



**FERNANDO HENRIQUE RIBEIRO BARROZO
TOLEDO**

**CONTROLE GENÉTICO E INTER-RELAÇÃO DE UM
CARÁTER DE LIMIAR E OUTROS COMPONENTES
DA ESPIGA DO MILHO**

**LAVRAS - MG
2010**

FERNANDO HENRIQUE RIBEIRO BARROZO TOLEDO

**CONTROLE GENÉTICO E INTER-RELAÇÃO DE UM CARÁTER DE
LIMIAR E OUTROS COMPONENTES DA ESPIGA DO MILHO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador
Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

**LAVRAS - MG
2010**

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca da UFLA**

Toledo, Fernando Henrique Ribeiro Barrozo.

Controle genético e inter-relação de um caráter de limiar e outros componentes da espiga do milho / Fernando Henrique Ribeiro Barrozo Toledo. – Lavras : UFLA, 2010.

60 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2010.

Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho.

Bibliografia.

1. Melhoramento de plantas. 2. Genética quantitativa. 3. Análise de trilha. 4. Caracteres de limiar I. Universidade Federal de Lavras.

II. Título.

CDD – 631.523

FERNANDO HENRIQUE RIBEIRO BARROZO TOLEDO

**CONTROLE GENÉTICO E INTER-RELAÇÃO DE UM CARÁTER DE
LIMIAR E OUTROS COMPONENTES DA ESPIGA DO MILHO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 05 de julho de 2010.

Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

UFLA

PhD. César Augusto Brasil Pereira Pinto

UFLA

Dr. Renato Ribeiro de Lima

UFLA

Dr. Magno Antonio Patto Ramalho
Orientador

LAVRAS - MG

2010

*Aos meus avós Toledo, Ademar, Tiba, Nenê e a minha tia Nizia
aos professores Juarez, Gabardo, Vander, Valmiqui e Vismar
pela confiança, e em reconhecimento.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Aos meus Pais, Anselmo e Maria Amelia, meu irmão Luiz Felipe e aos meus tios, tias, primas e demais familiares em reconhecimento ao afeto e apoio incondicional.

A Universidade Federal de Lavras, ao programa de pós graduação em Genética e Melhoramento e ao CNPq pela oportunidade e financiamento à realização desse trabalho.

Ao professor, mais que orientador, e amigo Magno Ramalho e esposa pela oportunidade, orientação, aconselhamentos e acolhida. Aos professores de ontem e hoje Juarez, Vander, Vamiqui, Vismar, João Cândido, César, José Airton, Flávia, Bosco, Elaine, Lisete e a Doutora Ângela, pelos ensinamentos transmitidos, estes serão eternizados.

Àqueles que de uma forma ou de outra estiveram envolvidos com a realização do trabalho Elaine, Heloiza, Irondina, Du, Zélia, Rafaela, Lamartine, Léo, Lindolfo, Professor Renato, Walmes e a Fernanda Bustamante meus sinceros agradecimentos.

À equipe de trabalho Fernando G., Emiliano, Constantino, Rodrigo Balbi, Denys, Vavá, Matheus, Carlos Henrique, Ulisses, Hugo e Edivaldo e aos demais colegas do GEN, Carolina, Cristiane, Flávia F., Flávia M., Geysa, Guilherme R., Gustavo B., Isabela, Joyce, Lidiane e Ranoel, pelo convívio descontraído e agradável.

Aos amigos que em fiz Lavras Guilherme, Pedro, Ricardo, Paulo Edu, Jerônimo, Lucas, Juliano, Zé Antônio, Bráulio, Guilherme, Julião e as meninas Fabíola, Izabel e Marcela, por tornarem agradável esse período e pelos momentos vividos, vocês sabem.

Aos amigos Flopitos, Menestréis e Agrônomos que agradeço por meios de Polenta, Pirula, Brunetti, Marcelo, Miron, Nelson, Vitor, Butina, Casico, Diego, Oliveira, Renan, Xina, Camila, Betina, Eloana, Faisal, Jonas, Júlio e Nicolás pelo convívio, mesmo que distante.

À todos aqueles que estiveram apoiando, incentivando e torcendo, meu honesto Muito Obrigado.

“... Je n’avais pas besoin de cette hypothèse ...”
Pierre Simon Laplace, em resposta à Napoleão Bonaparte.
Annuit coeptis

RESUMO

Informações sobre o controle genético dos caracteres da espiga de milho são escassas, especialmente dos milhos tropicais. O conhecimento desse controle genético é importante sobretudo porque é esperado que a maioria deles sejam componentes primários da produtividade de grãos. O objetivo desse trabalho foi obter informações sobre o controle genético de alguns caracteres da espiga de milho e o seu interrelacionamento com a produtividade de grãos. O caráter número de fileiras de grãos da espiga apresenta distribuição descontínua. Caracteres desse tipo são conceituados como de limiar. Para isto, foi efetuado o cruzamento entre as linhagens Geneze 3 (*G3*) com muitas fileiras de grãos e as linhagens Argentino IV (*A4*) e Dente de Cravo (*DC*) com poucas fileiras de grãos. Foram obtidas as gerações F_1 , F_2 e os dois retrocruzamentos RC_{11} e RC_{21} . Essas populações foram avaliadas no campo e obtido os seguintes caracteres da espiga: comprimento, diâmetro, número de fileiras, peso de 100 grãos, peso total de grãos e número de grãos. O controle genético foi estudado por meio das estimativas dos componentes de média e variância. Estimou-se também as correlações entre os caracteres dois a dois e posteriormente foi obtido o coeficiente de trilha, tendo como variável dependente a produção de grãos. No caso do número de fileiras, as análises foram também realizadas pela metodologia proposta por Wright, pormenorizada por Falconer e Mackay (1995) para os caracteres de limiar. Constatou-se que: o controle genético dos caracteres da espiga do milho é devido a interações alélicas predominantemente aditivas, exceto a produtividade por planta que apresentou predominância de efeitos de dominância; a análise do controle genético do número de fileiras de grãos, tanto pelo Método dos Quadrados Mínimos, quanto pela metodologia de proposta por Wright, apresentou resultados similares em termos interpretativos. Essa correspondência é função do ajustamento dos dados a distribuição normal; e o caráter que mais explicou a variação na produtividade de grãos foi o número de grãos por planta. O uso desse caráter, na seleção indireta é limitado porque a sua obtenção demanda mais recurso que a produtividade de grãos.

Palavras-chave: Melhoramento de Plantas. Genética Quantitativa. Caracteres de Limiar. Análise de Trilha.

ABSTRACT

Information about the inheritance of traits from the maize's ear is scarce, especially from tropical maize. Knowledge of this genetic control is especially important because it is expected that most of them are primary components of grain yield. The aim of this study was to obtain information about the genetic control of some traits of the maize's ear and its interrelationships with grain yield. The trait number of grain rows presents discontinuous distribution. Characters like these are conceptualized as threshold traits. For this, crosses were made between the inbred Geneze 3 (*G3*) with many grain rows and the inbreds Argentino IV (*A4*) and Dente de Cravo (*DC*) with fewer number of grain rows. The F_1 , F_2 and the two backcrosses RC_{11} e RC_{21} generations were obtained. These populations were evaluated under field conditions and the following ear traits were obtained: length, diameter, row number, hundred grain weight, total grain weight and grain number. The genetic control was achieved through estimates of generation means and variance analysis. Correlations between pair traits were also estimated and subsequently obtained the path coefficient, taking yield as the dependent variable. For the number of grain rows, analysis was also performed by the methodology of Wright, detail by Falconer and Mackay, (1995) for threshold traits. It was found that the genetic control of characters from the maize cob is due predominantly by additive interactions, but yield showed a predominance of dominance effects; inheritance of the number of grain rows, both by the Least Squares and the Wright's methodologies gave similar results. This correspondence is a function of adjusting the data to normal distribution; and the character that best explained the variation in grain yield was the number of grains per plant. Using this trait for indirect selection is limited, because it demands more resources to achieve than the grain yield.

Keywords: Crop Improvement. Quantitative Genetics. Threshold Traits. Path Analysis.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	REFERENCIAL TEÓRICO	11
2.1	Morfologia floral do milho	11
2.1.1	Ontogenética da inflorescência feminina	11
2.1.2	Polinização e fertilização	14
2.2	Controle genético de caracteres da espiga do milho	15
2.3	Caracteres de limiar	16
2.4	Correlação entre caracteres	24
2.4.1	Análise de trilha	26
3	MATERIAL E MÉTODOS	28
3.1	Obtenção dos dados	28
3.2	Estimação dos parâmetros genéticos e fenotípicos	29
3.2.1	Componentes de média	29
3.2.2	Componentes de variância	31
3.2.3	Limiar	32
3.3	Correlações	33
3.4	Análise de Trilha	34
4	RESULTADOS	35
5	DISCUSSÃO	49
6	CONCLUSÕES	54
	REFERÊNCIAS	55

1 INTRODUÇÃO

O milho é uma das espécies de planta cultivada que possui mais informações a respeito do controle genético dos seus caracteres. Existem muitas informações associadas a produção, cor de grãos e prolificidade. Contudo, alguns caracteres, infelizmente, têm recebido menos atenção. Quando se relaciona caracteres da espiga, as informações são ainda mais escassas. Um caráter da espiga é o número de fileiras, que sempre é par. Porém a variação nesse número é grande. Curiosamente, a primeira pesquisa a respeito do controle genético do número de fileiras foi realizada por East (1910), um dos pioneiros da genética quantitativa, sendo encontradas novas informações a respeito desse caráter somente depois de mais de 90 anos (SRDIC; PAJIC; DRINIC-MLADENOVIC, 2007; ROSS; HALLAUER; LEE, 2006).

