWERS, L. An expansion of Jones's theory for the explanation of heterosis. **The American Naturalist**, v. 78, n. 776, 275–280, 1944.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. B.; SOUZA, E. A.; GONÇALVES, F. M. A.; SOUZA, J. C. **Genética na Agropecuária**. 5 ed. Lavras: UFLA, 2012. p 565.

RAY, D. K.; MUELLER, N. D.; WEST, P. C.; FOLEY, J. A. Yield Trends are insufficient to double global crop production by 2050. **Plos one**, v.8, n.6, p. 1-6, 2013.

RAY, D. K.; RAMANKUTTY, N.; MUELLER, N. D.; WEST, P. C.; FOLEY, J. A. **Recent patterns of crop yield growth and stagnation**. Nature Communications, v. 3, n. 1293, p. 1-7. 2012.

REYNOLDS, M.; LANGRIDGE, P. Physiological breeding. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 31, n. x, p. 162–171, 2016.

RIOS, S.; ALVES, K. R.; COSTA, N. M. B.; MARTINO, H. S. D. Biofortificação: culturas enriquecidas com micronutrientes pelo melhoramento genético. **Revista Ceres**, v. 56, n. 6, p. 713-718, 2009.

ROSTAGNO, H. S. **Tabelas brasileiras para aves e suínos: Composição de alimentos e exigências nutricionais**. 3 ed. Viçosa:UFV, 2011. 252 p.

SHULL, G. H. The composition of a field of maize. **American Breeding Association Reports**, v. 4, n. 1, p. 296-301, 1908.

SHULL, G.H. A pure line method of corn breeding. **American Breeding Association Reports**, v. 5, n. 1, p. 51-58, 1909.

SHULL, G.H. What is “heterosis”? **Genetics**, v. 33, n. 5, p. 439-446. 1948.

SLEPER, D. A.; POELHMAN, J. M. Breeding corn (Maize). In: **Breeding field crops**, 5 ed. Blackwell Publishing, p. 277-296. 2006

SMITH, J. S. C.; SMITH, O. S.; LAMKEY, K. R. Maize Breeding. **Maydica**, v. 50, n. 4, p. 185-192, 2005.

SPRAGUE, G. F.; TATUM, L. A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. **Journal of the American Society of Agronomy**, v. 34, n. 10, p. 923-932, 1942.

TANAKA, A.; TANAKA, R. Chlorophyll metabolism. **Current Opinion in Plant Biology**. v. 9, n. 3, p. 248–255, 2006.

TREMBLAY, N.; WANG, Z.; CEROVIC, Z.G. Sensing crop nitrogen status with fluorescence indicators. A review. **Agronomy for sustainable Development**. v. 32, n. x, p. 451–464, 2012.

USDA. Germplasm resources information network – (GRIN). **United States Department of Agriculture**, Agricultural Research Service, Beltsville. 2005. Acesso em 19 de dezembro de 2018, disponível em <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxon.pl>.

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E; VIÉGAS, G.P. **Melhoramento e produção do milho**. 2. ed. Campinas: Fundação Cargill. 1987. p. 137-214.

VIANA, J.M.S. The parametric restrictions of the Griffing diallel analysis model: combining ability analysis. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, n. 4, p. 877-881, 2000.

WANG, H.; NUSSBAUM-WAGLER, T.; LI, B.; ZHAO, Q.; VIGOUROUX, Y.; FALLER,

M.; BOMBLIES-YANT, K.; LUKENS, L.; DOEBLEY, J. F. The origin of the naked grains of maize. **Nature**, v. 4, n. 8, p. 714-719, 2005.

WARRINGTON, I. J.; KANEMASU, E. T. Corn Growth Response to Temperature and Photoperiod in Seedling Emergence, Tassel Initiation, and Anthesis. **Agronomy Journal**, v. 75, n. 5, p. 296-301. 1983.

## Capítulo II: Capacidade combinatória de linhagens endogâmicas de milho crioulo

### 2.1 Introdução

O crescimento populacional projetado para as próximas décadas exige um drástico incremento na produção de alimentos (GODFRAY et al., 2010). Estima-se que seja necessário duplicar a produção mundial de milho para atender a demanda projetada para o ano de 2050 (RAY et al., 2012; RAY et al., 2013). Para continuar obtendo ganhos genéticos decorrentes da seleção de genótipos superiores, melhoristas fazem uso de diversas estratégias a fim de explorar a ampla variabilidade genética da espécie e obter genótipos adaptados a condições específicas de cultivo.

Populações crioulas, ou landraces, constituem importantes fontes de variabilidade genética que podem ser utilizadas na busca por genes que proporcionem melhor desempenho fenotípico, na presença ou não de estresses bióticos e/ou abióticos (ARAÚJO E NASS, 2002). Deste modo, a utilização de populações crioulas para geração de linhagens endogâmicas que preservem regiões gênicas de interesse, permite explorar os efeitos heteróticos e originar combinações híbridas altamente produtivas, e com melhor desempenho em situações de estresse (PATERNIANI et al., 2000).

Uma das formas de determinar as combinações mais promissoras entre linhagens endogâmicas é através de cruzamentos dialélicos, que consistem no cruzamento de todas as combinações possíveis de  $n$  genitores (HAYMAN, 1954a, b). O método de análise dialélica proposto por Griffing (1956) fornece informações sobre o tipo de ação gênica predominante nos genitores analisados, e estima suas capacidades combinatórias. Os dois principais parâmetros genéticos obtidos com esta análise são a capacidade específica (CEC) e geral de combinação (CGC). Os efeitos da CGC são atribuídos às ações gênicas aditivas, enquanto a CEC é decorrente de ações gênicas não aditivas (FALCONER, 1981). Esta análise vem sendo empregada por diversos autores, diretamente em programas de melhoramento da cultura, ou visando compreender a herança dos caracteres de interesse (SCAPIM et al., 2002; VACARO et al., 2002; BORDALLO et al., 2005; PFANN et al., 2009).

Em programas de melhoramento genético de milho, o conhecimento da distância genética entre genitores é fundamental, pois permite melhorar a eficiência da seleção de linhagens e definir cruzamentos promissores para obtenção de híbridos que atendam aos objetivos do melhorista (AMORIN, 2005). Além disso, é esperado que heteroses elevadas sejam obtidas através de cruzamentos entre pais divergentes devido aos efeitos da dominância em qualquer grau superior a zero (FALCONER e MACKAY, 1996).

Deste modo, o objetivo deste trabalho foi determinar as capacidades combinatórias e o tipo de ação gênica predominante no controle de caracteres morfológicos e componentes de rendimento de um conjunto de seis linhagens endogâmicas de milho oriundas de populações crioulas do estado do Rio Grande do Sul, bem como verificar a associação das distâncias genéticas entre genitores e as heteroses de seus híbridos.

### **2.3 Material e métodos**

Os experimentos foram conduzidos em dois anos agrícolas na área experimental do Centro de Genômica e Fitomelhoramento (CGF) da Universidade Federal de Pelotas, localizado no Centro Agropecuário da Palma, em Capão do Leão – RS, Brasil, apresentando latitude de 31°47'58" S e longitude de 52°31'02" O, e altitude de 13,2 metros (m). O clima é classificado por Köppen como Cfa subtropical, e o solo como Argissolo vermelho amarelo distrófico (EMBRAPA, 2006).

Os cruzamentos foram realizados no ano agrícola de 2016/2017, utilizando seis linhagens endogâmicas S<sub>7</sub> desenvolvidas no CGF, gerando 30 híbridos F<sub>1s</sub>. As linhagens genitoras foram semeadas manualmente em linhas de 30 metros (m) de comprimento e espaçamento de 0,7 m, em duas épocas para garantir a sincronia de floração entre os genitores. Para ambos anos agrícolas utilizou-se densidade populacional de 80 mil plantas por hectare, em sistema de plantio direto. A adubação de base foi composta por 350 kg ha<sup>-1</sup> de NPK na formulação 10-20-20, e 110 kg ha<sup>-1</sup> de nitrogênio aplicado no estágio fenológico V<sub>4</sub>. O controle de plantas daninhas e insetos-praga foi realizado de forma preventiva.

#### **2.3.1 Caracteres avaliados**

Foram avaliados os seguintes caracteres morfo-agronômicos em cinco plantas

de cada unidade experimental: Altura de planta (AP), expresso em cm; altura de inserção de espiga (AE), expresso em centímetros; prolificidade (PRO), dada pela razão do número de espigas por planta, expresso em unidades; diâmetro de espiga (DE), expresso em mm; comprimento de espiga (CE), expresso em cm; número de grãos por fileira (NGF), expresso em unidades; número de fileiras de grãos (NF), expresso em unidades; massa de espiga (ME), expresso em g; massa de grãos da espiga (MG), expresso em g; massa de cem grãos (MCG), expresso em gramas, e rendimento de grãos por parcela (RP), expresso em Kg ha<sup>-1</sup>.

### 2.3.2 Delineamento experimental e análises estatísticas

Os híbridos F<sub>1</sub> e genitores foram conduzidos em delineamento de blocos completos casualizados (DBC) no ano agrícola 2017/2018, com três repetições. A unidade experimental foi composta por duas linhas de cinco metros (m) de comprimento, espaçadas por 0,70 m.

### 2.3.3 Análise dialélica

O método utilizado para estimar os efeitos das capacidades geral e específica de combinação foi proposto por Griffing (1956), método 1, utilizando genitores, F<sub>1</sub>'s e recíprocos. O modelo estatístico utilizado foi o seguinte:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + G_j + S_{ij} + r_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

em que:

$Y_{ij}$  = valor médio da combinação híbrida ( $i \neq j$ ) ou do genitor ( $i = j$ );

$\mu$  = média geral;

$G_i$  e  $G_j$  = efeitos da capacidade geral de combinação (CGC), associados as  $i$ -ésimo e  $j$ -ésimo genitor;

$S_{ij}$  = efeito da capacidade específica de combinação (CEC) entre os genitores  $i$  e  $j$ ;

$r_{ij}$  = efeito recíproco que mede as diferenças proporcionadas pelo genitor  $i$  ou  $j$ , quando utilizado como macho ou fêmea no cruzamento  $ij$ ;

$\varepsilon_{ij}$  = erro aleatório médio associado ao tratamento de ordem  $ij$ .

### 2.3.4 Heterose

As estimativas de heterose foram obtidas através da seguinte expressão:

$$h = \frac{F_{1ij} - \overline{MP}_{ij}}{\overline{MP}_{ij}}, \text{ onde:}$$

$F_{1ij}$ : média do híbrido simples;

$\overline{MP}_{ij}$ : Média dos genitores no cruzamento ij;

Posteriormente, foi estimada a heterose em percentual da média dos genitores.

A significância da heterose foi determinada através do teste  $t$ , de acordo com Wynne et al. (1970), considerando probabilidade de 5%

$$t = (\overline{F}_{1ij} - \overline{MP}_{ij}) / \sqrt{3/8\sigma_e^2}, \text{ onde:}$$

$\overline{MP}_{ij}$ : Média dos genitores no cruzamento ij;

$\hat{\sigma}_e^2$ : Estimativa da variância do erro experimental.

### 2.3.5. Dissimilaridade genética e agrupamento

A dissimilaridade genética entre os genitores foi estimada pelo uso da distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ), a partir das médias dos genótipos e da matriz de covariância residual (CRUZ et al., 2014).

$$D_{ii'}^2 = \delta' \psi^{-1} \delta - 1, \text{ onde;}$$

$D_{ii'}^2$ : Distância de Mahalanobis entre os genitores  $i$  e  $i'$ ;

$\psi$ : matriz de variâncias e covariâncias residuais;

$\delta$ :  $(d_1 \ d_2 \ d_3 \ \dots \ d_v)$ , e

$y_{ij}$ : média do  $i$ -ésimo genótipo em relação a  $j$ -ésima variável.

Os genitores foram agrupados através do método UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method using the Arithmetic Average*) para a formação do dendrograma. O

dendrograma foi estabelecido pelos genótipos com maior similaridade, e a distância entre um indivíduo  $k$  e um grupo formado pelos indivíduos  $i$  e  $j$  é dado por:

$$d_{(ij)k} = \bar{x}(d_{ik}; d_{jk}) = \frac{d_{ik} + d_{jk}}{2};$$

A distância entre dois grupos é dada por:

$$d_{(ij)(kl)} = \bar{x}(d_{ik}; d_{il}; d_{jk}; d_{jl}) = \frac{d_{ik} + d_{il} + d_{jk} + d_{jl}}{4};$$

O ponto de corte foi estabelecido pela soma de um desvio padrão à média, dividindo o dendrograma e permitindo a observação do agrupamento dos genitores. O cálculo da correlação simples entre matrizes de distâncias genéticas e de heteroses foi efetuado para cada caráter avaliado. As magnitudes dos coeficientes de correlação seguiram classificação proposta por Carvalho et al. (2003):  $r = 0$  (nula);  $0 < |r| < 0,30$  (fraca);  $0,30 < |r| < 0,60$  (média);  $0,60 < |r| < 0,90$  (forte);  $0,90 < |r| < 1$  (fortíssima) e  $|r| = 1$  (perfeita). As análises estatísticas foram realizadas através dos softwares SAS® (SAS INSTITUTE, 2002) e Genes® (CRUZ, 2013).

## 2.4 Resultados e discussão

A análise de variância apresentou diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre os genótipos (híbridos + genitores) avaliados para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da primeira espiga (AE), prolificidade (PRO), diâmetro de espiga (DE), comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), número de fileiras (NF), massa de espiga (ME), massa de grãos (MG), diâmetro de sabugo (DS), massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento por parcela (RP), demonstrando a variação existente entre as combinações híbridas obtidas.

A análise dialélica apresentou estimativas de capacidade geral de combinação (CGC) significativas ( $p < 0,05$ ) para os caracteres AP, AE, DE, CE, NGF, MS, MCG e RP (Tabela 1). Estimativas elevadas de CGC estão atribuídas ao efeito de genes aditivos atuando no controle genético do caráter (CRUZ et al., 2014). As estimativas observadas para a capacidade específica de combinação (CEC) foram significativas ( $p < 0,05$ ) para os caracteres AP, AE, PRO, DE, CE, NGF, NF, ME, MG, MS, MCG e

RP (Tabela 1). Estimativas significativas de CEC refletem a existência de elevado grau de complementariedade alélica entre combinações híbridas específicas, sendo determinados pela ocorrência de ação gênica não-aditiva atuando no controle do caráter em questão (CRUZ E REGAZZI, 1997). As estimativas verificadas para o efeito recíproco foram significativas ( $p < 0.05$ ) para os caracteres CE, NF e ME (Tabela 1). Esta situação é ocasionada pela expressão de genes extranucleares, e/ou pela interação destes genes com genes nucleares (CAI et al., 2012).

Os coeficientes de variação experimental foram adequados (Tabela 1), e comuns para experimentos de campo, considerando o *design* experimental.

**Tabela 1.** Resumo da análise de variância dialélica para um conjunto de seis linhagens endogâmicas (S7) e 30 híbridos F1, para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da espiga (AE), prolificidade (PRO), diâmetro de espiga (DE), comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), número de fileiras de grãos (NF), massa da espiga (ME), massa de grãos da espiga (MG), diâmetro do sabugo (DS), massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento por parcela (RP).

FV	GL	Quadrados Médios						
		AP	AE	PRO	DE	CE	NGF	NF
CGC	5	9362.15*	8771.66*	0.133 <sup>ns</sup>	70.16*	51.64*	497.65*	3.48 <sup>ns</sup>
CEC	15	7661.03*	6096.4*	0.343*	203.28*	107.11*	703.92*	16.23*
Ef. Rec.	15	45.04 <sup>ns</sup>	56.18 <sup>ns</sup>	0.139 <sup>ns</sup>	22.16 <sup>ns</sup>	17.06*	6.69 <sup>ns</sup>	9.848*
Resíduo	460	139.18	63.43	0.04	12.08	3.87	32.9	2.91
CV(%)		4.94	5.93	6.91	7.84	13.85	21.2	12.44
Componentes Quadráticos								
CGC		256.19	241.89	0.0005	1.32	0.26	2.58	0.003
CEC		2507.28	2010.99	0.02	12.74	6.88	44.73	0.88
EF. Rec.		15.68	1.2	0.003	1.00	0.43	0.24	0.23
FV	GL	Quadrados Médios						
		ME	MG	DS	MS	MCG	RP	
CGC	5	8036.75 <sup>ns</sup>	4853.51 <sup>ns</sup>	38.8 <sup>ns</sup>	459.67*	292.11*	6.48*	
CEC	15	25742.89*	19018.67*	20.53 <sup>ns</sup>	600.47*	369.42*	24.81*	
Ef. Rec.	15	6586.63*	249.09 <sup>ns</sup>	14.23 <sup>ns</sup>	60.55 <sup>ns</sup>	53.77 <sup>ns</sup>	1.88 <sup>ns</sup>	
Resíduo	460	1316.2	1083	11.9	43.09	378.01	0.93	
CV(%)		26.27	29.21	13.24	17.24	15.09	30.21	
Componentes Quadráticos								
CGC		37.33	120.32	0.14	12.31	1.82	0.18	
CEC		1628.44	1195.71	0.57	37.15	32.83	1.59	
Ef. Rec.		175.68	20.94	0.07	3.91	0.32	0.01	

\*Significativo ao nível de 5% de probabilidade de erro pelo teste F. <sup>ns</sup> Não significativo.

Em alguns casos, a significância verificada tanto para CGC, como para CEC e ER pode confundir a interpretação sobre o tipo de ação gênica determinante para o controle do caráter estudado. Para superar esta situação, as estimativas dos componentes quadráticos dos quadrados médios referentes a cada fração das capacidades combinatórias e efeito recíproco (JONES, 1965) auxiliam a identificar o tipo de ação gênica predominante através da magnitude expressa por cada fração.

A significância dos efeitos de CGC (Tabela 2) e CEC (Tabela 3) para o caráter AP revela a ocorrência de efeitos aditivos e não aditivos nas linhagens estudadas. Entretanto, as estimativas dos componentes quadráticos das capacidades combinatórias (Tabela 1) observadas para o caráter AP expressam a predominância de efeitos não aditivos atuando no controle deste caráter. Em estudo semelhante, GRALAK et al. (2014) observaram efeitos similares para as CGC e CEC. Observou-se que a linhagem genitora CGF 01 apresenta potencial para redução da magnitude do caráter AP de sua progênie (CGC= -28.55). Em contrapartida, a linhagem genitora CGF 05 contribui para incrementar este caráter (CGC= 20.17; tabela 2). O efeito da complementariedade alélica entre linhagens genitoras é expressa através dos cruzamentos entre CGF 05 x CGF 06 (CEC= -32.54) e CGF 03 x CGF 05 (CEC= 41.05).