O número de fileiras de grãos se enquadra no conceito da literatura, de caráter de limiar (*threshold*), de umbral ou quase-contínuos (LYNCH; WALSH, 1997). São caracteres que apresentam distribuição descontínua, mas provavelmente apresentam controle poligênico. Wright (1934a, 1934b) foi o primeiro a estudar caracteres desse tipo. Ele propôs estudo do controle genético de tais caracteres supondo que, mesmo as observações se dando discretamente, há uma distribuição normal numa escala subjacente. O estudo de caracteres de limiar é encontrados na literatura, especialmente relacionados aos animais. Além de, na maioria dos casos, são caracteres que apresentam poucos limiares.

A produção de grãos de uma planta é resultado da ação de vários caracteres. No caso do milho, a produção é função de alguns caracteres da espiga, os quais têm um interrelacionamento pouco estudado.

Do exposto, realizou-se o presente trabalho para obter informações do controle genético dos caracteres da espiga de milho, compreender como eles se inter-relacionam e também verificar se os parâmetros genéticos estimados de um caráter de limiar, como o número de fileiras de grãos, variam em função da metodologia empregada na análise.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Morfologia floral do milho

O milho (*Zea mays* L.) é da família das Poáceas (gramíneas), subfamília Panicoideae e tribo Maydeae. É uma planta diplóide, com $2n = 20$ cromossomos e monoica (MARCOS-FILHO, 2005). Por ter uma taxa de autofecundação normalmente inferior a 5%, caracteriza-se como espécie alógama, com polinização predominantemente anemófila (LUNA et al., 2001).

Durante grande parte do desenvolvimento da planta, a inflorescência masculina se mantém no interior do colmo. Dependendo da temperatura e da cultivar, ela irá surgir aproximadamente de 40 a 60 dias após a emergência. Esse momento é considerado o início do florescimento, estágio V9 na fenologia de Fancelli (2002). A inflorescência estaminada, o pendão, consiste de uma panícula, com eixo central denominado ráquis. Nesse eixo surgem ramificações laterais, que podem se ramificar. Localizados ao longo das ramificações, os androceus (órgãos reprodutores masculinos), estão dispostos aos pares, arranjados alternadamente, sendo um sésil e outro pedunculado. A origem do pendão se dá por diferenciação do meristema apical, poucos dias após a emergência da plântula.

A inflorescência feminina (flor pistilada), que originará a espiga, é semelhante a um colmo com entrenós muito próximos. Sua estrutura é similar ao ramo central, com folhas opostas que se inserem nos nós da sua base (LEON, 1987). Elas surgem por diferenciação das gemas existentes nas axilas foliares do colmo, constituídas de palha, sabugo e as inflorescências propriamente ditas. A palha é uma sobreposição de bainhas foliares, originada de um único nó, que envolvem a espiga (VIANA et al., 1999).

2.1.1 Ontogenética da inflorescência feminina

As espigas desenvolvem-se no ápice do ramo axiliar, protegida por uma estrutura de folhas modificadas que quando maduras são denominadas de palhas. Essas folhas diferenciam-se das normais por terem duas nervuras, não terem lígula,

terem bainhas mais largas e delicadas que as folhas normais e possuem lâminas extremamente reduzidas, chegando, às vezes, a desaparecer (LEON, 1987).

As gemas laterais primeiramente se desenvolvem como ramos, só depois as diferenças tornam-se evidentes. Em gemas normais o ramo permanece pequeno e depois morre, enquanto que nas espigas ele persiste e torna-se grande, formando o receptáculo onde se inserirão as folhas que originarão a palha. Essas gemas são mais delgadas, com internódios mais curtos, o que permite às folhas envolver a espiga (KIESSELBACH, 1999).

Os estágios da diferenciação da espiga são, de certo modo, correspondentes ao da inflorescência masculina. A diferença é que na inflorescência masculina não há o envolvimento de gemas axilares. Só após o desenvolvimento inicial completo das folhas da palha é que o meristema da espiga alonga-se para originar o começo da mesma. Essa etapa, entretanto, ocorre logo após a diferenciação do pendão na inflorescência masculina.

A maioria dos meristemas axilares são potenciais espigas que abortam durante o desenvolvimento, persistindo apenas uma ou duas (SASS; LOEFFEL, 1959). Em certos cultivares aparecem inflorescências laterais, determinando num mesmo ramo, uma espiga terminal e outra lateral (LEON, 1987). Esse fenômeno, denominado espigas gêmeas, já foi objeto de estudo de Frank e Hallauer (1997), segundo os autores, essa característica pode ser interpretada como caráter de limiar, com penetrância incompleta e expressividade variável.

Nos seus primórdios, a superfície do sabugo é lisa, entretanto, com o seu desenvolvimento, protuberâncias alternadas se formam em fileiras da base da espiga para o seu ápice (KIESSELBACH, 1999). As flores estaminadas se inserem, aos pares, no eixo cilíndrico seguindo um espiral (LEON, 1987). Cada uma dessas protuberâncias origina dois lóbulos, e cada um deles originará um gineceu (espigueta) com duas flores. Entretanto, apenas uma delas persistirá. Após a polinização, cada gineceu, que persistiu, originará um grão. Desse modo, as fileiras das espigas são quase sempre aos pares. Espiguetas dispõem-se aos pares, formando um espiral em torno do sabugo, alinhando-se em fileiras longitudinais. A estrutura aparente do sabugo é que está relacionada à alternância de espiguetas em pares adjacentes (KIESSELBACH, 1999).

Ocorrem às vezes espigas cujos grãos não estão distribuídos em fileiras. Esse fenótipo é denominado de ramoso, sendo controlado por um único alelo recessivo. Isto ocorre porque, em presença desse alelo, as duas espiguetas são férteis (KEMTON, 1913). É importante salientar contudo que, mesmo em genótipos com esta conformação, foi comprovado que as espiguetas também estão colocadas aos pares em espiral (LEON, 1987).

A constituição da espiguetta é semelhante a da flor estaminada: um par de glumas externas, duas lemas e duas páleas. Estas estão tão reduzidas que, na espiga madura, só são perceptíveis na base do grão e soltam-se facilmente, sendo muito delgadas parecendo flocos (LEON, 1987). As flores ocorrem às centenas nas espigas, dispostas em fileiras duplas onde, via de regra, apenas a flor superior é funcional. Uma flor apresenta um pistilo funcional com ovário basal único e estilete longo, os estames e as lodículas abortam e é parcialmente envolvida pela lema e pálea (LENZ, 1948). Elas têm na sua constituição um megasporócito situado na parte basal da flor, aderido ao sabugo (DUMAS; MOGENSEN, 2003).

No meristema da flor superior da espiguetta dá-se a formação de três carpelos convergentes, em crescimento centrífugo. Estes diferenciam-se para formarem o pistilo funcional de forma análoga ao encontrado em muitas outras monocotiledôneas (KIESSELBACH, 1999). A parte acima de onde se unem os carpelos originará um óvulo sésil, constituído de um único núcleo com dois tegumentos. Junto ao tegumento placentar, não há nenhuma haste do óvulo bem definida, esta desenvolve-se muito depois da micrópila, tornando-se quase basal (MILLER, 1919).

Como existem três carpelos, durante o desenvolvimento os dois anteriores separam-se, formando o interior do estilo. Um feixe vascular passa através de cada um desses carpelos no interior do estilo, extendendo-se em uma ponta bifurcada (KIESSELBACH, 1999). Muito raramente, o carpelo posterior também toma parte na formação do estilo. Nesse caso, há formação de três feixes vasculares, com três pontas, ao contrário das duas usuais (LAUBENGAYER, 1948).

A superfície externa do estilo torna-se recoberta de tricomas, que são desenvolvimentos das células do tecido da epiderme. Estes são muito numerosos nas pontas do estilete. Quando completamente desenvolvido, o estilete é composto de quatro fileiras de células com tal arranjo, sendo que o espaço celular entre essas

células forma uma abertura contínua (CROZIER, 1888). É na base do estilete onde se encontra a região de crescimento, assim há uma contínua alongação da estrutura até que a fertilização aconteça. Após a fertilização, a zona de crescimento do estilete desidrata e ele morre (KIESELBACH, 1999).

O estigma corresponde a um estilete muito pequeno, sem tricomas, acima da região de crescimento, sendo a parte ramificada análoga às outras gramíneas. Já a parte que se forma devido ao crescimento, é adicional ao estigma, não guardando qualquer correspondência com a maioria das outras gramíneas (KIESELBACH, 1999). Ao conjunto estilo-estigma denomina-se cabelo, este é um filamento de conexão entre o estigma e o megasporócito.

2.1.2 Polinização e fertilização

Após o término da microsporogênese, a célula haplóide que originará o grão de pólen sofre duas endomitoses. Na primeira originará uma célula com dois núcleos: um vegetativo e outro germinativo (espermátide). Esse último sofre nova divisão gerando duas espermátides.

Os grãos de pólen, que são lançados pelo pendão, para germinar deverão ser interceptados por um estilete "fresco". Entretanto, vários gametófitos podem germinar sobre um mesmo estilete, obviamente apenas um chegará a fertilizar (KIESELBACH, 1999).

Estimativas para as cultivares de milho temperado, que possuem pendão menor que as cultivares tropicais, produzem, em média, cerca de 25 milhões de grãos de pólen por planta. Considerando uma população de 50.000 plantas por hectare, a área ocupada por planta é de $0,20 m^2$, ou seja, produz aproximadamente 12.500 grãos de pólen por cm^2 . É estimado que a área ocupada pelo estilo/estigma seja de $25,8 cm^2 \times planta^{-1}$, então devem ser depositados em média 322.500 grãos-de-pólen $\times espiga^{-1}$. Se uma espiga produzir 500 sementes, é esperado que em cada estilo/estigma ocorram 645 grãos de pólen. A competição entre eles é enorme, pois apenas um irá fertilizar a oosfera (RAMALHO; SILVA, 2004).

No processo da polinização, o grão de pólen é capturado pelos estiletos, germinando somente após entrar no interior dos mesmos, já que são eles que irão

suprir com a umidade necessária a sua germinação e à emissão do tubo polínico por meio do poro germinativo. O tubo polínico pode seguir a superfície do estilete, mas usualmente ele segue entre as células da bainha, ao redor do tecido vascular até a base do estilete (CROZIER, 1888). Nessa fase, secreções do sistema vascular "empacotam" o tubo polínico e ele penetra na cavidade do ovário, onde um feixe do sistema vascular volta-se para baixo, estendendo-se de dentro do carpelo para a micrópila (KIESSELBACH, 1999).

Antes do saco embrionário ser alcançado pelo tubo polínico, a ponta do mesmo cresce entre as protuberâncias do tecido nucelar. Na entrada do saco embrionário há um rompimento do tubo polínico que libera as duas espermatídes. A fusão de um dos núcleos germinativos com o óvulo origina o zigoto, com $2n = 20$ cromossomos, reconstituindo o número diplóide da espécie. O outro núcleo espermático fundir-se-á com os dois núcleos polares do mesocisto do óvulo estabelecendo as células primárias do endosperma com $3x = 30$ cromossomos (dois conjuntos do genitor feminino e um do masculino). Esse tecido constituirá cerca de 80% do peso final do grão (KIESSELBACH, 1999).

2.2 Controle genético de caracteres da espiga do milho

A cultura do milho é uma das espécies que possui mais informações a respeito do controle genético dos seus caracteres. Neuffer, Coe e Wessler (1997) apresentam um levantamento dos principais genes já descritos especialmente a caracteres associados à composição química dos grãos. Contudo, a respeito de caracteres morfológicos dos grãos, as informações são menos frequentes. A maioria delas estão associadas à cor de grãos. Com relação ao peso de grãos, formato e etc, os relatos são em menor número (DAVIDE, 2009).

Quando se relaciona a caracteres da espiga, as informações são ainda mais escassas. O caráter prolificidade, número de espigas por planta, tem grande apelo econômico, contudo, o seu controle genético ainda é controverso. Um outro caráter da espiga é o número de fileiras. Como já mencionado, ele sempre é par, mas a variação nesse número é grande. Provavelmente a primeira pesquisa a respeito do controle genético do número de fileiras foi realizada por East (1910), um dos

pioneiros da genética quantitativa.

Foram encontradas novas informações a respeito desse caráter somente depois de mais de 90 anos (SRDIC; PAJIC; DRINIC-MLADENOVIC, 2007; ROSS; HALLAUER; LEE, 2006). Infelizmente nesses trabalhos, ao que tudo indica, a amplitude de variação no número de fileiras dos genitores foi relativamente pequena. Ross, Hallauer e Lee (2006) avaliaram as gerações F_2 e $F_{2:3}$ do cruzamento de duas linhagens temperadas, identificando 10 *QTL's* envolvidos com a expressão do caráter na geração F_2 e 12 na $F_{2:3}$. Enfatizaram que os *QTL's* na geração $F_{2:3}$ explicaram mais de 50% da variação do caráter e houve predominância de efeitos aditivos. Já na pesquisa de Srdic, Pajic e Drinic-Mladenovic (2007), que utilizaram em cruzamento dialélico apenas linhagens temperadas, salientaram o efeito aditivo na manifestação do caráter.

A dificuldade no estudo desses caracteres é que, mesmo tendo controle poligênico, a expressão fenotípica dá-se discretamente. Isso provavelmente restringe as informações a esse respeito.

2.3 Caracteres de limiar

Os caracteres em que os melhoristas trabalham podem ter distribuições contínuas e descontínuas. Quando apresentam distribuição descontínua, são normalmente monogênicos ou oligogênicos e pouco influenciados pelo ambiente. Caracteres quantitativos são geralmente controlados por muitos genes com pequenos efeitos e a distribuição de frequências fenotípicas resulta em uma distribuição contínua (KEARSEY; POONI, 1996). É vasta a literatura explicativa de metodologias de análise da herança de tais caracteres (BERNARDO, 2002; WRICKE; WEBER, 1986).

Pode ser identificado também um tipo de caráter biológico que varia de maneira descontínua, mas não apresenta controle monogênico e/ou oligogênico. Caracteres desse tipo são conhecidos como de limiar (*threshold*), de umbral ou quase-contínuos (FALCONER; MACKAY, 1995; LYNCH; WALSH, 1997).

Nos primeiros estudos desse tipo de caráter, Wright (1934a, 1934b) avaliou a variabilidade do número de dedos entre e dentro de linhagens de porquinho da índia *Cavia porcellus*. Como o número de dedos apresenta-se em uma escala des-

contínua, mas tem controle poligênico, o autor classificou tal característica como caráter de limiar.

Para realizar o estudo do controle genético, é preciso assumir que as diferentes proporções de cada fenótipo em uma dada população possuem uma distribuição normal. Desse modo, tais caracteres são em essência, quantitativos, mas os limiares impõem uma descontinuidade na expressão fenotípica (FALCONER; MACKAY, 1995).

Tal pressuposição pode ser observada na Figura 1, que apresenta em duas populações um caráter com um limiar apenas. Qualquer indivíduo da população pode ser classificado como afetado (além do limiar) ou não afetado (aquém do limiar). Enquanto que uma população pode apresentar qualquer valor em termos de proporção de indivíduos afetados (incidência) (KEARSEY; POONI, 1996).

Considere a situação da Figura 1, por exemplo, onde a população A tem incidência de 5% de indivíduos afetados, utilizando as propriedades da distribuição normal padronizada, por meio da proporção de afetados, pode-se encontrar a distância da média dessa população em relação ao limiar. Essa distância é o quantil (x_A) da distribuição normal padronizada, em que incidência é a probabilidade associada. Portanto, essa população tem uma média que está a $m_A = 1,645\sigma$ desvios padrões a esquerda do limiar. Para a outra população B , que possui incidência de 20%, a média desta população, pelo raciocínio análogo, está a $m_B = 0,842\sigma$ a esquerda do limiar (Figura 1).

Pode-se observar que a unidade das médias é o desvio padrão da população. Obtendo-se as médias das populações, podem-se fazer as comparações entre médias de populações, entretanto, isso só pode ser feito se forem assumidas as variâncias das populações iguais (FALCONER; MACKAY, 1995). Desse modo, a diferença entre as populações supracitadas é $m_B - m_A = 0,803\sigma$, ou seja, as médias das diferentes populações diferem em $0,803\sigma$.

Seja, por exemplo, uma situação em que os indivíduos afetados da população A foram selecionados e intercruzados para originar a população B . Lembrando que todos os indivíduos selecionados (além do limiar de 5%) necessitam ser afetados, mas nem todos afetados necessitam ser selecionados. Espera-se que a média dos selecionados seja semelhante à proporção de afetados (FALCONER;

MACKAY, 1995). Nessa situação, a resposta à seleção, ou ganho com a seleção, é a diferença entre as médias das populações. Como a proporção de afetados da população A é 5% a intensidade de seleção, ou diferencial de seleção (índice de seleção padronizado) (i) é a distância em desvios padrões, da média dos selecionados à média da população. Com 5% i é igual a $2,063\sigma$. E o ganho com a seleção é o quanto a média do limiar na população B difere da média da população A . Como já visto, esse valor corresponde à diferença do limiar da população B para o limiar da população A , ou seja, $m_B - m_A = 0,803\sigma$. Assim o ganho com a seleção é