As capacidades combinatórias observadas para o caráter AE apresentam dinâmica similar às apresentadas pelo caráter AP. Verifica-se a ocorrência de efeitos aditivos e não aditivos, com predominância dos efeitos não aditivos atuando no controle deste caráter. A linhagem genitora CGF 01 foi responsável por reduzir a magnitude de AE (CGC= -27.08), enquanto a linhagem CGF 05 contribuiu para seu incremento (CEC= 20.84). A combinação híbrida que resultou na maior redução de AE foi CGF 05 x CGF 06 (CEC=-32.54), contrastando com a combinação entre CGF 03 x CGF 05, a qual incrementou sua magnitude (CEC=43.40). A redução da altura de planta e da altura da espiga é desejável para a obtenção de genótipos modernos altamente produtivos (PATERNIANI et al., 2008), pois altas magnitudes destes caracteres correlacionam-se com o quebramento e acamamento de plantas, e conseqüentemente, com a redução do rendimento de grãos. Deste modo, a linhagem CGF 01 apresenta potencial para utilização em cruzamentos que visam a obtenção de híbridos de menor estatura.

**Tabela 2.** Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) de seis linhagens endogâmicas (S7) de milho, para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da espiga (AE), diâmetro de espiga (DE), comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), massa da espiga (ME), massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento por parcela (RP).

Linhagem	AP (m)	AE (m)	DE (mm)	CE (cm)	NGF (Un)	MS (g)	MCG (g)	RP (Kg)
CGF 01	-28.55	-27.08	0.57	0.4	0.43	1.31	1.58	0.05
CGF 02	-3.49	-1.9	0.71	0.15	2.24	1.67	-0.71	0.11
CGF 03	5.97	4.89	-0.11	-0.34	-0.57	-1.94	-0.78	-0.2
CGF 04	0.46	-1.31	-0.01	0.78	1.41	0.46	1.58	0.09
CGF 05	20.17	20.84	-1.04	-0.47	-1.96	0.50	-0.02	0.04
CGF 06	5.43	4.56	-0.12	-0.53	-1.55	-2.00	-1.64	-0.11

**Tabela 3.** Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos (ER) de seis linhagens endogâmicas (S7) de milho, para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da espiga (AE), prolificidade (PRO), diâmetro de espiga (DE), comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), número de fileiras (NF), massa da espiga (ME), massa de grãos da espiga (MG) massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento por parcela (RP).

Linhagens	AP	AE	PRO	DE	CE	NGF	NF	ME	MG	MS	MCG	RP
S (CGF 01 , CGF 01)	-23.75	-16.82	-0.42	-1.54	-3.00	-7.21	0.21	-32.64	-28.99	-4.63	-2.71	-2.20
S (CGF 01 , CGF 02)	7.89	5.23	0.05	-1.40	1.00	1.61	-0.05	12.71	14.20	0.36	-0.99	0.80
S (CGF 01 , CGF 03)	-6.59	-7.07	0.06	0.52	1.25	4.56	-0.71	24.43	17.62	2.94	3.09	1.14
S (CGF 01 , CGF 04)	16.82	14.94	0.09	-0.66	-0.14	0.07	-0.46	-2.81	-1.19	1.33	-0.76	0.44
S (CGF 01 , CGF 05)	-21.62	-23.36	0.11	2.48	0.97	1.04	0.69	0.47	1.21	-0.16	2.33	-0.59
S (CGF 01 , CGF 06)	27.25	27.07	0.11	0.61	-0.08	-0.07	0.33	-2.16	-2.84	0.16	-0.96	0.40
S (CGF 02 , CGF 02)	-79.40	-67.76	-0.03	0.29	-4.43	-12.38	1.27	-79.10	-69.48	-11.40	-0.14	-1.95
S (CGF 02 , CGF 03)	2.02	3.08	-0.07	-1.20	-0.26	-0.45	0.27	-2.12	3.63	-2.99	-1.18	-0.33
S (CGF 02 , CGF 04)	12.23	10.36	-0.02	0.63	1.37	4.72	-0.36	42.61	33.33	7.92	-0.43	0.55

Continua...



Para o caráter PRO, as estimativas dos componentes quadráticos das capacidades combinatórias evidenciam a predominância de efeitos gênicos não-aditivos (Tabela 1). A complementariedade alélica entre as linhagens CGF 01 × CGF 05 e CGF 01 × CGF 06 proporciona incremento de, em média, 0,11 espigas por planta (Tabela 3). Em determinados genótipos, o incremento do número de espiga por planta está associado ao incremento de rendimento por área (LOPES et al., 2007), porém, o possível benefício proporcionado com seu incremento deve ser cuidadosamente analisado.

Considerando o caráter DE, observa-se que o componente quadrático referente a CEC é predominante em relação a CGC e efeito recíproco (Tabela 1), permitindo inferir que existe predominância de genes de ação não aditiva atuando no controle genético deste caráter. Resultados semelhantes foram observados por El-Hosary (2014). As estimativas das CGC (Tabela 2) evidenciam a baixa variação proporcionada pela utilização destes genitores. Entretanto, a complementariedade alélica existente entre combinações específicas resulta tanto em incremento como decréscimo da magnitude de DE. Deste modo, a combinação entre os genitores CGF 04 × CGF 05 resulta no incremento de 3.11 mm em relação à média geral, enquanto o cruzamento entre CGF 01 × CGF 02 resultam em redução de 1.40 mm em relação à média.

Dinâmica similar ao apresentado pelo caráter DE é observado para CE, ocorrendo predominância da atuação de genes de efeito não aditivo no controle deste caráter, corroborando com resultados obtidos por El-Hosary (2014). As CGC demonstram que as linhagens utilizadas resultam em baixa variação em relação à média geral dos híbridos avaliados (Tabela 2). Em contrapartida, a complementariedade alélica evidenciada através das CEC demonstra que o cruzamento entre os genitores CGF 02 × CGF 05 incrementa a magnitude de sua progênie em 1.52 cm em relação à média geral (Tabela 3). O efeito significativo do efeito recíproco evidenciado para este caráter expressa o comportamento diferencial entre genitores, quando utilizados como doadores ou receptores de pólen em cruzamentos específicos (Tabela 3). Este resultado é um indício da presença de DNA não nuclear contribuindo para o controle genético do caráter CE (FAN et al., 2013).

Os caracteres NGF e NF apresentaram predomínio dos efeitos não aditivos, com base nas estimativas dos componentes quadráticos das capacidades combinatórias (Tabela 1). Estes resultados corroboram com os apresentados por

Kamara (2015). Em adição, é importante afirmar que NGF e NF são componentes de rendimento determinantes para o milho, e seu incremento reflete na elevação da produtividade desta cultura (BALBINOT JR. et al., 2005). As estimativas das CGC demonstram que a linhagem CGF 02 é responsável pelo incremento médio de 2.24 unidades em relação à média geral de NGF (Tabela 2). Considerando as estimativas das CEC, observa-se que a combinação entre os genitores CGF 02 x CGF 04, e CGF 02 x CGF 05 proporcionam incremento de 4.72 e 4.65 unidades em relação à média geral, respectivamente (Tabela 3). Considerando o caráter NF, as estimativas de CEC expressam incremento de 1.07 unidades em relação à média geral, através da combinação entre os genitores CGF 03 x CGF 06 (Tabela 3). Estes resultados demonstram a ocorrência de genes de ação dominantes e/ou epistáticos atuando de forma complementar, contribuindo para o incremento de NGF e NF. No entanto, a significância observada para o efeito recíproco de NF (Tabela 3) demonstra o complexo controle genético deste caráter através da possível ação de genes citoplasmáticos. Este resultado evidencia a dificuldade em obter incrementos de elevada magnitude para NF, e reafirma a importância da realização de cruzamentos recíprocos para definição da melhor aptidão de cada linhagem, seja como genitor masculino ou feminino.

O caráter ME expressa predominância da atuação de genes de efeitos não aditivos, corroborando com diversos resultados apresentados na literatura (BORDALLO et al, 2005; ALAM et al., 2008; RODRIGUES et al., 2009). O cruzamento entre os genitores CGF 02 x CGF 04 proporciona um incremento de 42.61 g por espiga (Tabela 3), em relação à média geral, demonstrando que a complementariedade alélica existente entre estes genitores favorece o incremento expressivo da ME. Em contrapartida, a combinação entre as linhagens CGF 03 x CGF 05 resulta na redução da magnitude deste caráter (CEC=-3.52) (Tabela 3). Apesar da predominância de efeitos não aditivos, a significância verificada para o efeito recíproco expressa o comportamento diferencial entre cruzamentos quando a posição de genitores é invertida, sugerindo a atuação de genes citoplasmáticos influenciando no controle deste caráter. Apesar deste resultado não ser suportado pela literatura, existe o consenso de que muitas diferenças genéticas podem ocorrer entre distintos grupos de germoplasma, e deste modo originar comportamento diferencial entre combinações de genitores na produção de híbridos de milho (KAMARA, 2015).

A exemplo da maioria dos caracteres analisados neste estudo, os componentes quadráticos das capacidades combinatórias expressam predominância de efeitos não aditivos atuando no controle do caráter MG (Tabela 1). A combinação entre os genitores CGF 02 x CGF 04 proporciona o expressivo incremento de 33.33 g em relação à média geral deste caráter (Tabela 3). Entretanto, redução de baixa magnitude é observada através da combinação entre os genitores CGF 01 x CGF 06 (CEC=-2.84) (tabela 3).

O caráter MS também apresentou predominância de ação gênica não aditiva, observada através da maior proporção dos componentes quadráticos associados à CGC (Tabela 1). Observa-se que a utilização da linhagem CGF 02 como genitor proporciona incremento de 1.67 g no valor deste caráter em relação à média geral, enquanto a linhagem CGF 06 resulta na redução de 2.00 g (Tabela 2). No entanto, a complementariedade alélica existente entre as linhagens genitoras CGF 02 x CGF 04 resultam no incremento expressivo de 7.92 g em relação à média geral deste caráter (tabela 3).

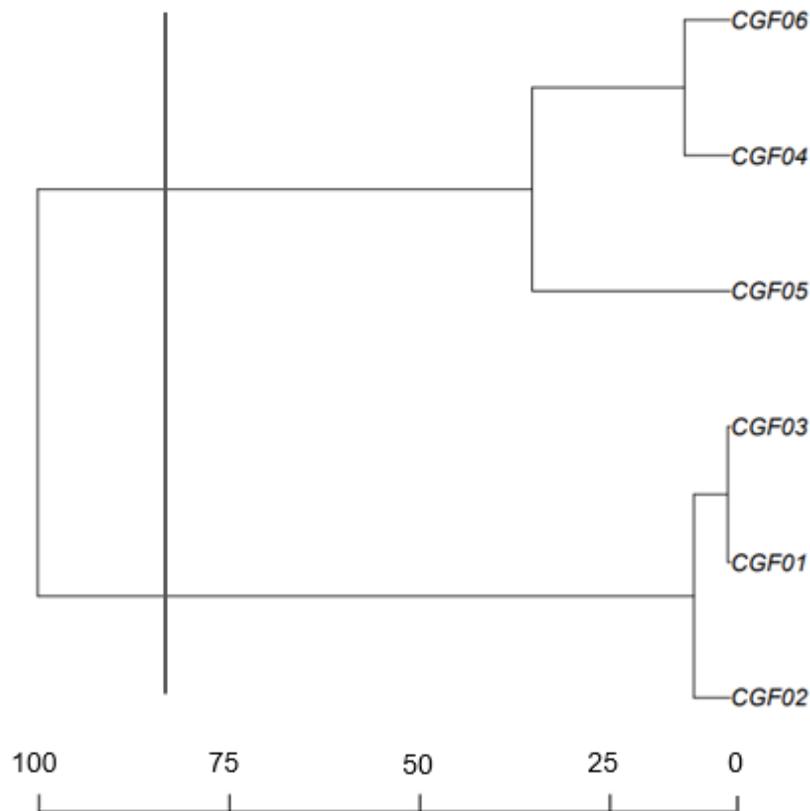
As estimativas dos componentes quadráticos das capacidades combinatórias observadas para o caráter MCG (Tabela 1) demonstram predominância de ação gênica não aditiva, contrastando com resultados apresentados por Ribeiro et al. (2014) e Zhang et al. (2016), onde os efeitos predominantes ocorreram em função da ação gênica aditiva. As linhagens genitoras CGF 01 e CGF 04 foram as únicas que apresentaram estimativas de CGC favoráveis ao incremento deste caráter (CGC= 1.58 g para ambas), enquanto as demais proporcionaram redução da MCG, sendo a maior magnitude expressa pelo genitor CGF 06 (CGC=-1.64) (Tabela 2). O maior incremento observado em função da combinação de diferentes genitores ocorre através do cruzamento entre CGF 04 x CGF 05, resultando na expressiva elevação da magnitude deste caráter em 13.77 g em relação à média geral (Tabela 3). Em contrapartida, a combinação entre os genitores CGF 03 x CGF 06 resulta na redução de -1.88 g (Tabela 3).

Os genitores analisados também expressaram predominância de efeitos gênicos não aditivos atuando no controle do caráter RP, corroborando com resultados apresentados por El-Badawy (2013) e Ribeiro et al. (2014). No entanto, diversos autores apontam o predomínio de genes de efeito aditivo atuando no controle do rendimento de grãos (MASON E ZUBER, 1976; SOUZA NETO et al., 2014; ZHANG et al., 2016). Estas diferenças ocorrem devido ao grau de divergência existente entre

as linhagens genitoras utilizadas no cruzamento dialélico, e suas inferências devem ser interpretadas isoladamente principalmente quando um número reduzido de genitores é utilizado. As estimativas de CGC demonstram que a linhagem genitora CGF 02 é responsável por incrementar a magnitude de sua progênie em 0.11 Kg em relação à média geral de RP, enquanto a linhagem CGF 06 proporciona redução de mesma magnitude (Tabela 2). O maior incremento neste caráter é obtido através da combinação entre os genitores CGF 01 x CGF 03 (CEC= 1.14 Kg), enquanto a combinação entre CGF 05 X CGF 06 proporciona a maior redução em relação à média geral (-0.61 Kg) (Tabela 3).

De modo geral, foi observada predominância de ação gênica não aditiva atuando no controle dos caracteres estudados. Tendo isto em mente, a combinação exata entre determinados genitores é efetiva para incrementar ou reduzir a magnitude do caráter desejado em seus híbridos, de acordo com a necessidade do melhorista.

Programas de melhoramento genético de milho que visam explorar efeitos da heterose baseiam-se na teoria de que genitores distantes geneticamente apresentam maior aptidão para produzir híbridos superiores (FALCONER E MACKAY, 1996). Deste modo, o dendrograma de dissimilaridade genética entre as linhagens genitoras (Figura 1) evidencia a formação de dois grupos, dos quais o primeiro reúne as linhagens CGF 06, CGF 04 e CGF 05, enquanto o segundo reúne as linhagens CGF 03, CGF 01 e CGF 02. Portanto, espera-se que o melhor desempenho híbrido seja obtido através do cruzamento entre genitores de diferentes grupos, possibilitando explorar os efeitos das ações gênicas de dominância (JONES, 1926), sobredominância (SHULL, 1908; EAST, 1936), e epistasia (POWERS, 1944; JINKS E JONES, 1958).



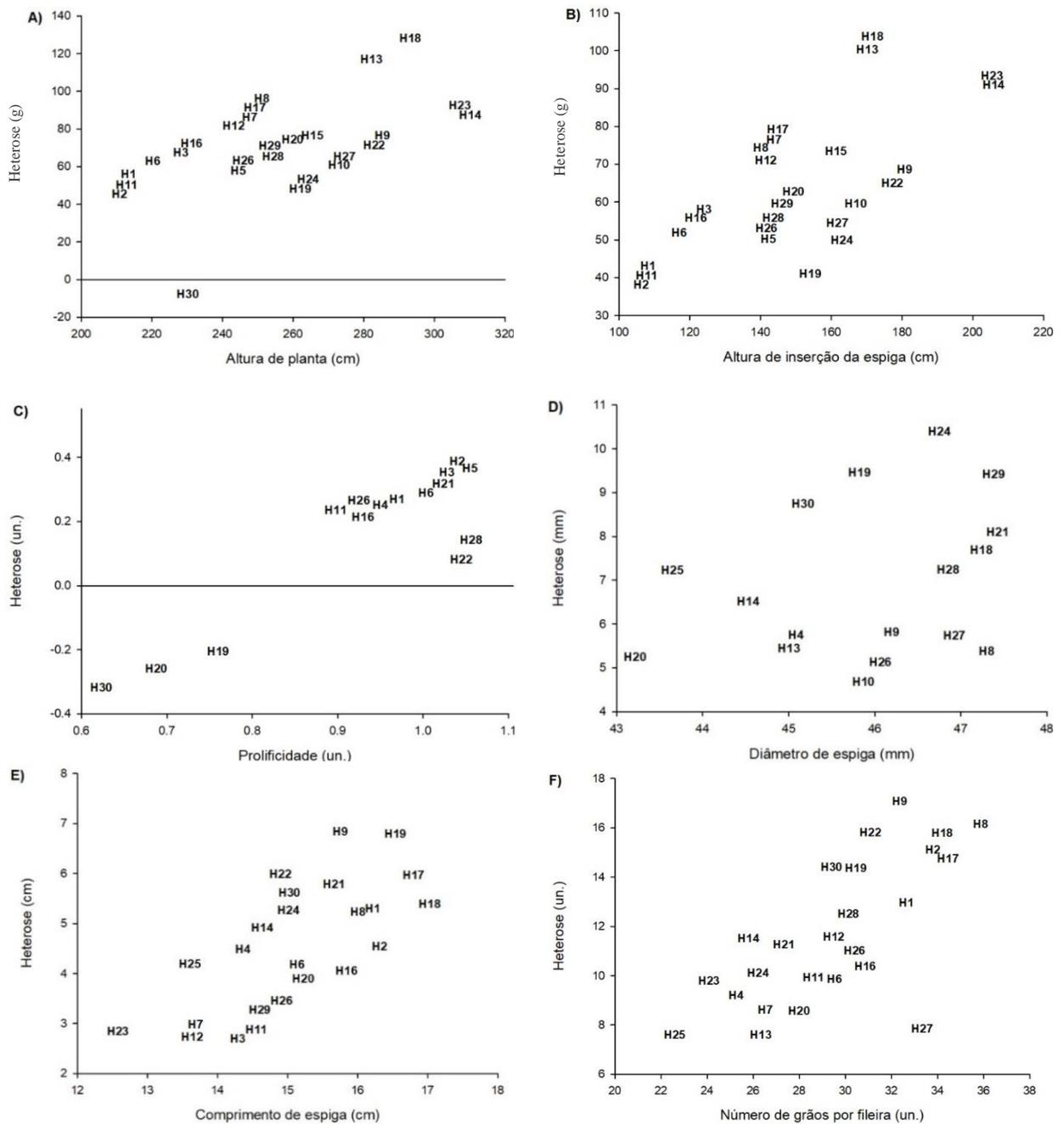
**Figura 1.** Dendrograma de dissimilaridade genética de seis linhagens endogâmicas de milho.

As estimativas de heterose verificadas para os caracteres AP e AE demonstram que a combinação entre os genitores CGF 04 × CGF 03 (Figura 2A, Figura 2B) resultam em incrementos de 128 cm e 103 cm, respectivamente, em relação à média de seus genitores, os quais consistem nos maiores valores de heteroses observados para estes caracteres. Apesar da tendência de programas de melhoramento priorizarem combinações de genitores que reduzam ou mantenham a magnitude destes caracteres em seus híbridos, a observação de sua variação em estudos de controle genético são fundamentais para compreensão dos mecanismos genéticos atuantes. Nota-se que os genitores mencionados acima pertencem a grupos distintos de distâncias genéticas, no entanto, as correlações simples observadas entre a distância genética e as heteroses (%) dos caracteres AP e AI foram negativas e de baixa magnitude ( $r: -0.30$  e  $r: -0.34$ , respectivamente).

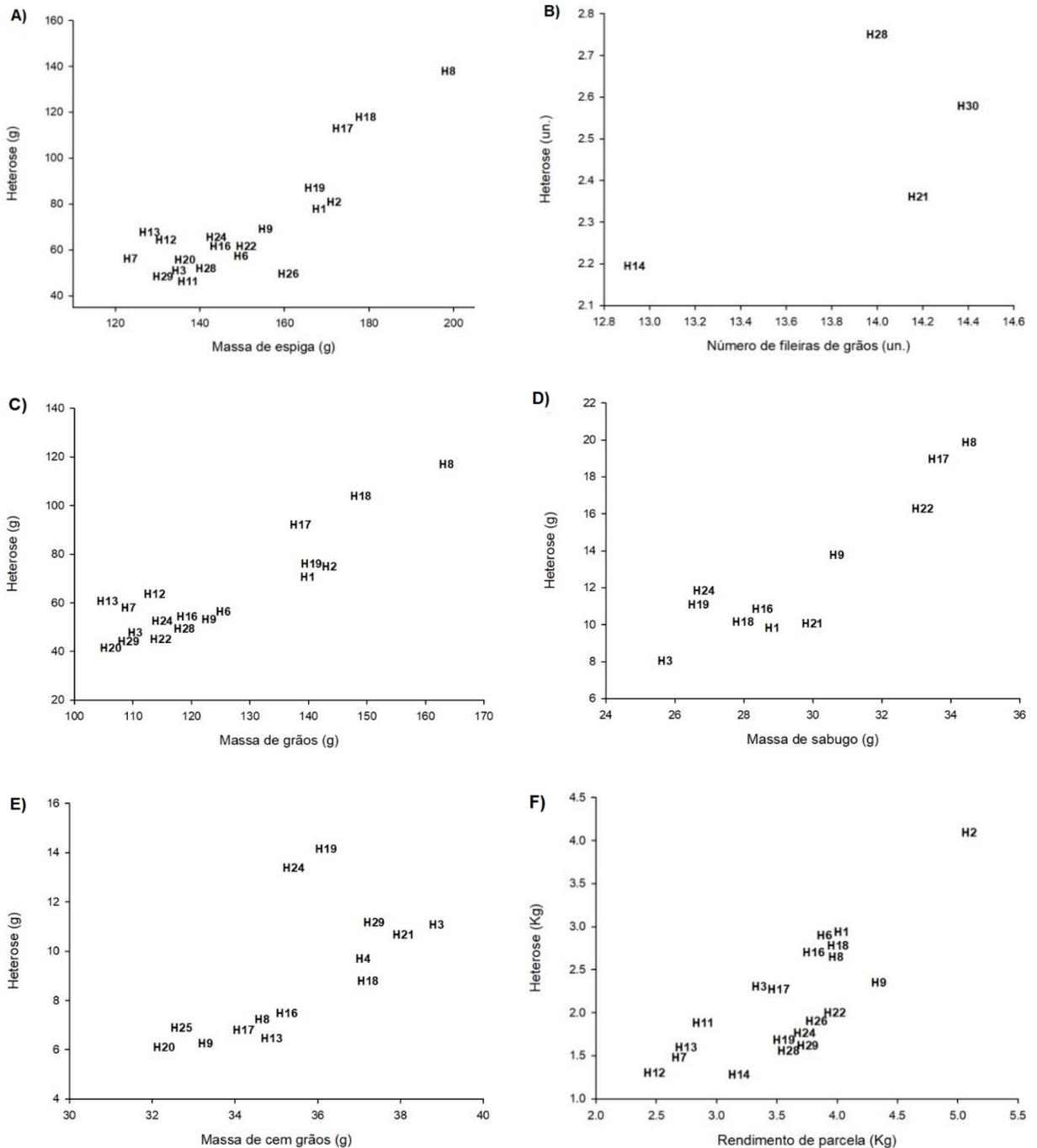
Tratando-se do carácter PRO, observa-se híbridos oriundos da combinação entre os genitores CGF 01 x CGF 03 apresentam a magnitude mais elevada de heterose observada, com incremento de 0.36 espigas por planta, em relação à média de seus genitores (Figura 2C). Destaca-se que a combinação híbrida mencionada é oriunda de genitores classificados em um mesmo grupo de distâncias genéticas. A correlação simples entre heteroses e distâncias genéticas dos genitores avaliados apresentou magnitude considerada nula ( $r= 0.03$ ), contrapondo a teoria de que quanto mais distante geneticamente são os genitores, maiores serão as heteroses apresentadas por sua progênie. De modo similar, a magnitude de heterose mais elevada para o carácter DE foi expressa pela combinação híbrida CGF 05 x CGF 04 (Figura 2D), cujos genitores pertencem ao mesmo grupo de dissimilaridade genética. A correlação verificada entre heteroses e distâncias genéticas entre genitores apresentou magnitude considerada fraca ( $r= 0.26$ ).

Considerando os caracteres CE e NGF (Figura 2E, Figura 2F), a combinação híbrida CGF 02 x CGF 05 expressa as maiores magnitudes de heterose (6.83 cm e 17 grãos, respectivamente). Embora estes genitores pertençam a grupos distintos de distâncias genéticas, a correlação verificada entre heteroses e dissimilaridade genética apresentou magnitude considerada fraca ( $r= 0.36$  e  $r=0.31$ , respectivamente). Para o carácter NF (Figura 3B), foram observadas somente quatro estimativas significativas de heteroses, das quais a maior magnitude foi apresentada pela combinação híbrida CGF 06 x CGF 03 ( $h= 2.75$  fileiras, em média). Embora estes genitores pertençam a diferentes grupos de distâncias genéticas, a correlação existente entre heteroses e distâncias genéticas apresentou magnitude fraca ( $r= 0.23$ ).

Para os caracteres ME (Figura 3A), MG (Figura 3C) e MS (Figura 3D), observa-se que a combinação híbrida CGF 02 x CGF 04 apresentou as estimativas mais elevadas de heterose, resultando em incrementos expressivos na magnitude destes caracteres em relação a média de seus genitores. As correlações entre as estimativas de heterose e distâncias genéticas entre genitores apresentaram magnitudes consideradas fracas ( $r=-0.30$ ,  $r=0.33$ ,  $r=0.03$ , respectivamente), apesar destes genitores terem sido alocados em grupos distintos de distâncias genéticas.



**Figura 2.** Estimativas das heteroses para os caracteres altura de planta (A), altura de inserção de espiga (B), prolificidade (C), diâmetro de espiga (D), comprimento de espiga (E) e número de grãos por fileira (F); H1: CGF01xCGF02; H2: CGF01xCGF03; H3: CGF01xCGF04; H4: CGF01xCGF05; H5: CGF01xCGF06; H6: CGF02xCGF01; H7: CGF02xCGF03; H8: CGF02xCGF04; H9: CGF02xCGF05; H10: CGF02xCGF06; H11: CGF03xCGF01; H12: CGF03xCGF02; H13: CGF03xCGF04; H14: CGF03xCGF05; H15: CGF03xCGF06; H16: CGF04xCGF01; H17: CGF04xCGF02; H18: CGF04xCGF03; H19: CGF04xCGF05; H20: CGF04xCGF06; H21: CGF05xCGF01; H22: CGF05xCGF02; H23: CGF05xCGF03; H24: CGF05xCGF04; H25: CGF05xCGF06; H26: CGF06xCGF01; H27: CGF06xCGF02; H28: CGF06xCGF03; H29: CGF06xCGF04; H30: CGF06xCGF05.



**Figura 3.** Estimativas das heteroses para número de fileiras de grãos (A), massa de espiga (B), massa de grãos (C), massa de sabugo (D), massa de cem grãos (E) e rendimento de parcela (F); H1: CGF01xCGF02; H2: CGF01xCGF03; H3: CGF01xCGF04; H4: CGF01xCGF05; H5: CGF01xCGF06; H6: CGF02xCGF01; H7: CGF02xCGF03; H8: CGF02xCGF04; H9: CGF02xCGF05; H10: CGF02xCGF06; H11: CGF03xCGF01; H12: CGF03xCGF02; H13: CGF03xCGF04; H14: CGF03xCGF05; H15: CGF03xCGF06; H16: CGF04xCGF01; H17: CGF04xCGF02; H18: CGF04xCGF03; H19: CGF04xCGF05; H20: CGF04xCGF06; H21: CGF05xCGF01; H22: CGF05xCGF02; H23: CGF05xCGF03; H24: CGF05xCGF04; H25: CGF05xCGF06; H26: CGF06xCGF01; H27: CGF06xCGF02; H28: CGF06xCGF03; H29: CGF06xCGF04; H30: CGF06xCGF05.

Considerando o caráter MCG (Figura 3E), observa-se que a maior estimativa de heterose ocorreu através da combinação entre os genitores CGF 04 × CGF 05, os quais pertencem ao mesmo grupo de distâncias genéticas (Figura 1). A correlação verificada entre heteroses e distâncias genéticas apresentou magnitude considerada fraca (0.19). O caráter RP refere-se ao rendimento de grãos por área, e corresponde ao caráter objetivo de maior relevância para a maioria dos programas de melhoramento genético de milho. A combinação híbrida CGF 01 × CGF 03 apresenta a estimativa mais elevada de heterose, com incremento de aproximadamente 4 kg em relação a média de seus genitores. Observa-se que estes genitores foram alocados no mesmo grupo de distâncias genéticas, e além disso, a correlação observada entre distâncias genéticas e estimativas de heterose apresentou magnitude fraca e sentido oposto ( $r=-0.38$ ).

De modo geral, a avaliação da distância genética existente entre os genitores não foi eficiente em identificar combinações híbridas com maiores efeitos heteróticos para o conjunto de caracteres avaliados. Deve-se considerar que as distâncias entre genitores obtidas através da análise da distância generalizada de Mahalanobis consiste em uma técnica multivariada, a qual considera as variações existentes entre cada caráter em estudo para obtenção de uma estimativa única de distância entre dois indivíduos. Deste modo, a ausência de correlação entre as variáveis utilizadas no cálculo da distância generalizada de Mahalanobis resultará em estimativas viesadas (CRUZ, 1990). Diversos autores estudaram a existência de associação entre divergência genética de genitores, obtida tanto através de dados fenotípicos como moleculares, e as estimativas de heteroses expressas por seus híbridos (MELO et al., 2001; GUIMARÃES et al., 2007; PATERNIANI et al., 2008; OLIBONI et al., 2012; CAIXETA et al., 2012), e não identificaram associações positivas contundentes capazes de prever os efeitos heteróticos expressos por seus híbridos F1. De maneira geral, altas estimativas de distância genética entre as linhagens não implicaram em elevados valores de heterose, e, portanto, não permitiram identificar as combinações entre genitores mais promissoras para obtenção de desempenho superior dos caracteres em estudo.

## 2.5 Conclusão

Ações gênicas não aditivas predominam no controle genético de todos os caracteres analisados.

Não ocorre associação entre distâncias genéticas entre genitores e heterose de seus híbridos, impossibilitando a predição de cruzamentos de elevada heterose com base nas estimativas de distâncias genéticas entre genitores.

O valor mais elevado de heterose observado para o caráter rendimento de grãos por parcela ocorre através da combinação entre os genitores CGF 01 × CGF 03.

## Referências bibliográficas

ALAM, A. K. M.; AHMED, S.; BEGUM, M.; SULTAN, M. K. Heterosis and combining ability for grain yield and its contributing characters in maize. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, v. 33, n. 3, p. 375-379, 2008.

AMORIM, E. P.; SOUZA, J. C. Híbridos de milho inter e intrapopulacionais obtidos a partir de populações S<sub>0</sub> de híbridos simples comerciais. **Bragantia**, v. 64, n. 3, p. 561-567, 2005.

ARAÚJO, P. M.; NASS, L. L. Caracterização e avaliação de populações de milho crioulo. **Scientia Agricola**, v. 59, n.3, p.589-593, 2002

BALBINOT JR., A.; BACKES, R. L.; ALVES, A. C.; OGLIARI, J. B.; FONSECA, J. A. Contribution of yield components on grain yield in maize open pollinated varieties. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.11, n. 2, p. 161-166, 2005.

BORDALLO, P. N.; PEREIRA, M. G.; AMARAL JUNIOR, A. T.; GABRIEL, A. P. C. Análise dialéctica de genótipos de milho doce e comum para caracteres agrônômicos e proteína total. **Horticultura Brasileira**. v. 23, n. 1 p.123-127, 2005.

CAI, Q.S.; WANG, L. L.; YAO, W. H.; ZHANG, Y. D.; LIU, L.; YU, L. J.; FAN, X. M. **Diallel analysis of photosynthetic traits in maize**. Crop Science, v. 52, n. 2, p. 551-559, 2012.

CAIXETA, D. S; FRITSCHÉ-NETO, R; BATISTA, L. G.; CARVALHO, H. F.; VALE, J. C.; LANES, E. C. M.; MIRANDA, G. V. Relationship between heterosis and genetic divergence for phosphorus use efficiency and its components in tropical maize. **Ciência Rural**, v. 43, n. 1, p. 1-13, 2012.

CARVALHO, C. P.; ARIAS, C. A. A.; TOLEDO, J. F. F.; ALMEIDA, L.A.; KIIHL, R. A.; OLIVEIRA, M. F.; HIROMOTO, D. M.; TAKEDA, C. Proposta de classificação dos coeficientes de variação em relação à produtividade e altura da planta de soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, n. 2, p.187-193, 2003.

CRUZ, C. D. **Aplicação de algumas técnicas multivariadas no melhoramento de plantas**. Tese (Doutorado) ESALQ: Piracicaba, 1990. 97 f.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 2 ed. Viçosa: UFV, 1997, 390p.

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**, 5 ed. Viçosa: Editora UFV, 2014, 480p.

CRUZ, C.D. GENES a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum**. v. 35, n. 1, p. 271-276, 2013.

EAST, E. M. Heterosis. **Genetics**, v. 21, n. 5, p. 375-397, 1936.

EL-BADAWY, M. E. M. Heterosis and combining ability in maize using diallel crosses among seven new inbred lines. **Asian Journal of Crop Science**, v. 5, n. x, p. 1-13, 2013.

EL-HOSARY, A. A. A. Comparison between some methods of diallel cross analysis in maize. **Egyptian Journal of Plant Breeding**, v. 18, n. 4, p. 715–736, 2014.

EMBRAPA, **Centro Nacional de Pesquisa de Solos - Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2.ed. Rio de Janeiro: Embrapa, 2006. 306 p.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa: Imprensa Universitária da UFV, 1981. 279 p.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Edinburgh: Longman, 1996. 462p.

FAN, X. M.; ZHANG, Y. D.; YAO, W. H.; BI, Y. Q.; LIU, L.; CHEN, H. M.; KANG, M. S. Reciprocal Diallel Crosses Impact Combining Ability, Variance Estimation, and Heterotic Group Classification. **Crop Science**, v. 54, n. x, p. 89-97. 2014.

GODFRAY, H. C. J.; BEDDINGTON, J. R.; CRUTE, I. R.; HADDAD, L.; LAWRENCE, D.; MUIR, J. F.; PRETTY, V.; ROBINSON, S.; THOMAS, S. M.; TOULMIN, C. Food security: The challenge of feeding 9 billion people. **Science**, v. 327, n. 5967, p. 812-818, 2010.

GRALAK, E; FARIA, M. V.; POSSATO JÚNIOR, O.; ROSSI, E. R.; SILVA, C. A.; RIZZARDI, D. A.; MENDES, M. C.; NEUMANN, M. Capacidade combinatória de

híbridos de milho para caracteres agronômicos e bromatológicos da silagem. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 13, n. 2, p. 187-200, 2014.

GRIFFING, B. Concept of general and specific ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 9, n. 4, p. 462-193, 1956.

GUIMARÃES, P. S.; PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; LÜDERS, R. R.; SOUZA, A. P.; LABORDA, P. R.; OLIVEIRA, K. M. Correlação da heterose de híbridos de milho com divergência genética entre linhagens. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 6, p. 811-816, 2007.

HAYMAN, B. I. The analysis of variance of diallel tables. **Biometrics**, v. 10, n. 2, 235-244. 1954a.

HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses. **Genetics**, v. 39, n. 6, p. 789-809. 1954b.

JINKS, J. L.; JONES, R. M. Estimation of the components of heterosis. **Genetics**, v. 43, n. 2, p. 223–234, 1958.

JONES, J. W. Hybrid vigor in rice. **American Society of Agronomic**, v. 18, n. x, p. 423-428, 1926.

JONES, R. M. Analysis of variance of the half diallel table. **Heredity**, v. 20, n. x, p. 117-121, 1965.

KAMARA, M. M. Diallel analysis of some yellow maize inbred lines under low and normal nitrogen Levels. **International Journal of Plant Breeding and Genetics**, v. 9, n. x, p. 32-43, 2015.

LOPES, S. J.; LÚCIO, A. D.; STORCK, L.; DAMOI, H. P.; BRUM, B.; SANTOS, V. J. Relações de causa e efeito em espigas de milho relacionadas aos tipos de híbridos. **Ciência Rural**, v. 37, n. 6, p. 1536-1542, 2007.

MASON, L.; ZUBE, MS. Diallel Analysis of Maize for Leaf Angle, Leaf Area, Yield, and Yield Components. **Crop Science**. v. 16, n. 5, p. 693-696, 1976.

MELO, W. M. C.; PINHO, R. G. V.; FERREIRA, D. F. Capacidade combinatória e divergência genética em híbridos comerciais de milho. **Ciência Agrotécnica**, v. 25, n. 4, p. 821-830, 2001.

OLIBONI, R.; VENTURA, M. F.; NEUMANN, M.; BATTISTELLI, G. M.; TEGONI, R. G.; RESENDE, J. T. V. Genetic divergence among maize hybrids and correlations with heterosis and combining ability. **Acta Scientiarum**, v. 34, n. 1, p. 37-44, 2012.