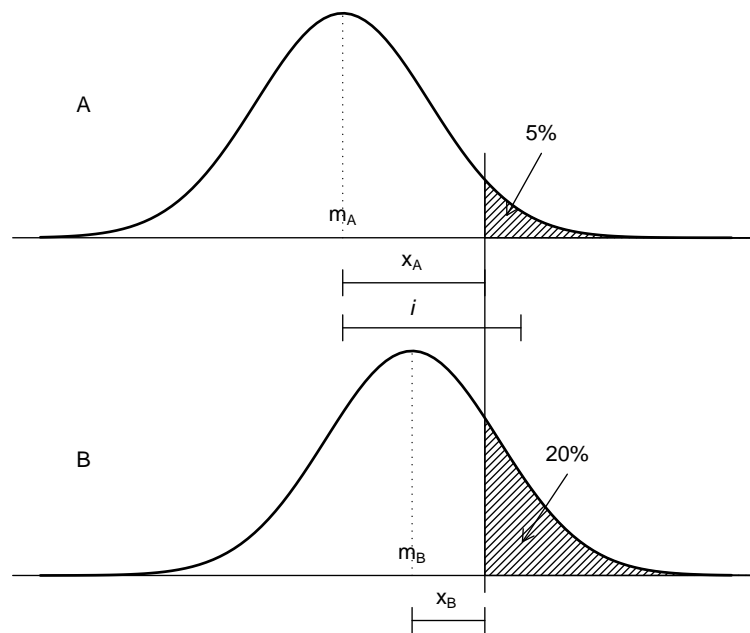


Gráfico 1 Distribuições fenotípicas e incidências de um caráter de limiar, com um limiar, em duas populações A e B

$$GS = 0,803\sigma.$$

Se for considerado que os ambientes não são correlacionados, a correlação entre indivíduos aparentados é igual ao coeficiente de regressão entre os parentais (população A) e os descendentes (população B). Esse valor é obtido pelo estimador:

$$\hat{\rho} = \frac{m_B - m_A}{i}. \quad (1)$$

Na situação ilustrada tem-se:

$$\hat{\rho} = \frac{m_B - m_A}{i} = \frac{-0,842 + 1,645}{2,063} = 0,39.$$

Este estimador é análogo ao estimador da herdabilidade (h^2). A razão entre o ganho com a seleção e o diferencial de seleção. Entretanto, esta estimativa da correlação não leva em conta o parentesco entre os indivíduos. Para tal, considerando as variâncias homogêneas entre as populações, o coeficiente de regressão é igual ao coeficiente de correlação. Portanto, a herdabilidade é a razão entre o coeficiente regressão e o coeficiente de parentesco (r) de Wright. Conforme o estimador:

$$h^2 = \frac{\hat{\rho}}{r}. \quad (2)$$

Nesta condição, tratando-se de progênies de meios-irmãos ($r = 1/2$), a herdabilidade será:

$$h^2 = \frac{\hat{\rho}}{r} = \frac{0,39}{1/2} = 0,78.$$

Como se constata, para a análise do controle genético de tais caracteres, há necessidade de que haja distribuição normal dos dados, ou seja, mesmo a expressão fenotípica se distribuindo em classes, deve haver uma distribuição contínua subjacente. Assim toda a análise genética de caracteres de limiar pressupõe a normalidade dos dados. Todavia, a pressuposição da normalidade pode não ser alcançada devido a duas razões: quando se tem algum fator com grande efeito em relação a variância do erro (gene maior) ou quando algum fator ambiental apresenta grande

efeito em relação às outras causas de variação (FALCONER; MACKAY, 1995). Portanto, a análise só é válida se houver variação das médias por muitas causas e todas de pequeno efeito (poligenes) ou com dados transformados. Entretanto, não há como saber se esses requisitos são atendidos. Isso pode ser feito observando se os resultados obtidos são plausíveis e consistentes (FALCONER; MACKAY, 1995).

A restrição que se impõe (assumir variância comum a ambas as populações), introduz um erro na estimativa que, segundo Reich, James e Morris (1972), é da ordem de 10 a 15%. Desse modo, os autores propuseram o seguinte estimador para a correlação entre descendentes e parentais, que leva em conta essa heterogeneidade de variâncias:

$$t = \frac{x_P - x_R \sqrt{1 - (x_P^2 - x_R^2)(1 - (x_P/i))}}{i + x_R^2(i - x_P)}, \quad (3)$$

em que:

x_P e x_R : são os quantis das incidências dos parentais e dos descendentes na distribuição normal padronizada, respectivamente; e

i : é o índice de seleção padronizado.

Pode-se estimar a variância da média amostral pelo estimador $\sigma_x^2 = \frac{(1-p)}{i^2 A}$, onde p e A são a incidência e o número de afetados, respectivamente, e i é o índice de seleção standardizado (FALCONER; MACKAY, 1995). A variância da correlação amostral, uma simplificação do estimador apresentado por Falconer (1965), é dada pelo estimador $\sigma_t^2 = (1 - p_R)i_P^2 i_R^2 A_R$, onde os subscritos P e R se referem, respectivamente, aos parentais e descendentes e A é o número de afetados.

Outra forma de se realizar a análise é atribuindo-se valores arbitrários (0,1,...) às diferentes classes fenotípicas e calcular a correlação entre as gerações em relação a esses valores. Isto, entretanto, introduz um viés que inflaciona a variância ambiental que, segundo Mercer e Hill (1984), torna essa metodologia menos precisa. A magnitude desse viés é função da incidência, sendo mínima para incidência intermediária, aumentando nas incidências extremas. Dempster e Lerner (1950) encontraram relação entre as correlações obtidas por ambos os métodos. Sendo ρ_C a correlação na escala dos dados e ρ_{01} a correlação na escala fatorial,

esta é dada por:

$$\rho_C = \rho_{01} \left(\frac{1-p}{i^2 p} \right). \quad (4)$$

A título de ilustração, devido à particularidade destes caracteres, segue um exemplo do estudo de caracteres dessa natureza (JOHANSSON; LENDHE; PIRCHNER, 1974). Nesse trabalho, almejou-se compreender o controle genético da ocorrência de partos gemelares. Isso se deu por meio da análise dos registros desse acontecimento em novilhas de um rebanho. Pelas incidências em porcentagem, encontrou-se a média da população e o diferencial de seleção. Foi coletado nos registros de nascimentos a incidência de partos gemelares em uma dada geração. A partir desses registros, verificou-se qual era a incidência desse fenômeno nas genitoras das vacas da geração amostrada e na descendência dessas vacas. Assim foi possível ter duas estimativas da herdabilidade para o caráter. Os resultados estão apresentados na tabela 1.

Tabela 1 Análise genética do caráter parto gemelar em bovinos, adaptado de Johansson, Lendhe e Pirchner (1974)

Geração	$p\%$ ¹	x^2	i^3	ρ^4	$h^2\%$
Amostra	3,5	1,812	2,208		
Mães	4,6	1,685		0,0575	11,5
Filhas	4,8	1,665		0,0666	13,3
Diferentes σ^2				0,0560	11,2
Fatorial				0,0656	13,1

¹ proporção de indivíduos afetados na população;

² quantil da distribuição normal padronizada associado a proporção de indivíduos;

³ índice de seleção padronizado; e

⁴ correlação entre indivíduos aparentados;

Caracteres que apresentam mais de um limiar, ou seja, três classes fenotípicas, permitem comparar desvios padrões e médias de diferentes populações (FALCONER; MACKAY, 1995). As classes devem ser ordenadas de modo biologicamente racional. Os limiares devem ser fixos em todas as gerações, isto é, a distância entre

os limiares deve ser constante, independente dos desvios padrões das populações (Figura 2). Com dois ou mais limiares é possível obter mais informações sobre o caráter e desconsiderar algumas restrições impostas (KEARSEY; POONI, 1996). Todavia, na literatura não se encontram trabalhos relatados que utilizam muitos limiares, caso que será necessário na análise do número de fileiras de grãos da espiga.

Para realizar a análise em tais circunstâncias, deve-se calcular o desvio padrão de cada população (geração). Isso se faz por meio da equação:

$$\sigma = \frac{1}{x_2 - x_1} u.l., \quad (5)$$

onde:

x_1 e x_2 : são os quantis da distribuição normal padronizada associados as incidências dos limiares L_1 e L_2

Seja por exemplo, uma população em que foram observadas as seguintes proporções: 60% de não afetados (fenótipo 1), 35% afetados com fenótipo 2 e 5% afetados com fenótipo 3. A proporção total de indivíduos afetados (fenótipo 2 + fenótipo 3) é de 40%, portanto a distância da média da população para o primeiro limiar é de $x_1 = 0,25u.l.$ e como a proporção de afetados fenótipo 3 é de 5%, a distância da média da população até o segundo limiar é de $x_2 = 1,64u.l.$. Portanto, aplicando-se a equação 5, o desvio padrão da população é $\sigma = 0,72u.l.$. Note que a unidade do desvio padrão é unidades de limiar ($u.l.$). Como as distâncias dos limiares entre as populações devem ser fixas, isso não acarreta problemas.

Estimando-se os desvios padrões (e conseqüentemente as variâncias), deste modo, em todas as populações (gerações) estudadas, pode-se, por meio de metodologias já conhecidas (MATHER; JINKS, 1982), estimar os componentes de variância e com eles a herdabilidade do referido caráter.

A particularidade deste tipo de caráter e sua respectiva herança é evidenciada na exígua quantidade de trabalhos acerca desse tema, sendo na sua grande maioria relacionados à evolução, estudos teóricos e estudos de herança (ROFF, 1998; MOORAD; LINKSVAYER, 2008; FOULLEY, 1992), e poucos deles relativos às plantas (WRIGHT, 1943; FRANK; HALLAUER, 1997). Mesmo o trabalho de Frank e Hallauer (1997) ser focado em um caráter de limiar, o estudo de sua herança não

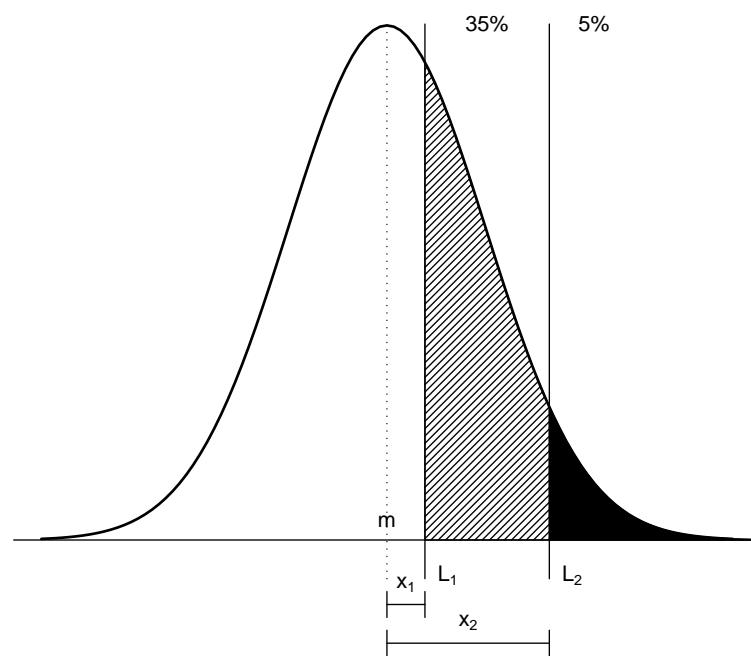


Gráfico 2 Distribuição fenotípica em uma população para um caráter com dois limiares

abrangeu as metodologias relacionadas.