PATERNIANI, E.; NASS, L. L.; SANTOS, M. X. O valor dos recursos genéticos de milho para o Brasil. In: UDRY, C. V.; DUARTE, W. **Uma história brasileira do milho: o valor dos recursos genéticos**. 1 ed. Brasília: Paralelo 15, 2000. p. 11-41.

PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; GUIMARÃES, P. S.; LURDES, R. R.; GALLO, P. B.; SOUZA, A. P.; LABORDA, P. R.; OLIVEIRA, K. M. Capacidade combinatória, divergência genética entre linhagens de milho e correlação com heterose. **Bragantia**, v. 67, n. 3, p. 639-648, 2008.

PFANN, A.; FARIA, M. V.; ANDRADE, A. A.; NASCIMENTO, I. R.; FARIA, C. D. R.; BRINGHENTTI, R. M. Combining ability in corn single-cross hybrids by circulant diallel. **Ciência Rural**, v. 39, n. 3, p. 635-641, 2009.

POWERS, L. An expansion of Jones's theory for the explanation of heterosis. **The American Naturalist**, v. 78, n. 776, p. 275-280, 1944.

RAY, D. K.; MUELLER, N. D.; WEST, P. C.; FOLEY, J. A. Yield Trends are insufficient to double global crop production by 2050. **Plos one**, v. 8, n. 6, p. 1-6, 2013.

RAY, D. K.; RAMANKUTTY, N.; MUELLER, N. D.; WEST, P. C.; FOLEY, J. A. Recent patterns of crop yield growth and stagnation. **Nature Communications**, v. 3, n. 1293, p. 1-7. 2012.

RIBEIRO, C. B.; RAMALHO, M. A. P.; PRADO, P. E. R. Contribuição dos caracteres vegetativos e reprodutivos da planta de milho para a heterose na produção de grãos. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 13, n. 1, p. 59-68, 2014.

RODRIGUES, F.; PINHO, R. G. V.; ALBUQUERQUE, C. J. V.; FARIA FILHO, E. M.; GOULART, J. C. Capacidade de combinação entre linhagens de milho visando à produção de milho verde. **Bragantia**, v. 68, n. 1, p. 75-84, 2009.

SAS INSTITUTE. **Getting started with SAS learning edition**. Cary: SAS Publishing, 2002. 86 p.

SCAPIM, C. A.; PACHECO, C. A. P.; TONET, A.; BRACCINI, A. L.; PINTO, R. J. B. Análise dialélica e heterose de populações de milho-pipoca. **Bragantia**, v. 61, n. 3, p. 219-230, 2002.

SHULL, G. H. The composition of a field of maize. **American Breeding Association Reports**, v. 4, n. 1, p. 296-301, 1908.

SOUZA NETO, I. L.; PINTO, R. J. B.; SCAPIM, C. A.; JOBIM, C. C.; FIGUEIREDO, A. S. T.; BIGNOTTO, L. S. Análise dialélica e depressão endogâmica de híbridos forrageiros de milho para características agrônômicas e de qualidade bromatológica. **Bragantia**, v. 74, n. 1, p. 42-49, 2015.

VACARO, E.; BARBOSA NETO, J. F.; PEGORARO, D.G.; NUSS, C. N.; CONCEIÇÃO, L. D. H. Combining ability of twelve maize populations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 6, p. 67-72, 2002.

WYNNE, J. C.; EMERY, D. A.; RICE, P. W. Combining ability estimates in *Arachis hypogages* L. II. Field performance of F1 hybrids. **Crop Science**, v. 10, n. 1, p. 713-715, 1970.

ZHANG, Y. D.; FAN, X.; YAO, W.; PIEPHO, H. P.; KANG, M. S. Diallel analysis of four maize traits and a modified heterosis hypothesis. **Crop Science**, v. 56, n. x, p. 1115-1126, 2016.

## **Capítulo III: Análise dialética de Hayman aplicada à caracteres fisiológicos de linhagens endogâmicas de milho**

### **3.1 Introdução**

Estima-se que a população mundial supere 9,1 bilhões de habitantes até 2050, exigindo uma elevação na produção de alimentos de 60 a 110% para atender a demanda global (RAY et al., 2012; RAY et al., 2013). Além disto, prevê-se que a área cultivável diminua, e o clima torne-se cada vez mais instável e imprevisível (CHALLINOR et al., 2014). Para suprir esta demanda global de alimentos, serão necessários aumentos sem precedentes no rendimento de culturas básicas, como o milho, através de melhorias das técnicas de manejo e desenvolvimento de novas cultivares.

O melhoramento genético do milho tem concentrado esforços no incremento do rendimento de grãos, porém a instabilidade deste caráter em função do grande número de genes que atuam no controle de sua manifestação fenotípica, e da grande influência do ambiente de cultivo, dificultam a identificação de genótipos superiores e obtenção de ganhos genéticos. Desta forma, o melhoramento genético voltado para o incremento de caracteres fisiológicos como o teor de clorofila, de flavonoides e eficiência do uso do nitrogênio pode trazer grandes benefícios, como melhor adaptabilidade e incremento de produtividade (HAGEMAN E LAMBERT, 1988; REYNOLDS E LANGRIDGE, 2016).

As clorofilas são os pigmentos naturais mais abundantes presentes nas plantas e ocorrem nos cloroplastos de folhas e outros tecidos vegetais. São classificadas em clorofilas a, b, c e d, e relacionam-se diretamente com a atividade fotossintética da planta, ou seja, sua capacidade em converter energia química em fotoassimilados para produção de biomassa e enchimento de grãos (TANAKA E TANAKA, 2006; HÖRTENSTEINER E KRÄUTLER, 2011). Flavonoides constituem uma ampla família de compostos fenólicos que desempenham papel fundamental em processos como reprodução, resistência a patógenos e resposta a estresses abióticos (AGATI et al., 2013; LIU et al., 2013). Estes metabólitos exercem função antioxidante através da inativação de espécies reativas de oxigênio (ROS), e da absorção de radiação ultravioleta responsável pela geração de ROS (OWENS et al., 2008). O índice de

balanço de nitrogênio (NBI) é estimado pela relação entre o índice de clorofilas e o índice de flavonoides, e pode ser usado como um indicador da quantidade de nitrogênio presente na planta. Desta forma, uma relação elevada entre clorofila e flavonoides indicam teores elevados de N sendo absorvido pela planta, enquanto uma relação baixa indica a deficiência de N (TREMBLAY et al., 2011).

A análise dialélica de Hayman (1954a, b) fornece importantes informações a respeito do controle genético dos caracteres em estudo, apresentando estimativas de seus parâmetros genéticos, tipo de interação alélica e número de genes. Esta metodologia permite também avaliar o potencial das linhagens endogâmicas para utilização em cruzamentos, fornecendo informações como concentração de genes dominantes e recessivos, e limites teóricos de seleção. A compreensão destes atributos é fundamental para determinação de estratégias adequadas visando o incremento nos caracteres de interesse.

A avaliação da distância genética entre genitores é um método bastante utilizado para direcionamento de cruzamentos. É esperado que as maiores heteroses sejam obtidas através do cruzamento entre pais divergentes devido aos efeitos da dominância em qualquer grau superior a zero (FALCONER E MAKAY, 1996). Desta forma, a formação de grupos heteróticos entre genitores permite o direcionamento dos cruzamentos mais promissores para obtenção dos maiores vigores híbridos.

O objetivo deste trabalho foi obter informações referentes ao controle genético dos caracteres índice de clorofila (CLO), índice de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI) através da análise dialélica de Hayman, e verificar a relação entre distâncias genéticas e a heterose em seis linhagens endogâmicas de milho.

## **3.2 Material e métodos**

### **3.2.1 Material vegetal e condições experimentais**

O experimento foi realizado na área experimental do Centro de Genômica e Fitomelhoramento (CGF) da Universidade Federal de Pelotas, localizado no Centro Agropecuário da Palma, em Capão do Leão – RS, Brasil, na latitude de 31°47'58" S e longitude de 52°31'02" O, com altitude de 13,2 metros (m). Segundo Köppen, o clima é classificado como Cfa subtropical e o solo é caracterizado como Argissolo vermelho amarelo distrófico (EMBRAPA, 2006).

Os cruzamentos foram realizados no ano agrícola de 2016/2017, utilizando seis linhagens endogâmicas desenvolvidas no CGF, em esquema de dialelo completo, gerando 30 híbridos  $F_{1s}$ . As linhagens foram semeadas manualmente em linhas de 30 metros (m) de comprimento e espaçamento de 0,7m, em duas épocas para garantir a sincronia de floração entre os genitores. Os híbridos  $F_1$  e genitores foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizados no ano agrícola 2017/2018, com três repetições. A unidade experimental foi composta por duas linhas de cinco metros (m) de comprimento, espaçadas por 0,70 m. Para ambos anos agrícolas utilizou-se densidade populacional de 80 mil plantas por hectare, em sistema de plantio direto. A adubação de base foi composta por 350 kg  $ha^{-1}$  de NPK na formulação 10-20-20, e 112 kg  $ha^{-1}$  de nitrogênio na forma amídica no estágio fenológico  $V_4$ . Os controles de plantas daninhas e insetos-praga foram realizados de forma preventiva.

### **3.2.2 Caracteres avaliados**

Foram avaliados os caracteres índice de clorofila, flavonoides, e balanço de nitrogênio. Híbridos e genitores foram avaliados no estágio R2, que corresponde ao início do enchimento de grãos, com auxílio de um clorofilômetro (Dualox FORCE-A, Orsay, France). Foram realizadas leituras em cinco plantas por parcela no terço médio da primeira folha acima da espiga.

### **3.2.3 Análises estatísticas**

As pressuposições da análise de variância (ANOVA) foram verificadas através do teste de normalidade dos resíduos (SHAPIRO E WILK, 1965), homogeneidade das variâncias (BARTLETT, 1937) e da aditividade do modelo (TUKEY, 1949). Com a adequação às pressuposições, procedeu-se a anova para todos os caracteres avaliados.

### **3.2.4 Análise dialélica**

Os caracteres que apresentaram significância para a fonte de variação genótipos ( $F_{1s}$ ,  $F_{1s}$  recíprocos e genitores) foram submetidos a análise dialélica proposta por Hayman (1954a, b), a qual é detalhada por Cruz (2005) e Sharma (2008). Este método impõe as seguintes pressuposições:

- a) Genitores homozigóticos;
- b) Segregação diplóide;
- c) Ausência de efeito materno;
- d) Ausência de alelismo múltiplo;
- e) Genes independentemente distribuídos entre genitores;
- f) Ausência de epistasia.

Possíveis falhas no cumprimento destes pressupostos foram avaliadas por testes de suficiência do modelo aditivo-dominante. Três testes foram aplicados para avaliar a heterogeneidade de  $W_r$ - $V_r$ :

- Variação de  $\widehat{W}_r - \widehat{V}_r$ : Avaliada por meio de análise de variância considerando-se como fonte de variação as repetições das tabelas e as linhas (ou entradas da tabela dialélica) dentro de cada tabela. Em caso de efeito significativo pelo teste f ao nível de 5% de probabilidade para linhas, há indícios de falha nesta pressuposição;

- t ( $H_0: b=1$ ): A partir da análise de regressão linear de  $\widehat{W}_r$  em função de  $\widehat{V}_r$ , foi aplicado o teste t ao nível de 5% de probabilidade sobre o coeficiente de regressão linear, verificando a significância do coeficiente angular da reta ( $H_0: b=1$  vs.  $H_a: b \neq 1$ ) A significância deste teste resulta na falha desta pressuposição;

- $t = t^2$  ( $H_0: b'=0$ )<sup>(1)</sup>:  $\widehat{W}_r$  e  $\widehat{V}_r$  foram ponderados por meio da rotação de 45° de seus eixos, testando em seguida o coeficiente angular da reta após rotação ( $H_0: b'=0$  vs.  $H_a: b' \neq 0$ ) através do teste t ao nível de 5% de probabilidade.

Os caracteres que atenderam as pressuposições viabilizaram sua utilização no modelo aditivo-dominante, permitindo a obtenção dos seguintes componentes genéticos e não-genéticos:

- $\widehat{E}$ : Componente de variação de ambiente (QMR);
- $\widehat{D}$ : Componente de variação associado aos efeitos aditivos, obtido por:  
 $\widehat{D} = \widehat{V}_p - \widehat{E}$  ;
- $\widehat{F}$ : Componente associado à covariância entre efeitos aditivos e não-aditivos, obtido por:

$$\widehat{F} = 2\widehat{V}_p - 4\widehat{W} - \frac{2(p-2)}{p}\widehat{E} ;$$

- $\hat{H}_1$ : Componentes de variância associados aos desvios de dominância, obtido por:

$$\hat{H}_1 = \hat{V}_p - 4\hat{W} + 4\hat{V} - \frac{(3p-2)}{p} \hat{\epsilon} ;$$

- $\hat{H}_2$ : Estimativa do componente de variância genética dominante corrigida para a distribuição gênica. Indica a assimetria dos efeitos positivos e negativos dos genes, obtido por:

$$\hat{H}_2 = 4\hat{V} - 4\hat{V}_M - 2\hat{\epsilon} ;$$

- $\hat{h}^2$ : Estimativa do componente quadrático determinado pela diferença de média entre híbridos e pais; obtido por:

$$\hat{h}^2 = 4\hat{M}^2 - \frac{4(p-1)}{p^2} \hat{\epsilon} ;$$

- $\hat{F}_i$ : Estimativa do componente associado à covariância entre efeitos aditivos e não-aditivos. Obtido por:

$$\hat{F}_i = 2(\hat{V}_p - \hat{W} + \hat{V} - \hat{W}_i - \hat{V}_i) - \frac{2(p-2)}{p} \hat{\epsilon} ;$$

- $\hat{D} - \hat{H}_1$ : Estimativa do componente que expressa a diferença entre efeitos gênicos aditivos e dominantes.

Também foram estimados parâmetros básicos para obtenção das seguintes informações genéticas:

- Grau médio de dominância:

$$GMD = \sqrt{\frac{\hat{H}_1}{\hat{D}}} ;$$

- Distribuição de alelos ou simetria:

$$SIM = \frac{\hat{H}_2}{4\hat{H}_1} ;$$

- Relação entre alelos dominantes e recessivos:

$$R D/R = \frac{K_D}{D_R} = \frac{\sqrt{4D\hat{H}_1+F}}{\sqrt{4D\hat{H}_1-F}} ;$$

- Número de genes que exibem dominância completa:

$$n = \frac{\hat{h}^2}{\hat{H}_2};$$

- Herdabilidade no sentido amplo:

$$\hat{h}_A^2 = \frac{\hat{D} - \hat{F} + \hat{H}_1 - \left(\frac{1}{2}\right)\hat{H}_2}{\hat{D} - \hat{F} + \hat{H}_1 - \left(\frac{1}{2}\right)\hat{H}_2 + 2\hat{\epsilon}};$$

- Herdabilidade no sentido restrito:

$$\hat{h}_R^2 = \frac{\hat{D} - \hat{F} + \hat{H}_1 - \hat{H}_2}{\hat{D} - \hat{F} + \hat{H}_1 - \left(\frac{1}{2}\right)\hat{H}_2 + 2\hat{\epsilon}};$$

Estimou-se as concentrações de alelos dominantes e recessivos, de modo que um genitor em total homozigose dominante tem variância  $V_{r(g)}$  e covariância  $W_{r(g)}$ , expressos, respectivamente, por  $V_D$  e  $W_D$ . Um genitor em total homozigose recessiva tem variância  $V_{i(g)}$  e covariância  $W_{i(g)}$ , expressos respectivamente por  $V_R$  e  $W_R$ . Os pontos  $(V_D, W_D)$  e  $(V_R, W_R)$  podem ser estimados de duas formas. A primeira delas é através de estimadores dos parâmetros  $D$  e  $H_1$ :

$$\hat{V}_D = \frac{1}{4}(\hat{D} + \hat{H}_1) - \frac{1}{2}\sqrt{\hat{D}\hat{H}_1};$$

$$\hat{W}_D = \frac{1}{2}\hat{D} - \frac{1}{2}\sqrt{\hat{D}\hat{H}_1};$$

$$\hat{V}_R = \frac{1}{4}(\hat{D} + \hat{H}_1) + \frac{1}{2}\sqrt{\hat{D}\hat{H}_1};$$

$$\hat{W}_R = \frac{1}{2}\hat{D} + \frac{1}{2}\sqrt{\hat{D}\hat{H}_1}$$

A outra maneira de estimar os pontos  $(V_D, W_D)$  e  $(V_R, W_R)$  é através do procedimento gráfico, no qual são localizados pela intersecção entre a reta  $W_R = \frac{1}{4}(\hat{D} - \hat{H}_1) + \hat{V}_R$  e a parábola dada por  $\hat{W}_R^2 = \hat{V}_R\hat{V}_P$ .

Obteve-se a correlação entre médias de genitores ( $Y_r$ ) e a estatística  $W_r + V_r$  através de:

$$r = \frac{\widehat{Cov}(\hat{W} + \hat{V}, Y_{ij})}{\sqrt{\hat{V}(\hat{W} + \hat{V})\hat{V}_p}}$$

O sinal e a magnitude do coeficiente de correlação ( $r$ ) entre  $\widehat{W}_r + \widehat{V}_r$  e a média das linhas genitoras ( $\bar{Y}_{rr}$ ) foram usados na avaliação do sentido de atuação dos genes dominantes. Se  $r$  for positivo e próximo de +1, os genes dominantes atuam na redução do caráter. Se  $r$  for próximo de -1, os genes dominantes atuam no incremento do caráter.

Os limites teóricos da seleção referentes ao valor médio esperado para o genitor completamente dominante ou recessivo em relação aos genes segregantes no dialelo pode ser estimado através da equação de predição dada por:

$$\hat{Y}_r = \hat{\alpha}_0 + \hat{\alpha}_1(\widehat{W}_R + \widehat{V}_R)$$

A classificação das herdabilidades foi realizada de acordo com Hallauer et al (2010), onde:  $\hat{h}^2 < 30$  = baixa;  $30 < \hat{h}^2 < 70$  = intermediária;  $\hat{h}^2 > 70$  = alta.

A magnitudes dos coeficientes de correlação seguiram classificação proposta por Carvalho et al. (2004):  $r = 0$  (nula);  $0 < |r| < 0,30$  (fraca);  $0,30 < |r| < 0,60$  (média);  $0,60 < |r| < 0,90$  (forte);  $0,90 < |r| < 1$  (fortíssima) e  $|r| = 1$  (perfeita).

### 3.2.5 Heterose

As estimativas de heterose foram obtidas através da seguinte expressão:

$$h = F_{1ij} - \frac{\overline{MP}_{ij}}{2}, \text{ onde:}$$

$F_{1ij}$  = média do híbrido simples;

$\overline{MP}_{ij}$ : Média dos genitores no cruzamento ij;

Posteriormente, foi estimada a heterose em percentual da média dos genitores.