Diante do exposto, fica patente que características de limiar não fornecem material ideal para estudos de genética quantitativa, pois as análises às quais esses caracteres podem ser submetidos são limitadas e sujeitas a restrições devido às necessidades (FALCONER; MACKAY, 1995). Entretanto, essas características apresentam extrema importância na tentativa de esclarecer tais situações e na melhor elucidação deste tipo de caráter.

2.4 Correlação entre caracteres

Compreender a contribuição dos fatores genéticos e ambientais da correlação fenotípica é uma reveladora aplicação da genética quantitativa (LYNCH; WALSH, 1997).

A correlação é uma medida de associação entre duas ou mais variáveis. O coeficiente de correlação é adimensional e seu valor absoluto não supera a unidade. Coeficientes de correlação nulos não implicam falta de correlação entre duas variáveis, apenas evidencia ausência de relação linear entre elas. Entre duas variáveis aleatórias independentes a correlação é zero, entretanto, correlações nulas não permitem concluir que as variáveis são independentes. Tal associação só pode ser feita se existir variação para ambas as variáveis (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2001). As associações entre caracteres podem ser influenciadas pelos genótipos utilizados, pelos caracteres mensurados, pelo ambiente avaliado e pela metodologia estatística empregada (STOJKOVIC et al., 2009).

As correlações, dependendo do modo como são estimadas, podem ser fenotípicas (r_F), genéticas (r_G) ou ambientais (r_E). De maneira geral, as correlações genéticas e ambientais apresentam o mesmo sinal. Entretanto, nos casos em que isso não ocorre, há indicativo de que as causas de variação genética e ambiental influenciam os caracteres por meio de diferentes mecanismos fisiológicos (FALCONER; MACKAY, 1995). Os sinais dos coeficientes de correlação fenotípica e genética podem eventualmente ser diferentes, sendo esse fato em geral atribuído a erros de amostragem (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2001).

A associação genética entre os caracteres ocorre se eles estão ligados pró-

ximos ou são controlados pelo(s) mesmo(s) gene(s), ou seja, pleiotropia. A correlação devida à ligação só é detectada se a população estiver em desequilíbrio de ligação. Já a devida à pleiotropia é permanente. Na maioria das situações, é muito difícil separar essas duas causas da correlação (FALCONER; MACKAY, 1995).

A correlação é obtida pela seguinte equação:

$$r_{XY} = \frac{COV_{XY}}{\sigma_X \sigma_Y}, \quad (6)$$

em que, isolando-se COV_{XY} na equação 6, chega-se em: $COV_{XY} = r_{XY} \cdot \sigma_X \cdot \sigma_Y$. onde que:

COV_{XY} é a covariância entre os caracteres X e Y ; e

σ_X e σ_Y são os desvios padrões dos caracteres X e Y , respectivamente.

A equação (6) é válida para qualquer tipo de correlação, seja fenotípica (r_F), genética (r_G) ou ambiental (r_A). Como a covariância fenotípica é igual a covariância genética mais a covariância ambiental, pode-se escrever:

$$\begin{aligned} COV_F &= COV_G + COV_E \\ r_F \sigma_{F_X} \sigma_{F_Y} &= r_G \sigma_{G_X} \sigma_{G_Y} + r_E \sigma_{E_X} \sigma_{E_Y}. \end{aligned} \quad (7)$$

É possível demonstrar também que $r_F = h_X h_Y r_G + e_X e_Y r_E$ (FALCONER; MACKAY, 1995). Em que h_X e h_Y é a raiz quadrada da herdabilidade dos dois caracteres e e_X e e_Y correspondem a $\sqrt{1 - h_X^2}$ e $\sqrt{1 - h_Y^2}$. Assim, isolando-se r_G na equação 7, tem-se:

$$r_G = \frac{r_F - e_X e_Y r_E}{h_X h_Y}.$$

Desse modo, tem-se um estimador da correlação genética como função das correlações fenotípicas e ambientais, das herdabilidades e da proporção da variação fenotípica atribuída aos erros. Por esta equação, pode-se ver que as causas de correlação genéticas e ambientais combinadas resultam na correlação fenotípica. Essa dupla natureza da correlação fenotípica evidencia que a magnitude e o sinal da correlação não podem ser determinados apenas pela correlação fenotípica (FAL-

CONER; MACKAY, 1995).

As estimativas das correlações genéticas são especialmente úteis quando se deseja verificar o efeito da resposta em um caráter (Y), pela seleção efetuada em outro caráter (X), isto é, a resposta a seleção indireta ($RC_{Y(X)}$), que é obtida por:

$$RC_{Y(X)} = i_X h_X h_Y r_G \sigma_{F_Y}.$$

É oportuno salientar que tem-se mencionado sempre correlação genética (r_G). Entretanto, dependendo do tipo de seleção que está sendo aplicada, a natureza da correlação genética é diferente. Se a seleção for entre híbridos simples, por exemplo, a correlação é toda genética. Quando se trabalha com progênies de meios-irmãos, por exemplo, interessa a estimativa da correlação genética aditiva (r_{G_A}).

Pelo estimador pode-se inferir que a resposta indireta ($RC_{Y(X)}$), ou correlacionada com a seleção, será mais vantajosa que a seleção direta (R_Y) se:

$$\frac{RC_{Y(X)}}{R_Y} = \frac{i_X h_X h_Y r_G \sigma_{F_Y}}{i_Y h_Y \sigma_{F_Y}}.$$

Considerando a mesma intensidade de seleção nos dois caracteres, tem-se:

$$\frac{RC_{Y(X)}}{R_Y} = \frac{h_X r_G}{h_Y}.$$

Assim, depreende-se que o ganho em Y pela seleção efetuada em X só será mais vantajosa que a seleção direta no caráter Y , se a herdabilidade (h^2) do caráter X for alta, superior a h_Y^2 e se a correlação genética entre os caracteres for próxima da unidade, se o produto da raiz quadrada da herdabilidade para o caráter X pelo coeficiente de regressão for maior que a raiz quadrada da herdabilidade de Y .

2.4.1 Análise de trilha

Os coeficientes de correlação entre dois caracteres podem produzir equívocos a respeito da relação que há entre duas variáveis, podendo não ser uma medida

real de causa e efeito. Um alto ou baixo coeficiente de correlação entre duas variáveis pode ser resultado do efeito que sobre essas duas variáveis tem uma terceira variável ou um grupo de variáveis (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2001). Um dos modos de se ter essa informação é por meio da análise de trilha.

A análise de trilha foi desenvolvida por Wright (1921) como forma de interpretar as correlações entre caracteres como trilhas de causas hipotéticas. Segundo Lynch e Walsh (1997), o propósito da análise de trilha é quantificar as contribuições relativas às fontes de causa sobre uma variável, assumindo uma rede de inter-relações de variáveis. Essa análise não pode ser usada como meio de identificar a fonte causal (LYNCH; WALSH, 1997). Quando se tem a ação entre variáveis simultaneamente associadas, a análise de trilha é de excelente utilidade na quantificação do grau de associação entre essas variáveis.

Essa análise consiste no estudo da magnitude dos efeitos diretos e indiretos de caracteres sobre uma variável básica, estimados a partir de uma regressão múltipla estandardizada (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2001). Semelhantemente aos coeficientes de correlação, os coeficientes de trilha têm valores absolutos menores que a unidade e a contribuição total das trilhas diretas e indiretas não deve passar a unidade (LYNCH; WALSH, 1997). A principal vantagem da análise de trilha é a facilidade na interpretação. Por meio da análise, a interpretação de um problema complexo pode em muito ser facilitada (LYNCH; WALSH, 1997). O maior desafio no emprego da análise de trilha é entender o interrelacionamento das variáveis em um contexto fisiológico ou ontogenético. Se esse interrelacionamento é conhecido o processo de estimação é simples, inclusive com programas computacionais com essa finalidade.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos na área experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras, no município de Lavras, estado de Minas Gerais, cujas coordenadas geográficas são 951 *m*, 21 ° 12 ' latitude Sul e 44 ° 58 ' longitude Oeste.

Como o escopo principal do trabalho foi a compreensão do controle genético do número de fileiras de grãos da espiga, realizaram-se hibridações entre linhagens contrastantes para esse caráter. As linhagens Geneze 3 (*G3*), Argentino IV (*A4*) e Dente de Cravo (*DC*) foram utilizadas com essa finalidade. A linhagem *G3* pertence à empresa de sementes de milho Geneze, possui espigas com mais de 20 fileiras de grãos, na maioria das condições ambientais. As linhagens *A4* e *DC* são acessos do banco de germoplasma de milho da Embrapa Milho e Sorgo e apresentam espigas com menos de 12 fileiras de grãos, na maioria das condições ambientais. Essas linhagens foram gentilmente cedidas para a realização deste trabalho.

As hibridações entre as linhagens foram realizadas na área experimental da Universidade Federal de Lavras. Em agosto de 2008, foram semeadas as linhagens para a obtenção dos híbridos F_1 . Na safrinha de 2009, os híbridos e as linhagens foram semeados para a obtenção das populações F_2 , os dois retrocruzamentos RC_{11} RC_{21} e para obter novamente sementes híbridas F_1 . Os cruzamentos foram realizados entre as combinações $G3 \times A4$ e $G3 \times DC$.

3.1 Obtenção dos dados

Com sementes das populações F_1 , F_2 e dois retrocruzamentos, RC_{11} e RC_{22} , realizou-se um experimento que foi instalado em agosto de 2009, no delineamento de blocos completos casualizados com duas repetições. As parcelas da geração F_1 foram de uma linha de dois metros de comprimento contando com dez plantas por repetição. As parcelas da geração F_2 tiveram dez linhas de dois metros, ou seja, 100 plantas por repetição e os retrocruzamentos foram avaliados em parcelas de cinco linhas de dois metros perfazendo um total de 50 plantas por

repetição. O espaçamento utilizado entre plantas foi de 20 centímetros e entre linhas de 90 centímetros.

Realizaram-se todas as operações de manejo recomendadas para a cultura a fim de proporcionar as melhores condições de desenvolvimento às plantas. Constatada a maturidade fisiológica dos grãos, as espigas foram colhidas e despalhadas manualmente. Das espigas colhidas que não apresentaram falhas de polinização e problemas de má conformação, foi medido em centímetros o comprimento da espiga. Para isso, foi tomado o comprimento do ponto de inserção do pedúnculo ao ápice da espiga e o diâmetro da espiga no terço médio da mesma. Contou-se o número de fileiras de grãos. Pesou-se em gramas o peso de 100 grãos e o peso total de grãos e cada espiga. Através do peso total de grãos e o peso de 100 grãos, estimou-se o número de grãos.

3.2 Estimação dos parâmetros genéticos e fenotípicos

3.2.1 Componentes de média

Foi efetuada a análise de variância e obtida também a variação dentro de cada parcela. A partir dos dados das médias e das variâncias médias dentro das parcelas para os diferentes caracteres, estimou-se os componentes genéticos de média (m , a e d), considerando um modelo genético aditivo-dominante sem epistasia por um estimador de mínimos quadrados ponderado, conforme descrito por Ramalho, Santos e Zimmermann (1993) e Cruz, Regazzi e Carneiro (2001), dado por:

$$\hat{\beta} = (C'NS^{-1}C)^{-1} \cdot (C'NS^{-1}Y), \quad (8)$$

em que:

$\hat{\beta}$: vetor das estimativas, ou seja:

$$\hat{\beta} = \begin{bmatrix} \hat{m} \\ \hat{a} \\ \hat{d} \end{bmatrix}$$

sendo:

\hat{m} : considerando um loco m é o ponto médio entre os dois homozigotos;

\hat{a} : desvio dos homozigotos em relação a média; e

\hat{d} : desvio dos heterozigoto em relação a média.

C : matriz de incidência do modelo que no presente caso corresponde a:

$$C = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 1/2 \\ 1 & 1/2 & 1/2 \\ 1 & -1/2 & 1/2 \end{bmatrix}$$

N : matriz do número de observações, dada por:

$$N = \begin{bmatrix} n_{F_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & n_{F_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & n_{RC_{11}} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & n_{RC_{21}} \end{bmatrix}$$

sendo n_{F_1} , n_{F_2} , $n_{RC_{11}}$ e $n_{RC_{21}}$ o número de plantas das populações F_1 , F_2 , RC_{11} e RC_{21} , respectivamente;

S : matriz das variâncias médias associadas às populações, dada por:

$$S = \begin{bmatrix} \sigma_{F_1}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_{F_2}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_{RC_{11}}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{RC_{21}}^2 \end{bmatrix}$$

Y : vetor das médias observadas nas diferentes gerações:

$$Y = \begin{bmatrix} \bar{F}_1 \\ \bar{F}_2 \\ \bar{RC}_{11} \\ \bar{RC}_{21} \end{bmatrix}$$

3.2.2 Componentes de variância

Os componentes da variância fenotípica ($\hat{\sigma}_E^2$ e $\hat{\sigma}_A^2$ e $\hat{\sigma}_D^2$) foram estimados pelo método de mínimos quadrados ponderado iterativo, descrito em Ramalho, Santos e Zimmermann (1993), Cruz, Regazzi e Carneiro (2001), por um estimador semelhante ao anterior. Entretanto, a ponderação utilizada foi a proposta por Kearsy e Pooni (1996), ou seja:

$$\hat{\beta} = (C'Z^{-1}C)^{-1} \times (C'Z^{-1}Y) \quad (9)$$

onde: $\hat{\beta}$ no modelo genético sem epistasia contém:

$$\hat{\beta} = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_A^2 \\ \hat{\sigma}_D^2 \\ \hat{\sigma}_E^2 \end{bmatrix}$$

em que:

$\hat{\sigma}_A^2$: é a variância genética aditiva;

$\hat{\sigma}_D^2$: é a variância genética de dominância; e

$\hat{\sigma}_E^2$: é a variância do erro ambiental entre as plantas.

Y : vetor que corresponde às variâncias fenotípicas estimadas médias, entre plantas, observadas em cada geração:

$$Y = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_{F_1}^2 \\ \hat{\sigma}_{F_2}^2 \\ \hat{\sigma}_{RC_{21}}^2 + \hat{\sigma}_{RC_{11}}^2 \end{bmatrix}$$

O último componente refere-se à soma das variâncias médias dos dois retrocruzamentos. Dessa forma, a matriz C , de incidência do modelo, é fornecida por:

$$C = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \\ 1 & 2 & 2 \end{bmatrix}$$

Z : matriz de ponderação das observações:

$$Z = \begin{bmatrix} \frac{n_{F_1}-1}{2 \times (\hat{\sigma}_{F_1}^2)^2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{n_{F_2}-1}{2 \times (\hat{\sigma}_{F_2}^2)^2} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{n_{RC_{11}}-1}{2 \times (\hat{\sigma}_{RC_{11}}^2)^2} + \frac{n_{RC_{21}}-1}{2 \times (\hat{\sigma}_{RC_{21}}^2)^2} \end{bmatrix}$$

Para todos os caracteres foram obtidas as estimativas da herdabilidade no sentido restrito (h_r^2), segundo o estimador (RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993):

$$h_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_E^2 + \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2} \quad (10)$$

Foram estimados os erros associados às estimativas da herdabilidade segundo Vello e Vencovsky (1974), dados por:

$$s(\hat{h}_r^2) = \sqrt{2 \times \left[\frac{1}{(\hat{\sigma}_{F_2}^2)} \times \left(\frac{(\hat{\sigma}_{RC_{11}}^2)^2}{n_{RC_{11}} + 2} + \frac{(\hat{\sigma}_{RC_{21}}^2)^2}{n_{RC_{21}} + 2} \right) + \frac{1}{n_{F_2} + 2} \times (2 - \hat{h}_r^2)^2 \right]} \quad (11)$$

3.2.3 Limiar

Por tratar-se de um caráter de limiar, os componentes da variância do número de fileiras de grãos foram estimados pela metodologia proposta por Wright (1934a, 1934b), pormenorizada por Falconer e Mackay (1995). Por meio da porcentagem de indivíduos em cada classe de fileiras de grãos e considerando uma distribuição normal perfeita, que foi padronizada, estimou-se a distância de cada um dos limiares à média da população, dado pelo quantil da distribuição normal padronizada. A diferença das distâncias entre os limiares, em unidades de limiar (*u.l.*), é o desvio padrão da população, conforme o estimador:

$$\hat{\sigma} = \frac{1}{x_n - x_{n-1}} u.l. \quad (12)$$

em que:

x_n e x_{n-1} : são, respectivamente, os quantis da distribuição normal padronizada do n -ésimo limiar e do limiar anterior ao n -ésimo limiar.

Por estarem envolvidos mais que dois limiares na avaliação do número de fileiras de grãos, pode-se obter mais que uma estimativa do desvio padrão de cada população. Desse modo, a variância de cada população foi estimada pelo quadrado da média dos desvios padrões estimados entre os n limiares de cada população. Os componentes da variância foram obtidos a partir do mesmo modelo dos componentes da variância fenotípica mencionada anteriormente (matriz C do método dos quadrados mínimos).

3.3 Correlações

As correlações fenotípicas dos caracteres foram obtidas das avaliações da geração F_2 , utilizando-se o estimador:

$$r_{XY} = \frac{C\hat{O}V_{XY}}{\hat{\sigma}_X \cdot \hat{\sigma}_Y}, \quad (13)$$

O mesmo estimador foi utilizado com os dados da geração F_1 . As correlações assim obtidas, já que não existe variação genética na F_1 , são correlações ambientais. As estimativas das correlações genéticas foram obtidas pelo estimador proposto por Falconer e Mackay (1995), dado por:

$$r_G = \frac{r_F - e_X e_Y r_E}{h_X h_Y} \quad (14)$$

em que:

r_G , r_F e r_E : são respectivamente as correlações genéticas, fenotípicas e ambientais entre os caracteres dois a dois;

e_X e e_Y : correspondem, respectivamente a $\sqrt{1 - h_X^2}$ e $\sqrt{1 - h_Y^2}$; e

h_X e h_Y : são a raiz quadrada das herdabilidades dos dois caracteres X e Y , respectivamente.