A significância da heterose foi determinada através do teste t, de acordo com Wynne et al. (1970):

$$t = (\bar{F}_{1ij} - \overline{MP}_{ij}) / \sqrt{3/8\sigma_e^2}, \text{ onde:}$$

$\overline{MP}_{ij}$ : Média dos genitores no cruzamento ij;

$\hat{\sigma}_e^2$ : Estimativa da variância do erro.

### 3.2.6 Dissimilaridade genética e agrupamento

A dissimilaridade genética entre os genitores foi estimada pelo uso da distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ), a partir das médias dos genótipos e da matriz de covariância residual (CRUZ et al., 2014).

$$D_{ii'}^2 = \delta' \psi^{-1} \delta, \text{ onde;}$$

$D_{ii'}^2$ : Distância de Mahalanobis entre os genitores  $i$  e  $i'$ ;

$\psi$ : matriz de variâncias e covariâncias residuais;

$\delta$ :  $(d_1 \ d_2 \ d_3 \ \dots \ d_v)$ ;

$y_{ij}$ : média do  $i$ -ésimo genótipo em relação a  $j$ -ésima variável.

Os genitores foram agrupados através do método UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method using the Arithmetic Average*) para a formação do dendrograma. O dendrograma foi estabelecido pelos genótipos com maior similaridade, e a distância entre um indivíduo  $k$  e um grupo formado pelos indivíduos  $i$  e  $j$  é dado por:

$$d_{(ij)k} = \bar{x}(d_{ik}; d_{jk}) = \frac{d_{ik} + d_{jk}}{2},$$

A distância entre dois grupos é dada por:

$$d_{(ij)(kl)} = \bar{x}(d_{ik}; d_{il}; d_{jk}; d_{jl}) = \frac{d_{ik} + d_{il} + d_{jk} + d_{jl}}{4},$$

O ponto de corte foi estabelecido pela soma de um desvio padrão à média, dividindo o dendrograma e permitindo a observação do agrupamento dos genitores. O cálculo da correlação simples entre matrizes de distâncias genéticas e de heteroses foi efetuado para cada caráter avaliado. As análises estatísticas foram realizadas através dos softwares SAS® (SAS INSTITUTE, 2002) e Genes® (CRUZ, 2013).

### 3.3 Resultados e discussão

Para todos os caracteres avaliados, constatou-se efeito significativo de genótipos (genitores e seus respectivos híbridos) pelo teste F ao nível de 5% de probabilidade de erro. Os coeficientes de variação experimental variaram de 12,972% (FLA) a 17,045% (NBI), sendo classificados como médios de acordo com Pimentel-Gomes (1990).

Considerando os pressupostos exigidos pelo modelo de análise dialélica de Hayman (1954a, b), a e b são satisfeitos através da utilização de linhagens em homozigose ( $s_7$ ) no cruzamento dialélico, e pela segregação diplóide apresentada pelo milho. A verificação das demais pressuposições é limitada pela ausência de informações na literatura a respeito dos caracteres avaliados. Entretanto, testes de suficiência do modelo aditivo-dominante são empregados para avaliar possíveis falhas nestas pressuposições, os quais apresentaram ausência de significância (Tabela 4) para todos os caracteres avaliados, permitindo a aplicação da análise.

**Tabela 4.** Teste de suficiência do modelo genético aditivo-dominante com base na análise de variância dos valores de  $W_r$ - $V_r$  e na análise da regressão linear de  $W_r$  em função de  $V_r$ , segundo o método de Hayman (1954a, b).

Caráter	Anova ( $\widehat{W}_i - \widehat{V}_i$ ) <sup>1</sup>	Regressão $W_i = 1/4(D - H_1) + bV_i$ <sup>2</sup>		
	QM (Linhas)	$\hat{b} \pm$ Variância	t( $H_0:b=1$ )	t <sup>2</sup> ( $H_0:b'=0$ ) <sup>(1)</sup>
CLO	1217,119 <sup>ns</sup>	0,510 $\pm$ 0,062	-1,953 <sup>ns</sup>	0,974 <sup>ns</sup>
NBI	1470,511 <sup>ns</sup>	0,844 $\pm$ 0,385	-0,250 <sup>ns</sup>	-1,010 <sup>ns</sup>
FLA	0,00072 <sup>ns</sup>	0,342 $\pm$ 0,228	-1,375 <sup>ns</sup>	-0,033 <sup>ns</sup>

<sup>1</sup>Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  com dados de cada repetição; <sup>2</sup>Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  com dados médios. \*Significativo a 5% de probabilidade pelo teste F; <sup>ns</sup>Não significativo.

#### 3.3.1 Índice de clorofila

A superioridade das estimativas dos componentes de variação associados aos efeitos de dominância ( $\widehat{H}_1$  e  $\widehat{H}_2$ ) em relação ao componente de variação associado a aditividade ( $\widehat{D}$ ) (Tabela 5) expressa a predominância dos efeitos de dominância em relação a efeitos aditivos no controle genético deste caráter. De modo similar, a

magnitude negativa (-68,28) observada para o componente que expressa a diferença entre efeitos gênicos de aditividade e dominância ( $\widehat{D}-\widehat{H}_1$ ) (Tabela 8) revela que os efeitos de dominância são determinantes para sua expressão. O valor do grau médio de dominância ( $\sqrt{\widehat{H}_1/\widehat{D}}$ ) de 2,414 (Tabela 9), indica ação gênica de sobredominância atuando no controle deste caráter. Este tipo de interação alélica é caracterizado pelo fenótipo do heterozigoto situar-se fora do intervalo estabelecido pelos fenótipos dos homozigotos, sendo uma das razões que justificam a ocorrência de heterose (EAST, 1908; SHULL, 1908). Esta condição também pode ser verificada através da representação gráfica (Figura 7), onde a reta de regressão  $\widehat{W}_r$  em  $\widehat{V}_r$  intercepta o eixo  $\widehat{W}_r$  abaixo da origem. O parâmetro  $\widehat{H}_2/4H_1$ , o qual permite estimar a simetria de distribuição dos alelos dominantes ou recessivos nos genitores, evidenciou valor de 0,202. Os alelos apresentariam distribuição simétrica entre os genitores quando esta razão fosse igual a 0,25 (CRUZ et. al, 2014). Desta forma, percebe-se que alelos dominantes e recessivos não estão distribuídos equitativamente nos genitores. A relação  $\widehat{K}_D/\widehat{K}_R$  foi de 0,888, expressando a maior concentração de genes recessivos em relação a genes dominantes presentes nos genitores, e a estimativa de  $\widehat{h}^2/\widehat{H}^2$  evidencia a presença de, ao menos, um gene ou um bloco gênico em dominância atuando no controle deste caráter.

A literatura ainda apresenta resultados divergentes e inconclusivos a respeito do controle genético da síntese e do teor de clorofila em plantas de milho. De acordo com Irfan et al. (2014), o teor de clorofila a+b é controlada por dois genes principais de ação dominante-aditiva, e um poligene de efeito secundário com ações de dominância e aditividade. Guan et al. (2016) apresentam 4 genes atuando na síntese de clorofilas em milho, e além disso, a concentração de clorofilas nas folhas é muito influenciado por fatores bióticos e abióticos do ambiente de cultivo. Com base nestas informações, há indícios de que a análise dialélica de Hayman subestimou o número de genes em dominância para o teor de clorofilas (CLO). Entretanto, a interação alélica de sobredominância sugerida por esta análise corrobora com os resultados obtidos por Mehta et. al (1992).

A estimativa de  $\widehat{h}_A^2$  foi alta (0,87), entretanto a  $\widehat{h}_R^2$  inferior (0,44) expressa a menor fração da variância genética aditiva e grande atuação da dominância na manifestação fenotípica do caráter. A correlação negativa de -0,512 entre  $\bar{Y}_r$  e  $(\widehat{W}_r + \widehat{V}_r)$  (Tabela 7) demonstra que os alelos dominantes incrementam o caráter, porém não

atuam exclusivamente. Os genitores que evidenciaram a maior proporção de genes dominantes foram CGF 01 e CGF 03, entretanto a maior média foi apresentada pela linhagem CGF 02 provavelmente devido à não exclusividade da dominância no controle genético do caráter. Apesar da média elevada apresentada pela linhagem CGF 02, é importante salientar que os genitores mais adequados para utilização em cruzamentos são aqueles que apresentam constituição genética promissora para obtenção de híbridos superiores, neste caso as linhagens CGF 01 e CGF 03, devido a maior proporção de alelos dominantes.

O limite máximo de seleção para indivíduos completamente dominantes é de 37,36 (tabela 8), ligeiramente inferior à média da linhagem CGF 02. Isto indica que dificilmente será possível incrementar a média fenotípica deste genitor além deste limite, porém demonstra seu potencial de utilização em cruzamentos visando a obtenção de híbridos superiores para este caráter. O limite teórico de seleção para um genitor homozigótico completamente recessivo é de 26,38 (Tabela 7), abaixo das médias dos genitores analisados (Tabela 8).

**Tabela 5.** Estimativas dos componentes genéticos e não-genéticos estimados para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI), segundo o método de Hayman (1954a, b).

Componentes <sup>(1)</sup>	Componentes genéticos e não genéticos $\pm$ desvio-padrão		
	CLO	FLA	NBI
$\hat{D}$	14,138 $\pm$ 9,38 <sup>ns</sup>	0,0075 $\pm$ 0,0004*	57,68 $\pm$ 2,52*
$\hat{H}_1$	82,426 $\pm$ 23,87*	0,042 $\pm$ 0,0001*	69,08 $\pm$ 22,87*
$\hat{H}_2$	66,76 $\pm$ 21,33*	0,023 $\pm$ 0,0004*	48,56 $\pm$ 20,43*
$\hat{h}_2$	14,40 $\pm$ 14,36 <sup>ns</sup>	-0,0018 $\pm$ 0,0004*	11,34 $\pm$ 13,75 <sup>ns</sup>
$\hat{F}$	-4,01 $\pm$ 22,97 <sup>ns</sup>	0,023 $\pm$ 0,0001*	67,63 $\pm$ 22,01*
$\hat{D}-\hat{H}_1$	-68,28 $\pm$ 20,97*	-0,035 $\pm$ 0,0008*	-11,39 $\pm$ 20,07 <sup>ns</sup>
$\hat{\epsilon}$	4,8 $\pm$ 3,55 <sup>ns</sup>	0,005 $\pm$ 0,000*	0,20 $\pm$ 3,40 <sup>ns</sup>

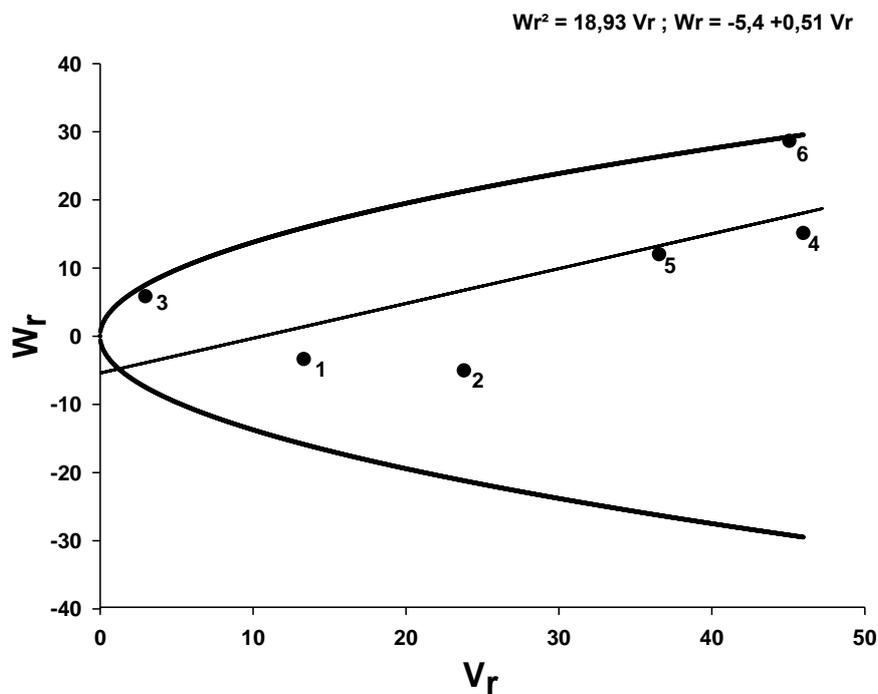
$\hat{D}$ : componente de variância associado aos efeitos aditivos;  $\hat{H}_1$  e  $\hat{H}_2$ : componentes de variância associados aos desvios de dominância;  $\hat{h}_2$ : componente quadrático determinado pela diferença de média entre híbridos e genitores;  $\hat{F}$ : componente associado à covariância entre efeitos aditivos e não-aditivos;  $\hat{D}-\hat{H}_1$ :

componente que expressa a diferença entre efeitos gênicos aditivos e dominantes;  $\hat{\varepsilon}$ : componente de variância de ambiente;

**Tabela 6.** Estimativas dos parâmetros genéticos e não-genéticos para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI) segundo o método de Hayman (1954a, b).

Parâmetros <sup>(1)</sup>	Valores dos parâmetros		
	CLO	FLA	NBI
$\sqrt{\hat{H}_1/\hat{D}}$	2,414	2,386	1,094
$\hat{H}_2/4H_1$	0,202	0,136	0,175
$\hat{K}_D/\hat{K}_R$	0,888	4,613	3,308
$\hat{h}^2/\hat{H}^2$	0,215	-0,079	0,233
$\hat{h}_R^2$	0,440	0,148	0,290
$\hat{h}_A^2$	0,874	0,607	0,980

<sup>(1)</sup> $\sqrt{\hat{H}_1/\hat{D}}$ : grau médio de dominância;  $\hat{H}_2/4H_1$ : distância dos alelos (simetria);  $\hat{K}_D/\hat{K}_R$ : Relação dominante/recessivo;  $\hat{h}^2/\hat{H}^2$ : número de genes com dominância;  $\hat{h}_R^2$ : herdabilidade no sentido restrito;  $\hat{h}_A^2$ : herdabilidade no sentido amplo.



**Figura 4.** Regressão de  $\hat{W}_r$  em  $\hat{V}_r$ , para o caráter índice de clorofila (CLO). 1= CGF 01; 2= CGF 02; 3= CGF 03; 4= CGF 04; 5=CGF 05; 6=CGF 06.

**Tabela 7.** Componentes da análise dialélica para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI) segundo o método de Hayman (1954a, b).

Genótipos	CLO		FLA		NBI	
	$\widehat{W}_r + \widehat{V}_r$	Média	$\widehat{W}_r + \widehat{V}_r$	Média	$\widehat{W}_r + \widehat{V}_r$	Média
Correlação $\bar{Y}_r$ e $(\widehat{W}_r + \widehat{V}_r)$	-0,512		0,791		-0,441	
CGF 01	9,961	37,795	0,0077	1,203	14,904	40,834
CGF 02	18,762	40,243	0,0100	1,159	58,176	22,178
CGF 03	8,807	30,427	0,0220	1,428	11,630	35,152
CGF 04	61,101	34,180	0,0045	1,170	39,408	30,384
CGF 05	48,554	33,586	0,0062	1,321	2,012	30,314
CGF 06	73,731	28,664	0,0001	1,152	35,040	42,714

Estimativas das correlações entre os valores médios dos genitores ( $\bar{Y}_r$ ) e da soma da covariância entre médias dos genitores e médias da r-ésima linha ( $\widehat{W}_r$ ), e da variância entre médias da r-ésima linha ( $\widehat{V}_r$ ); e médias das linhagens genitoras.

**Tabela 8.** Componentes da análise dialélica para índice de clorofila (CLO), teor de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI) segundo o método de Hayman (1954a, b).

Parâmetro	Estimativas dos parâmetros		
	CLO	FLA	NBI
$\widehat{W}_R; \widehat{V}_R$	41,864; 92,539	0,040; 0,131	69,145; 82,601
$\widehat{W}_D; \widehat{V}_D$	-4,782; 1,207	-0,004; 0,0013	-0,612; 0,006
Limite $\hat{Y}_R$	26,385	3,132	13,529
Limite $\hat{Y}_D$	37,363	1,108	42,995

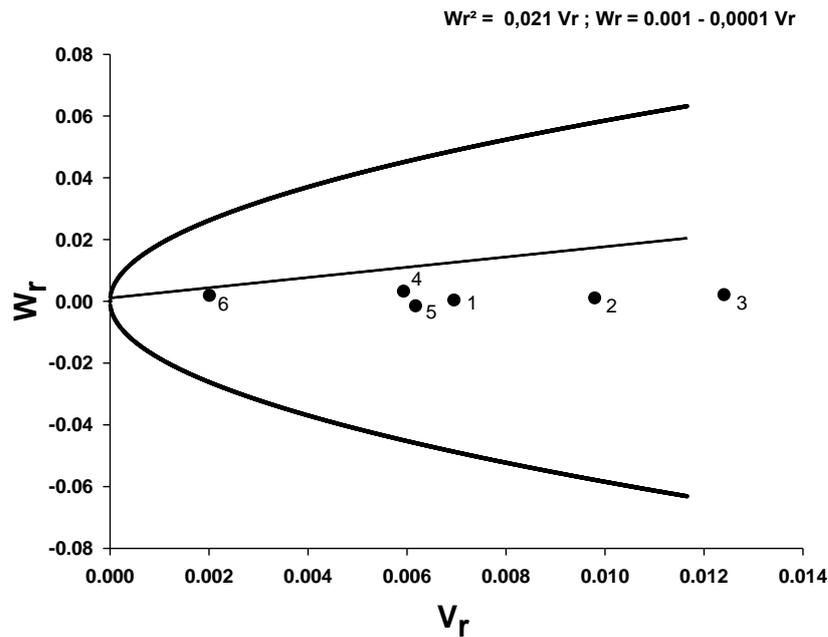
Valores esperados das coordenadas  $\widehat{W}_R; \widehat{V}_R$  e  $\widehat{W}_D; \widehat{V}_D$ , e do valor predito para o genitor com máxima concentração de alelos dominantes ( $\hat{Y}_D$ ) e recessivos ( $\hat{Y}_R$ ).

### 3.3.2 Índice de flavonoides

De acordo com as estimativas apresentadas na tabela 5,  $\hat{H}_1$  e  $\hat{H}_2$  excederam o valor estimado para  $\hat{D}$ , permitindo inferir que efeitos de dominância se sobrepõem aos de aditividade nos genitores em estudo. Esta situação também é confirmada através da diferença entre  $\hat{D} - \hat{H}_1$  (-0,035). A diferença de média entre híbridos e genitores ( $\hat{h}_2$ )

foi negativa e de baixa magnitude (-0,0018), entretanto, valores médios não são precisos em expressar o resultado de cruzamentos, os quais devem ser analisados individualmente para melhor compreensão. O componente de variância de ambiente ( $\hat{\epsilon}$ ) demonstrou baixa influência na manifestação fenotípica do caráter (0,005).