3.4 Análise de Trilha

Com as estimativas das correlações genéticas entre as variáveis, obtiveram-se as estimativas dos coeficientes de trilha. Considerou-se o peso total de grãos como a variável dependente. Esses coeficientes foram obtidos por meio de uma solução de mínimos quadrados de uma regressão múltipla, considerando que todos os demais caracteres têm uma ação direta na produtividade de grãos. Foi considerado o seguinte modelo:

$$y = p_{01}x_1 + p_{02}x_2 + p_{03}x_3 + p_{04}x_4 + p_{05}x_5 + p_Eu \quad (15)$$

em que:

y : é o vetor das observações da variável peso;

p_{01} , p_{02} , p_{03} , p_{04} e p_{05} : são os coeficientes de trilha relacionados aos caracteres comprimento, diâmetro, número de fileiras, número de grãos e peso de 100 grãos, respectivamente;

x_1 , x_2 , x_3 , x_4 , x_5 : são os vetores dos valores de comprimento, diâmetro, número de fileiras, número de grãos e peso de 100 grãos, respectivamente; e

p_Eu : são os parâmetros da estimativa da variável residual sobre a variável dependente.

Para a obtenção de todas as estimativas descritas, utilizou-se o programa R, (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2008).

4 RESULTADOS

As médias e as variâncias dos diferentes caracteres, nos dois cruzamentos estão apresentadas nas Tabelas 2, 3, 4 e 5. Observa-se que a média da geração F_1 foi semelhante à da geração F_2 para o diâmetro e número de fileiras, indicando em princípio que os genes envolvidos devem apresentar interação alélica aditiva. Para os demais caracteres, a média da geração F_1 foi diferente da F_2 , permitindo inferir que para esses caracteres deve ocorrer dominância.

As estimativas das variâncias estão de acordo com o esperado, já que elas foram maiores para a maioria dos caracteres na geração F_2 . A distribuição de frequência da geração F_2 , apresentada nas figuras 3 e 4 para o número de fileiras, comprova a ampla variação já observada. Verifica-se que o número de fileiras no cruzamento $G3 \times A4$ variou de 10 a 28. Já no cruzamento $G3 \times DC$, de 12 a 26. Para o comprimento da espiga, por exemplo, verificou-se variação de 8,11 a 22 cm no cruzamento $G3 \times A4$ e 4,5 a 21 cm no cruzamento $G3 \times DC$. A amplitude da variação da produtividade de grãos foi de 21,62 a 257,5 g e 18,5 a 262 g nos cruzamentos $G3 \times A4$ e $G3 \times DC$, respectivamente (Figuras 3 e 4).

Tabela 2 Médias e variâncias dos caracteres da espiga do milho do cruzamento Geneze 3 ($G3$) \times Argentino IV ($A4$). Comprimento e diâmetro, medidos em centímetros e número de fileiras, em unidades

	n°	comprimento		diâmetro		n° fileiras	
		m	σ^2	m	σ^2	m	σ^2
F_1	14	16,4	2,1	4,9	0,1	16,6	2,5
F_2	137	13,8	9,0	5,2	32,6	17,1	10,2
RC_{11}	48	13,7	6,5	5,0	0,2	19,6	6,1
RC_{21}	105	13,4	3,9	4,3	0,2	15,6	5,3

Tabela 3 Médias e variâncias dos caracteres da espiga do milho do cruzamento Geneze 3 (*G3*) × Argentino IV (*DC*). Número de grãos, em unidade e peso total de grãos e peso de 100 grãos, medidos em gramas

	n°	n° grãos		peso		peso de 100	
		m	σ^2	m	σ^2	m	σ^2
F_1	14	534,9	5494,1	155,5	356,5	29,3	11,9
F_2	137	422,6	18417,2	104,8	2251,4	24,2	29,8
RC_{11}	48	521,3	17267,3	142,5	2674,4	26,9	25,9
RC_{21}	105	354,5	9657,2	92,9	1056,1	26,2	29,2

Tabela 4 Médias e variâncias dos caracteres da espiga do milho do cruzamento Geneze 3 (*G3*) × Dente de Cravo (*DC*). Comprimento e diâmetro, medidos em centímetros e número de fileiras, em unidades

	n°	comprimento		diâmetro		n° fileiras	
		m	σ^2	m	σ^2	m	σ^2
F_1	13	14,1	4,1	5,3	0,2	18,2	5,5
F_2	155	13,3	7,6	5,1	0,3	19,1	9,7
RC_{11}	51	15,7	6,2	5,2	0,2	17,5	6,9
RC_{21}	87	13,3	5,7	5,0	0,1	17,7	3,4

Tabela 5 Médias e variâncias dos caracteres da espiga do milho do cruzamento Geneze 3 (*G3*) × Dente de Cravo (*DC*). Número de grãos, em unidade e peso e Peso de 100 grãos, medidos em gramas

	n°	n° grãos		peso		peso de 100	
		m	σ^2	m	σ^2	m	σ^2
F_1	13	520,2	9354,7	149,3	508,1	20,2	16,0
F_2	155	492,2	21067,0	99,3	3525,0	26,5	31,4
RC_{11}	51	599,5	15503,1	174,0	2519,9	29,2	54,2
RC_{21}	87	438,2	10537,9	125,3	1644,9	28,3	32,4

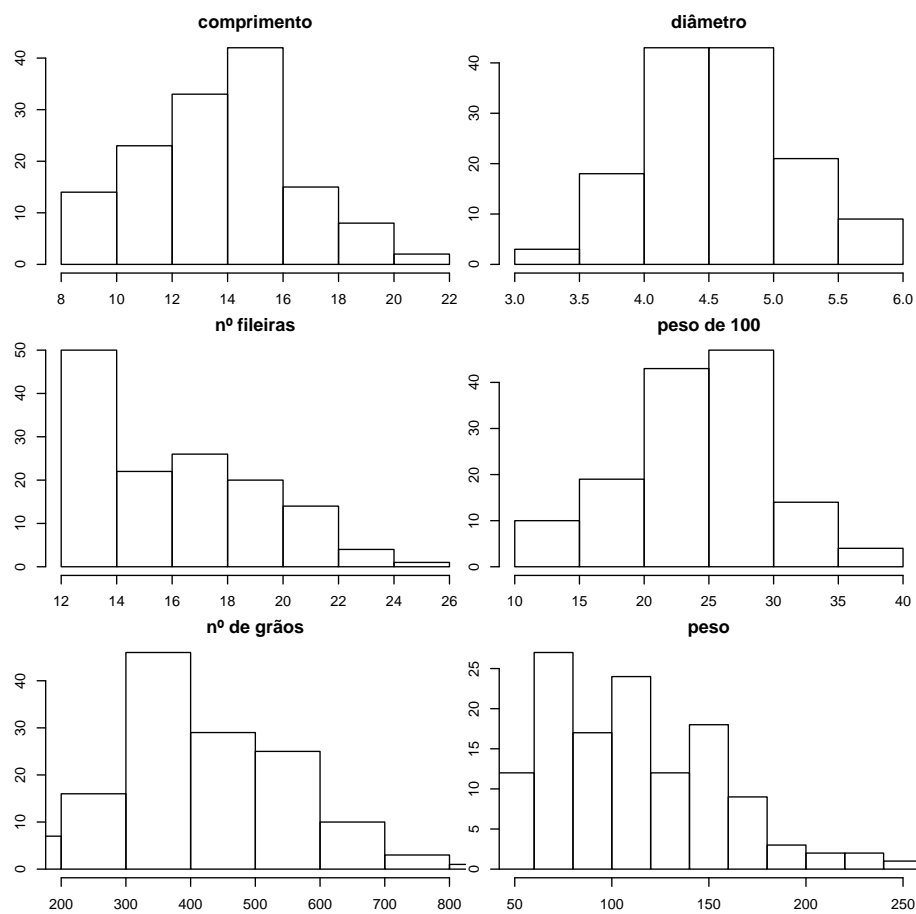


Gráfico 3 Distribuição de frequências da geração F_2 no cruzamento $G3 \times A4$ para os caracteres da espiga comprimento e diâmetro, medidos em centímetros, número de fileiras em unidades, peso de 100 grãos e peso de grãos em gramas e número de grãos em unidades