Apesar da estimativa de  $\sqrt{\hat{H}_1/\hat{D}}$  (2,386) sugerir ação gênica de sobredominância, esta situação não é confirmada pela representação gráfica da regressão entre  $\bar{Y}_r$  e  $(\hat{W}_r + \hat{V}_r)$  (Figura 5), na qual a reta da regressão intercepta o eixo  $\hat{W}_r$  em sua origem, permitindo concluir pela presença de dominância completa no controle do caráter para o grupo de genitores estudados. A estimativas de herdabilidade no sentido amplo foi de 0,607, cuja magnitude é considerada intermediária, enquanto a herdabilidade no sentido restrito foi de 0,148, considerada de baixa magnitude (Tabela 6). A estimativa da simetria de distribuição entre alelos dominante e recessivos ( $\hat{H}_2/4H_1$ ) sugere distribuição não equitativa destes alelos, enquanto a relação  $\hat{K}_D/\hat{K}_R$  de 4,613 evidencia a presença de alelos dominantes em maior quantidade nos genitores avaliados. A estimativa da relação  $\hat{h}^2/\hat{H}^2$  inferior a 1 demonstra a ocorrência de, ao menos, um gene ou bloco gênico em dominância responsável pela manifestação do caráter. A correlação positiva de alta magnitude (0,791) entre  $\bar{Y}_r$  e  $(\hat{W}_r + \hat{V}_r)$  demonstra que os alelos recessivos são responsáveis pelo incremento do caráter (Tabela 7). Desta forma, o genitor que apresentou a maior concentração de genes recessivos foi a linhagem CGF 03 ( $\hat{W}_r + \hat{V}_r = 0,022$ ), podendo também ser verificado na representação gráfica de  $\bar{Y}_r$  e  $(\hat{W}_r + \hat{V}_r)$  (Figura 5), o qual localiza-se na região de concentração de genes recessivos. Além disso, este genitor apresentou a maior média (1,428), evidenciando seu potencial para utilização em cruzamentos visando o incremento deste caráter. O limite teórico de seleção para indivíduos completamente recessivos é de 3,132 (Tabela 8), existindo a possibilidades de obter incrementos pois as médias de todos os genitores foram inferiores a este limite.



**Figura 5.** Regressão de  $\widehat{W}_r$  em  $\widehat{V}_r$ , para o caráter índice de flavonoides (FLA). 1= CGF 01; 2= CGF 02; 3= CGF 03; 4= CGF 04; 5=CGF 05; 6=CGF 06.

Diversos estudos envolvendo o controle genético da síntese de flavonoides em milho apresentam resultados divergentes, nos quais são apontados vários genes responsáveis pela biossíntese de enzimas que atuam em complexas rotas metabólicas para formação destes compostos em diferentes tecidos da planta (FORKMANN et al., 1993; BRUCE et al., 2000; YANG et al. 2017).

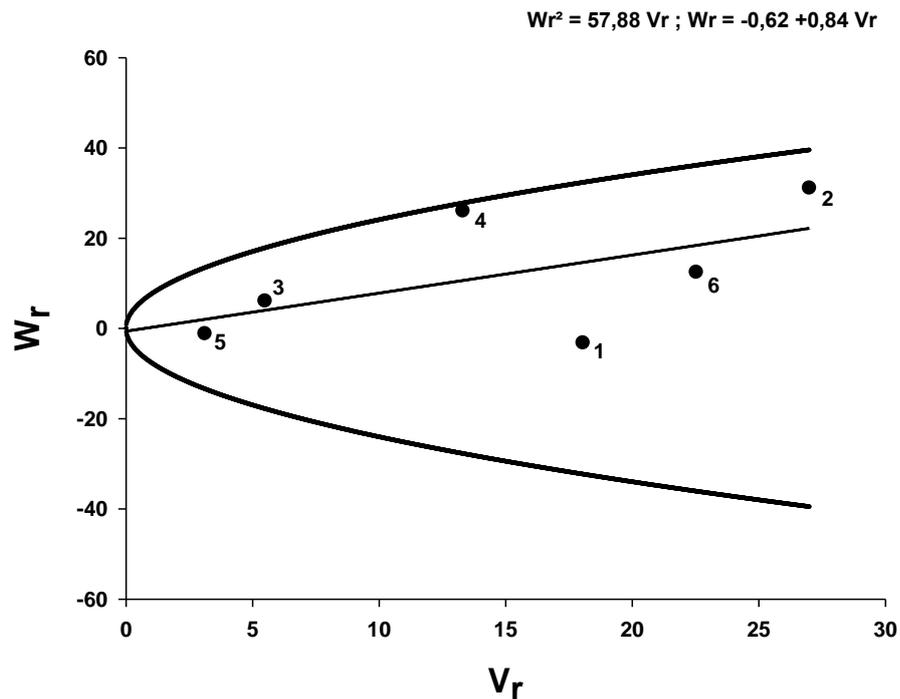
### 3.3.3 Índice de balanço de nitrogênio

Tratando-se dos componentes associados aos desvios de dominância e aditividade,  $\widehat{H}_1$  foi superior a  $\widehat{D}$ , entretanto a estimativa de  $\widehat{D}$  foi mais expressiva que  $\widehat{H}_2$  (Tabela 5) demonstrando que interações alélicas tanto de dominância como de aditividade atuam no controle genético deste caráter. A estimativa de  $\sqrt{\widehat{H}_1/\widehat{D}}$  (1,094) próxima a 1 demonstram ação gênica de dominância completa, o que é confirmado pela representação gráfica da regressão entre  $\bar{Y}_r$  e  $(\widehat{W}_r + \widehat{V}_r)$ , na qual a reta da regressão intercepta o eixo  $\widehat{W}_r$  em sua origem (Figura 6). A estimativa da simetria de distribuição entre alelos dominante e recessivos ( $\widehat{H}_2/4H_1$ ) demonstra distribuição não equivalente destes alelos, enquanto a relação  $\widehat{K}_D/\widehat{K}_R$  de 3,308 evidencia uma maior concentração de alelos dominantes nos genitores avaliados. A

relação  $\hat{h}^2/\hat{H}^2$  inferior a 1 sugere que ao menos um gene ou bloco gênico em dominância esteja atuando no controle da manifestação fenotípica do caráter, porém não descarta a contribuição de outros genes com ausência de dominância. A estimativa de herdabilidade no sentido amplo de 0,980 demonstra que a variância fenotípica, quase que em sua totalidade, ocorre devido as causas genéticas. Entretanto, a herdabilidade no sentido restrito de 0,290 reflete a grande atuação dos efeitos de dominância na expressão fenotípica deste caráter.

A correlação negativa de magnitude intermediária (-0,441) entre  $\bar{Y}_r$  e  $(\hat{W}_r + \hat{V}_r)$  (Tabela 7) demonstra que os alelos dominantes atuam no incremento do caráter, porém não exclusivamente. A maior proporção de genes dominantes foi observada para as linhagens CGF 05 e CGF 03 (Tabela 7). Esta condição também pode ser observada na representação gráfica da regressão entre  $\bar{Y}_r$  e  $(\hat{W}_r + \hat{V}_r)$  (Figura 6), onde estes genitores encontram-se na extremidade dominante da reta.

O limite máximo de seleção para indivíduos completamente dominantes é de 42,995 (tabela 8), ligeiramente superior à média das linhagens 1 e 6, demonstrando a elevada média destes genitores. Entretanto, a linhagem CGF 06 não se encontra entre os genitores com maior acúmulo de alelos em dominância, restringindo seu potencial para geração de híbridos com elevada heterose. O limite teórico de seleção para um genitor homozigótico completamente recessivo é de 13,529, sugerindo grande redução do caráter em caso de acúmulo destes alelos.

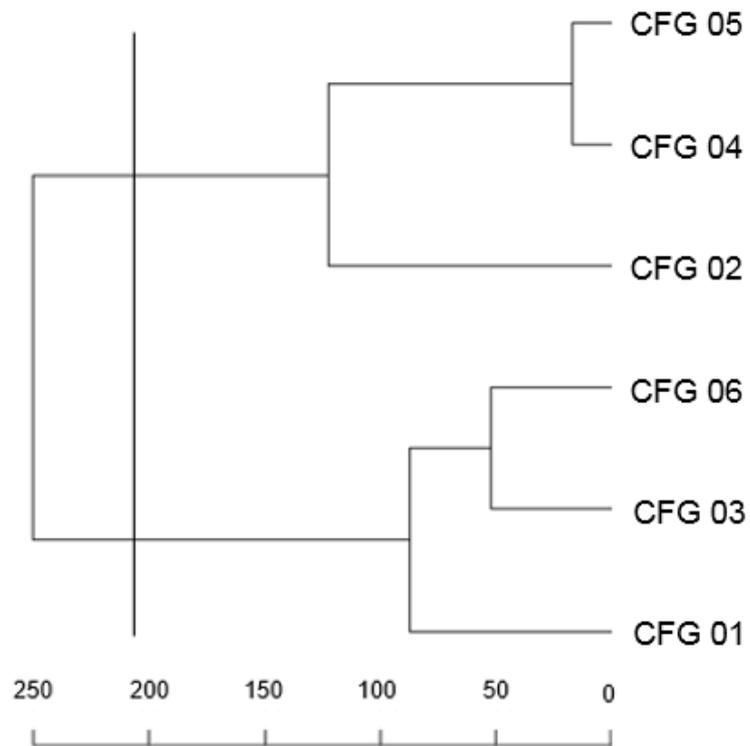


**Figura 6.** Regressão de  $\widehat{W}_r$  em  $\widehat{V}_r$ , para o caráter índice de balanço de nitrogênio (NBI). 1= CGF 01; 2= CGF 02; 3= CGF 03; 4= CGF 04; 5=CGF 05; 6=CGF 06.

O dendrograma de dissimilaridade genética entre os genitores (Figura 7) apresenta dois grupos, o primeiro reúne as linhagens CGF 04, CGF 05 e CGF 02, e o segundo grupo é formado pelas linhagens CGF 03, CGF 06 e CGF 01. A expectativa de que genitores distantes produzam híbridos promissores ocorre em função da manifestação da dominância dos genes que controlam determinado caráter, através do cruzamento de indivíduos não aparentados (CRUZ et al, 2014). Desta forma, espera-se que o melhor desempenho híbrido seja obtido através do cruzamento entre linhagens de cada grupo. Entretanto, a exemplo de diversos outros estudos (PAIVA et al., 2002; GUIMARÃES et al., 2007; PATERNIANI et al., 2008), não foram observadas correlações significativas entre as distâncias genéticas e a heterose para todos os caracteres avaliados. Como abordado por Moll et al. (1965), nem sempre a maior distância genética entre genitores resulta no melhor desempenho híbrido, mas deve haver um grau ótimo de complementariedade alélica para expressão da máxima heterose, a qual não é obtida através da máxima divergência entre genitores em grande parte das vezes.

A tabela 9 apresenta as estimativas de heterose obtidas para os híbridos  $F_1$ . Para o índice de clorofila (CLO), foram observadas heteroses significativas através

dos cruzamentos entre genitores alocados em diferentes grupos, mas também entre genitores do mesmo grupo. As maiores estimativas verificadas foram para os híbridos originados dos cruzamentos entre as linhagens CGF 04 x CGF 05 (intragrupo), CGF 02 x CGF 05 (intragrupo) e CGF 02 x CGF 06 (intergrupos). Utilizando as informações fornecidas pela análise dialélica de Hayman, é possível expandir a compreensão destes resultados. Os genitores recomendados por esta análise foram CGF 01 e CGF 03, entretanto esta recomendação é baseada na proporção de alelos dominantes presentes em cada genitor para o respectivo caráter. Desta forma, o método de Hayman conduz à recomendação de genótipos similares, os quais proporcionariam as melhores combinações híbridas quando cruzados com genitores contrastantes, e não entre eles. Portanto, o cruzamento destes genitores com um maior número de linhagens divergentes pode dar origem a indivíduos  $F_1$  de alto vigor híbrido. A linhagem CGF 02, por sua vez, apresenta concentração intermediária de alelos dominantes para índice de clorofila (CLO) (Tabela 7), entretanto foi a linhagem que proporcionou o maior número de estimativas significativas de heterose para seus híbridos. Isso se deve, parcialmente, ao início de sobredominância atuando no controle genético do caráter (Tabela 6), mas principalmente à maior complementariedade alélica entre estes cruzamentos (MOLL et al., 1965).



**Figura 7.** Dendrograma de dissimilaridade genética entre os seis genitores utilizando a distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ) estabelecido pelo método hierárquico UPGMA, com base no desempenho dos caracteres índice de clorofila (CLO), índice de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI).

**Tabela 9.** Estimativa da heterose média (h), em percentual (%) e correlação simples (r) entre a distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ) e a heterose (h) de quinze híbridos  $F_1$  e seus recíprocos, para os caracteres índice de clorofila (CLO), índice de flavonoides (FLA) e índice de balanço de nitrogênio (NBI).

Macho	X	Fêmea	CLO		FLA		NBI	
			h (Índice)	h (%)	h (Índice)	h (%)	h (Índice)	h (%)
CGF 01		CGF 02	-5,530 <sup>ns</sup>	-14,133 <sup>ns</sup>	0,203*	17,293*	9,804*	29,478*
CGF 01		CGF 03	3,858 <sup>ns</sup>	11,355 <sup>ns</sup>	-0,015 <sup>ns</sup>	-1,185 <sup>ns</sup>	-8,575*	-22,509*
CGF 01		CGF 04	2,959 <sup>ns</sup>	8,133 <sup>ns</sup>	0,003 <sup>ns</sup>	0,332 <sup>ns</sup>	1,165 <sup>ns</sup>	3,315 <sup>ns</sup>
CGF 01		CGF 05	-5,856 <sup>ns</sup>	-16,303 <sup>ns</sup>	-0,132 <sup>ns</sup>	-10,474 <sup>ns</sup>	1,299 <sup>ns</sup>	3,671 <sup>ns</sup>
CGF 01		CGF 06	10,625*	31,860*	0,211*	18,007*	-10,222*	-24,993*
CGF 02		CGF 01	-3,634 <sup>ns</sup>	-9,287 <sup>ns</sup>	0,310*	26,417*	-0,904 <sup>ns</sup>	-2,752 <sup>ns</sup>
CGF 02		CGF 03	3,289 <sup>ns</sup>	9,347 <sup>ns</sup>	-0,204*	-15,829 <sup>ns</sup>	-1,523 <sup>ns</sup>	-4,952 <sup>ns</sup>
CGF 02		CGF 04	4,608 <sup>ns</sup>	12,258 <sup>ns</sup>	0,296*	25,694*	-2,837 <sup>ns</sup>	-10,209 <sup>ns</sup>
CGF 02		CGF 05	12,720*	37,678*	0,004	0,320 <sup>ns</sup>	2,805 <sup>ns</sup>	10,003 <sup>ns</sup>
CGF 02		CGF 06	12,278*	35,527*	0,081 <sup>ns</sup>	7,006 <sup>ns</sup>	-0,312 <sup>ns</sup>	-0,929 <sup>ns</sup>
CGF 03		CGF 01	-9,170*	-26,991*	-0,146 <sup>ns</sup>	-11,231 <sup>ns</sup>	-7,047*	-18,498*
CGF 03		CGF 02	-5,333 <sup>ns</sup>	-15,155 <sup>ns</sup>	0,134 <sup>ns</sup>	10,387 <sup>ns</sup>	2,267 <sup>ns</sup>	7,372 <sup>ns</sup>
CGF 03		CGF 04	-9,823*	-27,033*	-0,207*	-16,085*	0,880 <sup>ns</sup>	2,697 <sup>ns</sup>
CGF 03		CGF 05	4,736 <sup>ns</sup>	14,810 <sup>ns</sup>	-0,372*	-27,005*	-5,742*	-17,465*
CGF 03		CGF 06	2,911 <sup>ns</sup>	9,897 <sup>ns</sup>	-0,141 <sup>ns</sup>	-10,942 <sup>ns</sup>	-4,819 <sup>ns</sup>	-12,552 <sup>ns</sup>
CGF 04		CGF 01	-3,498 <sup>ns</sup>	-9,614 <sup>ns</sup>	0,010 <sup>ns</sup>	0,861 <sup>ns</sup>	-3,437 <sup>ns</sup>	-9,782 <sup>ns</sup>
CGF 04		CGF 02	10,817*	28,779*	0,193*	16,728*	-3,433 <sup>ns</sup>	-12,353 <sup>ns</sup>
CGF 04		CGF 03	-4,020 <sup>ns</sup>	-11,062 <sup>ns</sup>	-0,139 <sup>ns</sup>	-10,803 <sup>ns</sup>	-5,638 <sup>ns</sup>	-17,280 <sup>ns</sup>
CGF 04		CGF 05	14,681*	42,700*	0,065 <sup>ns</sup>	5,247 <sup>ns</sup>	-2,646 <sup>ns</sup>	-8,845 <sup>ns</sup>
CGF 04		CGF 06	7,531*	23,675*	0,079 <sup>ns</sup>	6,909 <sup>ns</sup>	0,071 <sup>ns</sup>	0,200 <sup>ns</sup>
CGF 05		CGF 01	1,986 <sup>ns</sup>	5,529 <sup>ns</sup>	-0,207*	-16,376*	-5,735 <sup>ns</sup>	-16,208 <sup>ns</sup>
CGF 05		CGF 02	1,098 <sup>ns</sup>	3,253 <sup>ns</sup>	0,091 <sup>ns</sup>	7,317 <sup>ns</sup>	7,915*	28,228*
CGF 05		CGF 03	-5,647 <sup>ns</sup>	-17,659 <sup>ns</sup>	-0,060 <sup>ns</sup>	-4,408 <sup>ns</sup>	-2,486 <sup>ns</sup>	-7,561 <sup>ns</sup>
CGF 05		CGF 04	10,505*	30,555*	-0,111 <sup>ns</sup>	-8,975 <sup>ns</sup>	5,466 <sup>ns</sup>	18,272 <sup>ns</sup>
CGF 05		CGF 06	2,980 <sup>ns</sup>	10,133 <sup>ns</sup>	0,010 <sup>ns</sup>	0,874 <sup>ns</sup>	-5,573 <sup>ns</sup>	-15,619 <sup>ns</sup>
CGF 06		CGF 01	0,899 <sup>ns</sup>	2,695 <sup>ns</sup>	-0,096 <sup>ns</sup>	-8,199 <sup>ns</sup>	-14,166*	-34,637*
CGF 06		CGF 02	8,911*	20,499*	0,070 <sup>ns</sup>	6,090 <sup>ns</sup>	-2,144 <sup>ns</sup>	-6,389 <sup>ns</sup>
CGF 06		CGF 03	-2,278 <sup>ns</sup>	-7,748 <sup>ns</sup>	-0,115 <sup>ns</sup>	-8,987 <sup>ns</sup>	-5,319 <sup>ns</sup>	-13,854 <sup>ns</sup>
CGF 06		CGF 04	0,759 <sup>ns</sup>	2,386 <sup>ns</sup>	-0,029 <sup>ns</sup>	-2,562 <sup>ns</sup>	-0,883 <sup>ns</sup>	-2,492 <sup>ns</sup>
CGF 06		CGF 05	-0,923 <sup>ns</sup>	-2,945 <sup>ns</sup>	-0,108 <sup>ns</sup>	-8,736 <sup>ns</sup>	-1,909 <sup>ns</sup>	-5,350 <sup>ns</sup>
r(h/D <sup>2</sup> )			0,143 <sup>ns</sup>		0,339 <sup>ns</sup>		0,126 <sup>ns</sup>	

\*Significativo ao nível de 5% de probabilidade pelo teste t. <sup>ns</sup>Não significativo.

Para o caráter índice de flavonoides (FLA), o maior percentual de heterose foi obtido através de cruzamento entre genitores alocados em diferentes grupos (CGF 02 x CGF 01, e seu recíproco), mas também entre genitores localizados no mesmo grupo (CGF 02 x CGF 04 e seu recíproco, e CGF 01 x CGF 06). Analisando as informações

obtidas através da análise dialélica de Hayman, percebe-se que a linhagem recomendada através desta análise (CGF 03) apresentou estimativas de heterose não significativas, e reduções do desempenho do híbrido em relação à média de seus genitores. Isso se deve ao fato de que a recomendação deste genitor ocorreu devido à sua elevada concentração de alelos recessivos (Tabela 7) para o caráter índice de flavonoides (FLA), considerando o resultado da análise dialélica de que a concentração de genes recessivos resulta no incremento deste caráter. Desta forma, é natural que a combinação deste genitor com outro indivíduo que apresente homozigose dominante resultará na ausência de heterose ou até mesmo na redução do desempenho de seus híbridos. Em teoria, a combinação desta linhagem com genitores que apresentem maior concentração de alelos recessivos, para este caráter, pode levar ao incremento de seu desempenho. Esta possibilidade deve ser explorada através da utilização de genótipos de diferentes grupos heteróticos.

Para o índice de balanço de nitrogênio (NBI), foram observadas heteroses significativas através dos cruzamentos entre as linhagens CGF 01 x CGF 02 (intergrupos) e CGF 05 x CGF 02 (intragrupo). A análise dialélica de Hayman sugere a utilização das linhagens CGF 05 e CGF 03, as quais apesar de terem sido alocadas em grupos distintos quanto sua distância genética, não originaram híbridos com desempenho superior.

Fica claro que os efeitos da complementariedade alélica entre combinações específicas contribuíram para a manifestação da heterose de forma mais pronunciável que a simples divergência entre genitores. Os genitores recomendados pela análise dialélica de Hayman são promissores para o incremento dos caracteres avaliados, entretanto deve-se buscar combinações adequadas em um grupo maior de genitores. O número pequeno de genitores avaliados e de grupos formados restringe a eficiência da predição da heterose através da divergência genética entre genitores.

### **3.4 Conclusão**

Os caracteres avaliados adequaram-se ao modelo aditivo-dominante e às demais restrições impostas pela análise dialélica de Hayman. A análise identificou interações alélicas de dominância completa e sobredominância para o índice de clorofila, de dominância completa para índice de flavonoides, e dominância completa e aditividade para índice de balanço de nitrogênio, entretanto há indícios de que o

número de genes em dominância tenha sido subestimado para todos os caracteres. Os genitores indicados pela análise dialélica de Hayman apresentam potencial para incremento dos respectivos caracteres, entretanto deve-se buscar combinações adequadas em um grupo maior de genitores. Não foi verificada correlação entre a distância genética dos genitores e o desempenho superior de seus híbridos.

## Referências bibliográficas

- AGATI, G.; BRUNETTI, C.; DI FERDINANDO, M.; FERRINI, F.; POLLASTRI, S.; TATTINI, M. Functional roles of flavonoids in photoprotection: New evidence, lessons from the past. **Plant Physiology Biochemistry**, v. 72, n. 35, p. 35-45, 2013.
- BARTLETT, M.S. Properties of sufficiency and statistical tests. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 160, n. 1, p. 268-282, 1937.
- BRUCE, W.; FOLKERTS, O.; GARNAAT, C.; CRASTA, O.; ROTH, B.; BOWENA, B. Expression profiling of the maize flavonoid pathway genes controlled by estradiol-inducible transcription factors CRC and P. **The Plant Cell**, v. 12, n. 1, p. 65–79. 2000.
- CARVALHO, F.I.F; LORENCETTI, C.; BENIN, G. **Estimativas e implicações da correlação no melhoramento vegetal**, 1 ed. Pelotas: UFPel, 2004. 142p.
- CHALLINOR, A. J.; WATSON, J.; LOBELL, D. B.; HOWDEN, S. D.; SMITH, N.; CHHETRI, A. Meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. **Nature Climate Changing**, v. 27, n. 1, p. 287–291, 2014.
- CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. 1 ed. Viçosa: UFV, 2005. 394 p.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3 ed. Viçosa: Editora UFV, 2014. 668p.
- 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. 2013.
- EAST, E. M. Heterosis. **Genetics**, v. 21, n. 5, p. 375-397, 1936.
- EMBRAPA, **Centro Nacional de Pesquisa de Solos - Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2.ed. Rio de Janeiro: Embrapa, 2006. 306 p.
- FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Edinburgh: Longman, 1996. 462p.
- GUAN, H.; XU, X.; HE, C.; LIU, C.; LIU, Q.; DONG, R. Fine Mapping and Candidate Gene Analysis of the Leaf-Color Gene *yg1-1* in Maize. **Plos one**, v. 11, n. 4, p. 1-19. 2016.

GUIMARÃES, P. S.; PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; LÜDERS, R. R.; SOUZA, A. P.; LABORDA, P. R.; OLIVEIRA, K. M. Correlação da heterose de híbridos de milho com divergência genética entre linhagens. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 6, p. 811-816, 2007.

HAGEMAN, R. H.; LAMBERT, R. J. The use of physiological traits for corn improvement. In: SPRAGUE, G. S.; DUDLEY, J. W. **Corn and corn improvement**. Vol 2. Madison: American Society of Agronomy and Soil Society of America, 1988. p. 431-461.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in Maize breeding**, 3 ed. USA: Springer, 2010. 664 p.

HAYMAN, B. I. The analysis of variance of diallel tables. **Biometrics**, v. 10, n. 2, 235-244, 1954a.

HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses. **Genetics**, v. 39, n. 6, 789-809, 1954b.

HÖRTENSTEINER, S.; KRÄUTLER, B. Chlorophyll breakdown in higher plants. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 18, n. 7, p. 977-988, 2011.

IRFAN, M.; JIA-XING, S.; YANBIN, L.; XUE, L.; SHUANG, Y. Genetic analysis of chlorophyll content in maize by mixed major and polygene models. **Genetika**, v. 46, n. 3, p. 1037-1046, 2014.

LIU, Z.; LIU, Y.; PU, Z.; WANG, J.; ZHENG, Y.; LI, Y. Regulation, evolution, and functionality of flavonoids in cereal crops. **Biotechnology Letters**, v. 35, n. 11, p. 1765–1780, 2013.

MEHTA, H.; SARKAR, K. R.; SHARMA, S. K. Genetic analysis of photosynthesis and productivity in corn. **Theoretical and Applied Genetics**. v. 84, n. 1, p. 242-255. 1992.

MOLL, R. H.; LONQUIST, J. H.; FORTUNO, J.; JOHNSON, E. C. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. **Genetics**, v. 52, n. 1, p.139-144, 1965.

OWENS, D. K.; ALERDING, A. B.; CROSBY, K. C.; BANDARA, A. B.; WESTWOOD, J. H.; WINKEL, B. S. K. Functional analysis of a predicted flavonol synthase gene family in Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 147, n. 22, p. 1046–1061, 2008.

PAIVA, W. O. Divergência genética entre linhagens de melão e a heterose de seus híbridos. **Horticultura Brasileira**, v. 20, n. 1, p. 34-37, 2002.

PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; GUIMARÃES, P. D. S.; LÜDERS, R. R.; GALLO, P. B.; SOUZA, A. D.; LABORDA, P. R.; OLIVEIRA, K. M. Capacidade combinatória, divergência genética entre linhagens de milho e correlação com heterose. **Bragantia**, v. 67, n. 3, p. 639-648, 2008.

PIMENTEL-GOMES, F. **Curso de Estatística Experimental**. x ed. Piracicaba: ESALQ/USP, 1985, 78 p.

RAY, D. K.; MUELLER, N. D.; WEST, P. C.; FOLEY, J. A. Yield Trends are insufficient to double global crop production by 2050. **Plos one**, v. 8, n. 6, p. 1-6, 2013.

RAY, D. K.; RAMANKUTTY, N.; MUELLER, N. D.; WEST, P. C.; FOLEY, J. A. Recent patterns of crop yield growth and stagnation. **Nature Communications**, v. 3, n. 1293, p. 1-7, 2012.

REYNOLDS, M.; LANGRIDGE, P. Physiological breeding. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 31, n. x, p. 162–171, 2016.

SAS INSTITUTE. **Getting started with SAS learning edition**. Cary: SAS Publishing, 2002. 86 p.

SHAPIRO, S.S.; WILK, M.B. An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). **Biometrika**, v. 52, n.3/4, p. 591-611, 1965.

SHARMA, J. R. **Statistical and biometrical techniques in plant breeding**. 5 ed. New Delhi: New age international, 2008. 189 p.

SHULL, G. H. The composition of a field of maize. **American Breeding Association Reports**, v. 4, n. 1, p. 296-301, 1908.

TANAKA, A.; TANAKA, R. Chlorophyll metabolism. **Current Opinion in Plant Biology**. v. 9, n. 3, p. 248–255, 2006.

TREMBLAY, N.; WANG, Z.; CEROVIC, Z.G. Sensing crop nitrogen status with fluorescence indicators. A review. **Agronomy for sustainable Development**. v. 32, n. x, p. 451–464, 2012.

TUKEY, J.W. One degree of freedom for non-additivity. **Biometrics**, v. 5, n. 3, p. 232-242, 1949.

WYNNE, J. C.; EMERY, D. A.; RICE, P. W. Combining ability estimates in *Arachis hypogages* L. II. Field performance of F1 hybrids. **Crop Science**, v. 10, n. 1, p. 713-715, 1970.

YANG, F.; LI, W.; JIANG, N.; YU, H.; MOROHASHI, K.; OUMA, W. Z.; MORALES-MANTILLA, D. E.; GOMEZ-CANO, F. A.; MUKUNDI, E.; PRADA-SALCEDO, L.D. A Maize gene regulatory network for phenolic metabolism. **Molecular Plant**, v. 10, n. 3, p. 498-515, 2017.

## Considerações finais

Torna-se cada vez mais claro a importância da utilização de populações crioulas, ou *landraces*, como fontes de alelos imprescindíveis para que o melhoramento de plantas continue a obter ganhos genéticos. Para a obtenção de híbridos de milho, estas populações podem servir como base para desenvolvimento de linhagens endogâmicas que permitam explorar os efeitos heteróticos e originar combinações híbridas altamente produtivas, e com melhor desempenho em situações de estresse.

De forma complementar, a consideração de atributos fisiológicos como o teor de clorofila, de flavonoides e eficiência do uso de nitrogênio, pode auxiliar na identificação das melhores linhagens e das combinações híbridas mais promissoras, com maior rendimento, adaptabilidade e estabilidade frente a variações de ambientes de cultivo e oscilações climáticas.

O emprego de ferramentas biométricas, como as análises dialélicas, bem como a estimativa das distâncias entre genitores como método preditivo do desempenho híbrido são fundamentais para determinar as melhores combinações e para compreender as ações atuantes no controle genético dos caracteres de interesse.

As informações obtidas nesta dissertação permitem inferir sobre a dinâmica do controle genético de parâmetros fisiológicos não estudados previamente em milho, determinar as capacidades combinatórias e estimar a manifestação dos efeitos heteróticos nas combinações híbridas desenvolvidas. Contudo, é fundamental salientar que estas inferências são válidas para o grupo de genitores considerados neste estudo. Devido a ampla variabilidade genética da espécie, grupos de germoplasma isolados ou não representativos não permitem extrapolar as inferências obtidas.

O capítulo II desta dissertação demonstra que as ações gênicas não-aditivas predominam no controle genético dos componentes de rendimento e dos caracteres morfológicos estudados. Isto possibilita explorar a complementariedade alélica existente entre genitores através da capacidade específica de combinação, e assim obter elevados incrementos na expressão fenotípica dos híbridos F<sub>1</sub>. Tomando o caráter rendimento de grãos por parcela como exemplo, observa-se que a combinação entre os genitores CGF 01 x CGF 03 proporciona incremento de

aproximadamente 400% em relação à sua média. Já para o caráter altura de inserção de espiga, determinante para a ocorrência de acamamento, determinadas combinações possibilitam reduzir sua magnitude (CGF 01 x CGF 05, CGF 06 x CGF 05), permitindo assim a atuação do melhorista.

Outra observação que merece destaque, é a ocorrência de significância para o efeito recíproco verificada nos caracteres comprimento de espiga, número de fileiras de grãos e massa de espiga. Embora esta evidência sugira a presença de DNA extranuclear contribuindo para o controle genético do caráter, ainda é inconclusiva e não permite a clara compreensão das ações gênicas e alélicas envolvidas. De forma prática, esta informação reforça a importância da realização de cruzamentos recíprocos para posicionamento dos genitores nos cruzamentos.

O capítulo III demonstra que as interações alélicas de dominância completa e sobredominância predominam no controle do caráter índice de clorofila. Para o caráter índice de flavonoides, a ação gênica predominante é a dominância completa. Já para o índice de balaço de nitrogênio, as ações de dominância completa e aditividade prevalecem. Entretanto, há indícios de que o número de genes em dominância tenha sido subestimado para todos os caracteres avaliados devido à divergência destes resultados em relação à literatura. Portanto, deve-se ter muita cautela com a interpretação de resultados estatísticos referentes à fenômenos biológicos.

Os capítulos II e III demonstram a ausência de correlação para a distância genética entre linhagens genitoras e a heterose de seus híbridos, impossibilitando o emprego deste método para predição das combinações mais promissoras. É evidente que os efeitos da complementariedade alélica entre combinações específicas contribuíram para a manifestação da heterose de forma mais expressiva que a simples divergência entre genitores. Além disso, deve-se buscar combinações adequadas em um grupo maior de genitores. O número reduzido de genitores avaliados e de grupos formados restringe a eficiência da predição da heterose através da divergência genética entre genitores.

Estudos futuros devem priorizar a utilização de um maior número de linhagens genitoras, apesar da grande dificuldade operacional para realização de cruzamentos dialélicos completos com um maior número de linhagens. Além disso, idealiza-se realizar a avaliação dos híbridos  $F_1$  em diferentes ambientes de cultivo, situação que não foi possível para este estudo devido ao limitado número de sementes obtidas com os cruzamentos.

## **Apêndices**

### Material suplementar

**Tabela 1.** Estimativa da heterose média (h), em percentual (%) e correlação simples (r) entre a distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ) e a heterose (h) para os caracteres altura de planta (AP), altura de inserção da espiga (AE) prolificidade (PRO) e diâmetro de espiga (DE).

Híbrido	AP		AI		PRO		DE	
	H (cm)	H (%)	H (cm)	H %	H (und.)	H %	H (mm)	H%
CGF 01xCGF 02	56.09*	35.63*	43.15*	66.26*	0.26*	38.24*	-0.54 <sup>ns</sup>	-1.20 <sup>ns</sup>
CGF 01xCGF 03	46.33*	28.16*	39.13*	58.17*	0.36*	54.83*	3.35 <sup>ns</sup>	7.88 <sup>ns</sup>
CGF 01xCGF 04	67.46*	41.93*	58.09*	87.98*	0.32*	45.97*	3.14 <sup>ns</sup>	7.68 <sup>ns</sup>
CGF 01xCGF 05	-3.56 <sup>ns</sup>	-1.67 <sup>ns</sup>	-7.92 <sup>ns</sup>	-7.03 <sup>ns</sup>	0.25*	36.03*	5.75*	14.62*
CGF 01xCGF 06	59.80*	32.37*	54.23*	63.08*	0.36*	53.67*	3.56 <sup>ns</sup>	8.71 <sup>ns</sup>
CGF 02xCGF 01	62.83*	39.91*	51.88*	79.67*	0.30*	42.99*	-1.00 <sup>ns</sup>	-2.24 <sup>ns</sup>
CGF 02xCGF 03	86.10*	53.22*	76.41*	114.08*	0.01 <sup>ns</sup>	1.42 <sup>ns</sup>	-0.31 <sup>ns</sup>	-0.71 <sup>ns</sup>
CGF 02xCGF 04	93.16*	58.92*	76.38*	116.17*	-0.02 <sup>ns</sup>	-2.23 <sup>ns</sup>	5.37*	12.82*
CGF 02xCGF 05	74.61*	35.42*	68.55*	61.04*	-0.01 <sup>ns</sup>	-1.97 <sup>ns</sup>	5.81*	14.40*
CGF 02xCGF 06	61.70*	29.19*	59.60*	55.49*	0.02 <sup>ns</sup>	2.81 <sup>ns</sup>	4.67*	11.35*
CGF 03xCGF 01	48.39*	29.41*	40.60*	60.35*	0.23*	34.95*	2.04 <sup>ns</sup>	4.82 <sup>ns</sup>
CGF 03xCGF 02	81.50*	50.38*	74.55*	111.29*	-0.03 <sup>ns</sup>	-3.55 <sup>ns</sup>	0.45 <sup>ns</sup>	1.04 <sup>ns</sup>
CGF 03xCGF 04	117.06*	70.86*	102.36*	150.76*	0.03 <sup>ns</sup>	4.08 <sup>ns</sup>	5.44*	13.76*
CGF 03xCGF 05	90.50*	41.55*	91.07*	79.57*	0.01 <sup>ns</sup>	1.78 <sup>ns</sup>	6.51*	17.15*
CGF 03xCGF 06	76.49*	40.46*	73.50*	83.68*	0.04 <sup>ns</sup>	4.91 <sup>ns</sup>	3.96 <sup>ns</sup>	9.99 <sup>ns</sup>
CGF 04xCGF 01	70.40*	43.76*	55.69*	84.35*	0.22*	32.22*	3.37 <sup>ns</sup>	8.25 <sup>ns</sup>
CGF 04xCGF 02	91.16*	57.66*	79.18*	120.43*	-0.01 <sup>ns</sup>	-1.89 <sup>ns</sup>	1.89 <sup>ns</sup>	4.51 <sup>ns</sup>
CGF 04xCGF 03	128.02*	77.49*	103.76*	152.82*	0.03 <sup>ns</sup>	3.25 <sup>ns</sup>	7.68*	19.42*
CGF 04xCGF 05	47.96*	22.40*	40.91*	36.13*	-0.20*	-21.24*	9.46*	26.01*
CGF 04xCGF 06	74.55*	40.21*	62.73*	72.44*	-0.25*	-27.37*	5.24*	13.81*
CGF 05xCGF 01	-1.18 <sup>ns</sup>	-0.55 <sup>ns</sup>	-3.67 <sup>ns</sup>	-3.26 <sup>ns</sup>	0.32*	46.06*	8.09*	20.59*
CGF 05xCGF 02	72.33*	34.33*	64.99*	57.87*	0.08*	8.47*	1.43 <sup>ns</sup>	3.56 <sup>ns</sup>
CGF 05xCGF 03	90.50*	41.55*	91.07*	79.57*	-0.04 <sup>ns</sup>	-4.28 <sup>ns</sup>	4.23 <sup>ns</sup>	11.13 <sup>ns</sup>
CGF 05xCGF 04	50.16*	23.43*	49.84*	44.02*	-0.01 <sup>ns</sup>	-1.55 <sup>ns</sup>	10.38*	28.57*
CGF 05xCGF 06	0.06 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	-0.35 <sup>ns</sup>	-0.26 <sup>ns</sup>	-0.04 <sup>ns</sup>	-4.95 <sup>ns</sup>	7.22*	19.83*
CGF 06xCGF 01	61.20*	33.13	55.73*	64.83*	0.24*	36.02*	5.12*	12.51*
CGF 06xCGF 02	63.30*	29.94*	54.40*	50.65*	0.02 <sup>ns</sup>	2.81 <sup>ns</sup>	5.73*	13.91*
CGF 06xCGF 03	65.29*	34.54*	55.83*	63.56*	0.14*	15.48*	7.23*	18.26*
CGF 06xCGF 04	24.10*	13.00*	23.60*	27.25*	0.04 <sup>ns</sup>	4.57 <sup>ns</sup>	9.41*	24.79*
CGF 06xCGF 05	-17.66*	-7.42*	-8.68 <sup>ns</sup>	-6.52 <sup>ns</sup>	-0.31*	-33.80*	8.74*	24.00*
r(h/D <sup>2</sup> )	-0,30		-0,35		0,03		0,27	

\*Significativo ao nível de 5% de probabilidade de erro pelo teste  $t$ . <sup>ns</sup> Não significativo.

**Tabela 2.** Estimativa da heterose média (h), em percentual (%) e correlação simples (r) entre a distância generalizada de Mahalanobis (D<sup>2</sup>) e a heterose (h) para os caracteres comprimento de espiga (CE), número de grãos por fileira (NGF), número de fileiras de grãos (NF) e massa de espiga (ME).

Híbrido	CE		NGF		NF		ME	
	H (cm)	H %	H (und.)	H%	H	H %	H	H%
CGF 01xCGF 02	5.25*	47.97*	12.96*	65.85*	-0.60 <sup>ns</sup>	-4.18 <sup>ns</sup>	77.84*	86.08*
CGF 01xCGF 03	4.53*	38.54*	15.11*	80.88*	-1.36 <sup>ns</sup>	-10.12 <sup>ns</sup>	80.76*	88.81*
CGF 01xCGF 04	2.70*	22.89*	6.03 <sup>ns</sup>	29.46 <sup>ns</sup>	0.15 <sup>ns</sup>	1.09 <sup>ns</sup>	50.82*	60.31*
CGF 01xCGF 05	4.48*	45.42*	9.20*	57.32*	-0.07 <sup>ns</sup>	-0.54 <sup>ns</sup>	23.26 <sup>ns</sup>	21.20 <sup>ns</sup>
CGF 01xCGF 06	1.44 <sup>ns</sup>	12.62 <sup>ns</sup>	1.40 <sup>ns</sup>	7.24 <sup>ns</sup>	1.15 <sup>ns</sup>	8.81 <sup>ns</sup>	-7.46 <sup>ns</sup>	-6.70 <sup>ns</sup>
CGF 02xCGF 01	4.17*	38.10*	9.85*	50.05*	-0.99 <sup>ns</sup>	-6.88 <sup>ns</sup>	59.33*	65.61*
CGF 02xCGF 03	2.88*	26.64*	8.62*	48.12*	-0.12 <sup>ns</sup>	-0.91 <sup>ns</sup>	56.03*	82.86*
CGF 02xCGF 04	5.22*	48.26*	16.14*	81.86*	-0.87 <sup>ns</sup>	-6.12 <sup>ns</sup>	137.82*	226.09*
CGF 02xCGF 05	6.83*	76.67*	17.06*	111.65*	-0.62 <sup>ns</sup>	-4.53 <sup>ns</sup>	69.15*	80.04*
CGF 02xCGF 06	0.48 <sup>ns</sup>	3.54 <sup>ns</sup>	-0.15 <sup>ns</sup>	-0.60 <sup>ns</sup>	0.27 <sup>ns</sup>	2.07 <sup>ns</sup>	-9.55 <sup>ns</sup>	-6.88 <sup>ns</sup>
CGF 03xCGF 01	2.78*	23.62*	9.92*	53.14*	0.34 <sup>ns</sup>	2.56 <sup>ns</sup>	46.25*	50.86*
CGF 03xCGF 02	2.82*	26.17*	11.58*	64.68*	0.01 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	64.35*	95.17*
CGF 03xCGF 04	2.29 <sup>ns</sup>	19.73 <sup>ns</sup>	7.60*	40.63*	-0.45 <sup>ns</sup>	-3.36 <sup>ns</sup>	66.71*	108.53*
CGF 03xCGF 05	4.91*	50.47*	11.50*	80.52*	2.19*	17.13*	38.23 <sup>ns</sup>	43.99 <sup>ns</sup>
CGF 03xCGF 06	0.85 <sup>ns</sup>	7.59 <sup>ns</sup>	4.14 <sup>ns</sup>	23.51 <sup>ns</sup>	1.85 <sup>ns</sup>	14.58 <sup>ns</sup>	8.36 <sup>ns</sup>	9.43 <sup>ns</sup>
CGF 04xCGF 01	4.05*	34.37*	10.37*	50.61*	-1.58 <sup>ns</sup>	-11.54 <sup>ns</sup>	62.57*	74.24*
CGF 04xCGF 02	5.97*	55.12*	14.74*	74.74*	-1.42 <sup>ns</sup>	-9.91 <sup>ns</sup>	112.89*	185.20*
CGF 04xCGF 03	5.38*	46.27*	15.47*	82.64*	-0.38 <sup>ns</sup>	-2.86 <sup>ns</sup>	117.74*	191.55*
CGF 04xCGF 05	6.79*	69.69*	14.36*	89.23*	0.71 <sup>ns</sup>	5.46 <sup>ns</sup>	86.96*	108.36*
CGF 04xCGF 06	3.89*	34.39*	8.56*	44.08*	1.24 <sup>ns</sup>	9.65 <sup>ns</sup>	54.55*	66.55*
CGF 05xCGF 01	5.78*	58.58*	11.27*	70.18*	2.36*	17.97*	37.63 <sup>ns</sup>	34.30 <sup>ns</sup>
CGF 05xCGF 02	5.98*	67.10*	15.81*	103.42*	-1.16 <sup>ns</sup>	-8.48 <sup>ns</sup>	61.59*	71.29*
CGF 05xCGF 03	2.85*	29.29*	9.79*	68.51*	0.69 <sup>ns</sup>	5.42 <sup>ns</sup>	27.57 <sup>ns</sup>	31.72 <sup>ns</sup>
CGF 05xCGF 04	5.26*	54.04*	10.11*	62.82*	1.12 <sup>ns</sup>	8.60 <sup>ns</sup>	63.63*	79.29*
CGF 05xCGF 06	4.19*	44.53*	7.60*	50.66*	0.75 <sup>ns</sup>	6.11 <sup>ns</sup>	7.53 <sup>ns</sup>	7.01 <sup>ns</sup>
CGF 06xCGF 01	3.45*	30.16*	11.00*	56.74*	1.15 <sup>ns</sup>	8.81 <sup>ns</sup>	49.52*	44.44*
CGF 06xCGF 02	1.37 <sup>ns</sup>	10.07 <sup>ns</sup>	7.84*	30.78*	0.93 <sup>ns</sup>	7.18 <sup>ns</sup>	28.70 <sup>ns</sup>	20.69 <sup>ns</sup>
CGF 06xCGF 03	2.16 <sup>ns</sup>	19.16 <sup>ns</sup>	12.50*	70.96*	2.75*	21.62*	51.85*	58.51*
CGF 06xCGF 04	3.27*	28.92*	4.96 <sup>ns</sup>	25.55 <sup>ns</sup>	1.46 <sup>ns</sup>	11.34 <sup>ns</sup>	49.33*	60.19*
CGF 06xCGF 05	5.61*	59.57*	14.40*	96.00*	2.57*	20.86*	33.09 <sup>ns</sup>	30.81 <sup>ns</sup>
r(h/D2)	0,36		0,32		0,24		-0,30	

\*Significativo ao nível de 5% de probabilidade de erro pelo teste *t*. <sup>ns</sup> Não significativo.

**Tabela 3.** Estimativa da heterose média (h), em percentual (%) e correlação simples (r) entre a distância generalizada de Mahalanobis (D<sup>2</sup>) e a heterose (h) para os caracteres massa de grãos (MG), diâmetro de sabugo (DS), massa de sabugo (MS), massa de cem grãos (MCG) e rendimento de grãos (RG).

Híbrido	MG		DS		MS		MCG		RP	
	H	H%	H	H%	H	H%	H	H%	H	H%
CGF 01xCGF 02	70.62*	101.97*	-0.810 <sup>ns</sup>	-3.00 <sup>ns</sup>	9.81*	51.67*	1.90 <sup>ns</sup>	5.80 <sup>ns</sup>	2.93*	267.01*
CGF 01xCGF 03	74.90*	110.64*	-1.53 <sup>ns</sup>	-5.81 <sup>ns</sup>	6.94 <sup>ns</sup>	31.37 <sup>ns</sup>	5.69 <sup>ns</sup>	16.85 <sup>ns</sup>	4.09*	406.96*
CGF 01xCGF 04	45.30*	70.71*	-1.37 <sup>ns</sup>	-5.02 <sup>ns</sup>	8.02*	45.33*	11.08*	39.87*	2.30*	215.52*
CGF 01xCGF 05	21.89 <sup>ns</sup>	25.08 <sup>ns</sup>	0.89 <sup>ns</sup>	3.57 <sup>ns</sup>	1.43 <sup>ns</sup>	7.19 <sup>ns</sup>	9.68*	35.36*	0.69 <sup>ns</sup>	37.98 <sup>ns</sup>
CGF 01xCGF 06	-2.82 <sup>ns</sup>	-3.23 <sup>ns</sup>	0.39 <sup>ns</sup>	1.52 <sup>ns</sup>	-2.13 <sup>ns</sup>	-9.99 <sup>ns</sup>	1.81 <sup>ns</sup>	5.73 <sup>ns</sup>	0.96 <sup>ns</sup>	50.69 <sup>ns</sup>
CGF 02xCGF 01	56.23*	81.18*	-1.70 <sup>ns</sup>	-6.32 <sup>ns</sup>	6.93 <sup>ns</sup>	36.47 <sup>ns</sup>	0.78 <sup>ns</sup>	2.40 <sup>ns</sup>	2.79*	254.25*
CGF 02xCGF 03	57.99*	115.42*	-0.92 <sup>ns</sup>	-3.52 <sup>ns</sup>	-0.34 <sup>ns</sup>	-1.78 <sup>ns</sup>	-0.06 <sup>ns</sup>	-0.18 <sup>ns</sup>	1.51*	127.66*
CGF 02xCGF 04	117.00*	250.96*	0.18 <sup>ns</sup>	0.69 <sup>ns</sup>	19.85*	135.25*	7.22*	26.33*	2.74*	220.24*
CGF 02xCGF 05	53.25*	76.27*	1.52 <sup>ns</sup>	6.10 <sup>ns</sup>	13.78*	81.46*	6.24*	23.10*	2.34*	117.30*
CGF 02xCGF 06	-3.63 <sup>ns</sup>	-3.18 <sup>ns</sup>	1.56 <sup>ns</sup>	6.23 <sup>ns</sup>	-2.12 <sup>ns</sup>	-8.57 <sup>ns</sup>	3.97 <sup>ns</sup>	12.30 <sup>ns</sup>	-0.89 <sup>ns</sup>	-25.88 <sup>ns</sup>
CGF 03xCGF 01	34.08 <sup>ns</sup>	50.34 <sup>ns</sup>	-0.47 <sup>ns</sup>	-1.79 <sup>ns</sup>	1.41 <sup>ns</sup>	6.38 <sup>ns</sup>	4.23 <sup>ns</sup>	12.54 <sup>ns</sup>	1.88*	187.48*
CGF 03xCGF 02	63.50*	126.38*	-0.72 <sup>ns</sup>	-2.74 <sup>ns</sup>	3.63 <sup>ns</sup>	18.98 <sup>ns</sup>	-2.78 <sup>ns</sup>	-8.33 <sup>ns</sup>	1.30*	110.05*
CGF 03xCGF 04	60.62*	134.55*	-1.37 <sup>ns</sup>	-5.18 <sup>ns</sup>	2.05 <sup>ns</sup>	11.54 <sup>ns</sup>	6.46*	22.72*	1.56*	136.00*
CGF 03xCGF 05	38.18 <sup>ns</sup>	55.94 <sup>ns</sup>	1.25 <sup>ns</sup>	5.13 <sup>ns</sup>	3.34 <sup>ns</sup>	16.69 <sup>ns</sup>	6.06 <sup>ns</sup>	21.63 <sup>ns</sup>	1.28*	67.30*
CGF 03xCGF 06	7.04 <sup>ns</sup>	10.27 <sup>ns</sup>	1.07 <sup>ns</sup>	4.33 <sup>ns</sup>	-3.81 <sup>ns</sup>	-17.73 <sup>ns</sup>	-0.59 <sup>ns</sup>	-1.84 <sup>ns</sup>	0.19 <sup>ns</sup>	9.60 <sup>ns</sup>
CGF 04xCGF 01	54.23*	84.63*	-1.94 <sup>ns</sup>	-7.12 <sup>ns</sup>	10.84*	61.27*	7.46*	26.86*	2.73*	256.10*
CGF 04xCGF 02	92.05*	197.45*	-0.94 <sup>ns</sup>	-3.48 <sup>ns</sup>	18.96*	129.23*	6.78*	24.74*	2.26*	181.98*
CGF 04xCGF 03	103.92*	230.65*	0.37 <sup>ns</sup>	1.41 <sup>ns</sup>	10.15*	56.96*	8.78*	30.88*	2.80*	243.67*
CGF 04xCGF 05	75.88*	117.40*	0.99 <sup>ns</sup>	3.92 <sup>ns</sup>	11.07*	70.92*	14.15*	64.21*	1.63*	83.08*
CGF 04xCGF 06	41.35*	63.70*	0.34 <sup>ns</sup>	1.34 <sup>ns</sup>	5.87 <sup>ns</sup>	34.43 <sup>ns</sup>	6.08*	23.24*	0.19 <sup>ns</sup>	9.25 <sup>ns</sup>
CGF 05xCGF 01	30.91 <sup>ns</sup>	35.42 <sup>ns</sup>	1.02 <sup>ns</sup>	4.09 <sup>ns</sup>	10.05*	50.41*	10.67*	38.94*	0.68 <sup>ns</sup>	37.82 <sup>ns</sup>
CGF 05xCGF 02	44.97*	64.40*	0.92 <sup>ns</sup>	3.70 <sup>ns</sup>	16.27*	96.18*	5.74 <sup>ns</sup>	21.24 <sup>ns</sup>	1.98*	98.98*
CGF 05xCGF 03	27.66 <sup>ns</sup>	40.53 <sup>ns</sup>	-0.05 <sup>ns</sup>	-0.23 <sup>ns</sup>	-1.50 <sup>ns</sup>	-7.50 <sup>ns</sup>	1.61 <sup>ns</sup>	5.74 <sup>ns</sup>	0.63 <sup>ns</sup>	33.25 <sup>ns</sup>
CGF 05xCGF 04	52.40*	81.07*	1.93 <sup>ns</sup>	7.66 <sup>ns</sup>	11.22*	71.90*	13.36*	60.64*	1.76*	89.47*
CGF 05xCGF 06	2.80 <sup>ns</sup>	3.18 <sup>ns</sup>	3.27 <sup>ns</sup>	13.90 <sup>ns</sup>	4.72 <sup>ns</sup>	24.49 <sup>ns</sup>	6.89*	26.71*	-0.43 <sup>ns</sup>	-15.64 <sup>ns</sup>
CGF 06xCGF 01	38.20 <sup>ns</sup>	43.63 <sup>ns</sup>	0.42 <sup>ns</sup>	1.66 <sup>ns</sup>	6.37 <sup>ns</sup>	29.81 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>ns</sup>	3.17 <sup>ns</sup>	1.92*	100.80*
CGF 06xCGF 02	26.39 <sup>ns</sup>	23.12 <sup>ns</sup>	0.58 <sup>ns</sup>	2.31 <sup>ns</sup>	0.72 <sup>ns</sup>	2.92 <sup>ns</sup>	0.32 <sup>ns</sup>	1.01 <sup>ns</sup>	-0.17 <sup>ns</sup>	-5.14 <sup>ns</sup>
CGF 06xCGF 03	50.28*	73.36*	1.02 <sup>ns</sup>	4.13 <sup>ns</sup>	-2.75 <sup>ns</sup>	-12.81 <sup>ns</sup>	-4.45 <sup>ns</sup>	-13.84 <sup>ns</sup>	1.60*	80.80*
CGF 06xCGF 04	44.37*	68.35*	4.54*	17.60*	3.37 <sup>ns</sup>	19.79 <sup>ns</sup>	11.16*	42.61*	1.61*	78.64*
CGF 06xCGF 05	30.01 <sup>ns</sup>	34.06 <sup>ns</sup>	2.70 <sup>ns</sup>	11.49 <sup>ns</sup>	4.68 <sup>ns</sup>	24.27 <sup>ns</sup>	5.56 <sup>ns</sup>	21.56 <sup>ns</sup>	-0.51 <sup>ns</sup>	-18.40 <sup>ns</sup>
r(h/D2)	-0,33		0,24		-0,03		0,19		-0,39	

\*Significativo ao nível de 5% de probabilidade de erro pelo teste *t*. <sup>ns</sup> Não significativo