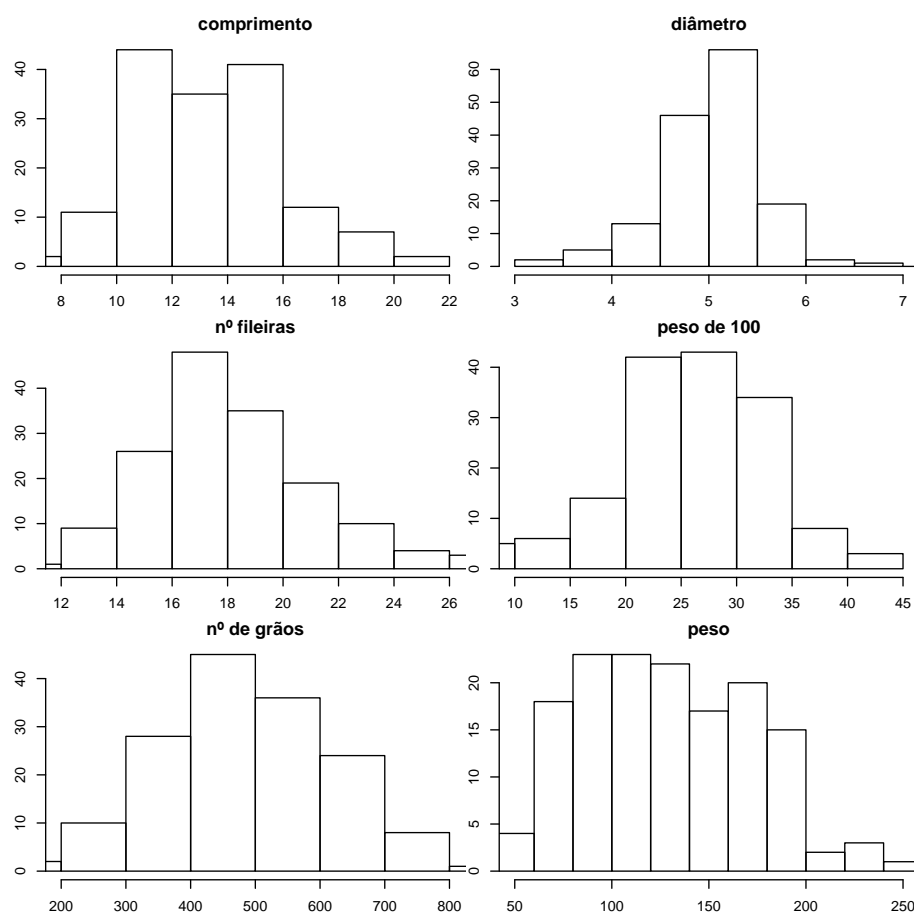


Gráfico 4 Distribuição de frequências da geração F_2 no cruzamento $G3 \times DC$ para os caracteres da espiga comprimento e diâmetro, medidos em centímetros, número de fileiras em unidades, peso de 100 grãos e peso de grãos em gramas e número de grãos em unidades

Para todos os caracteres, nos dois cruzamentos, ocorreu o ajustamento aos dados do modelo aditivo dominante, sem epistasia. Em todos os casos, o coeficiente de determinação (R^2) do modelo foi superior a 0,99 (tabelas 6, 7, 8). Observa-se que o componente a , que estima o desvio dos homozigotos em relação à média, como era de se esperar, foi diferente de zero em todos os casos, em ambos os cruzamentos, exceto para o peso de 100 grãos. Com relação à estimativa de d , que indica o desvio do heterozigoto em relação à média, verificou-se ampla variação entre caracteres e cruzamentos. Essa estimativa foi diferente de zero para o comprimento apenas no cruzamento $G3 \times A4$. A ocorrência de dominância foi detectada para o diâmetro nos dois cruzamentos (tabela 6). A estimativa de d não diferiu de zero para o número fileiras de grãos nos dois cruzamentos. O número de grãos apresentou estimativa de d superior a zero no cruzamento $G3 \times A4$ e não diferente a zero no cruzamento $G3 \times DC$. A produtividade de grãos e peso de 100 grãos apresentaram estimativa de d superior a zero apenas no cruzamento $G3 \times A4$ e, como se observa, a ocorrência de dominância variou entre os cruzamentos (tabelas 6, 7 e 8).

Tabela 6 Componentes de média, erros associados, coeficiente de determinação do modelo (R^2) dos caracteres da espiga do milho, nos cruzamentos Geneze 3 ($G3$) \times Argentino IV ($A4$) e Geneze 3 ($G3$) \times Dente de Cravo (DC). Comprimento e diâmetro, medidos em centímetros

	$G3 \times A4$			$G3 \times DC$		
	comprimento		diâmetro	comprimento		diâmetro
m	10,8 ¹	\pm 0,2 ²	4,5 \pm 0,1	13,7 \pm 1,4	4,9 \pm 0,0	
a	0,4	\pm 0,2	0,7 \pm 0,1	2,1 \pm 0,9	0,2 \pm 0,0	
d	5,6	\pm 0,4	0,4 \pm 0,1	0,4 \pm 2,6	0,4 \pm 0,1	
R^2	0,999		0,999	0,999	0,999	

¹ Estimativa obtida para cada um dos parâmetros do modelo.

² Erro padrão da estimativa de cada parâmetro do modelo.

Tabela 7 Componentes de média, erros associados, coeficiente de determinação do modelo (R^2) dos caracteres da espiga do milho, nos cruzamentos Geneze 3 ($G3$) \times Argentino IV ($A4$) e Geneze 3 ($G3$) \times Dente de Cravo (DC). Número de fileiras de grãos e número de grãos, em unidades

	$G3 \times A4$				$G3 \times DC$			
	n° fileiras		n° grãos		n° fileiras		n° grãos	
m	18,1 ¹	\pm 0,5 ²	327	\pm 14	18,2	\pm 1,9	494	\pm 30
a	3,8	\pm 0,3	158	\pm 10	0,4	\pm 1,0	151	\pm 19
d	-1,5	\pm 0,8	207	\pm 23	0,0	\pm 3,5	26	\pm 55
R^2	0,999		0,999		0,999		0,999	

¹ Estimativa obtida para cada um dos parâmetros do modelo.

² Erro padrão da estimativa de cada parâmetro do modelo.

Tabela 8 Componentes de média, erros associados, coeficiente de determinação do modelo (R^2) dos caracteres da espiga do milho, nos cruzamentos Geneze 3 ($G3$) \times Argentino IV ($A4$) e Geneze 3 ($G3$) \times Dente de Cravo (DC), dos caracteres produtividade de grãos e peso de 100 grãos, medidos e gramas

	$G3 \times A4$				$G3 \times DC$			
	peso		100 grãos		peso		100 grãos	
m	67 ¹	\pm 9,9 ²	21,5	\pm 2,4	117	\pm 35	23,5	\pm 5,1
a	40	\pm 9,2	0,0	\pm 1,8	38	\pm 17	-0,6	\pm 2,3
d	88	\pm 15,1	7,8	\pm 4,1	41	\pm 66	7,4	\pm 9,9
R^2	0,999		0,999		0,999		0,999	

¹ Estimativa obtida para cada um dos parâmetros do modelo.

² Erro padrão da estimativa de cada parâmetro do modelo.

As estimativas das variâncias também variaram entre os caracteres e entre os cruzamentos. De um modo geral, os resultados foram concordantes com os componentes de média no que se refere ao efeito aditivo. A variância aditiva foi diferente de zero para todos os caracteres. No caso da variância de dominância, o mesmo não ocorreu. Na maioria dos casos, a variância de dominância não diferiu de zero. Só foi diferente de zero para o peso de 100 grãos do cruzamento $G3 \times A4$ (Tabelas 9 e 10).

As estimativas das herdabilidades (h^2) no sentido restrito, ao nível de indivíduo, foram altas para a maioria dos caracteres, em ambos os cruzamentos (Tabelas 9, 10). Para o comprimento da espiga e produtividade de grãos, por exemplo, observam-se estimativas para o cruzamento $G3 \times A4$ altas (maiores que 70%), enquanto que no cruzamento $G3 \times DC$, esta estimativa caiu para 45% e 49%, respectivamente. Para diâmetro da espiga e número de grãos, em ambos os cruzamentos as estimativas da herdabilidade foram altas, maiores que 0,7. Apenas o caráter peso de 100 grãos apresentou estimativas de herdabilidade baixas nos dois cruzamentos, sendo 12% no cruzamento $G3 \times A4$ e 44% no cruzamento $G3 \times DC$. O intervalo de confiança da h^2 para todos os caracteres mostrou sobreposição das estimativas, permitindo inferir que as estimativas não diferiram para um mesmo caráter entre os cruzamentos (tabela 9, 10).

Tabela 9 Componentes da variância fenotípica, erros associados e herdabilidade dos caracteres da espiga do milho, nos cruzamentos Geneze 3 ($G3$) \times Argentino IV ($A4$) e Geneze 3 ($G3$) \times Dente de Cravo (DC) para comprimento e diâmetro, medidos em centímetros

	$G3 \times A4$					$G3 \times DC$				
	comprimento		diâmetro			comprimento		diâmetro		
V_E	2,1 ¹	\pm 0,8 ²	0,1	\pm 0,0		4,1	\pm 0,3	0,2	\pm 0,1	
V_A	9,4	\pm 2,4	64	\pm 6,0		3,4	\pm 0,4	0,4	\pm 0,1	
V_D	-2,5	\pm 1,7	-32	\pm 3,0		0,1	\pm 0,4	-0,2	\pm 0,1	
\bar{h}^2	82,0	\pm 21,0	99,0	\pm 12,0		45,2	\pm 26,0	72,1	\pm 20,0	

¹ Estimativa obtida para cada um dos parâmetros do modelo.

² Erro padrão da estimativa de cada parâmetro do modelo.

Tabela 10 Componentes da variância fenotípica, erros associados e herdabilidade dos caracteres da espiga do milho, nos cruzamentos Geneze 3 (*G3*) × Argentino IV (*A4*) e Geneze 3 (*G3*) × Dente de Cravo (*DC*) para número de grãos, produtividade e peso de 100 grãos

<i>G3</i> × <i>A4</i>	<i>n</i> ^o grãos		peso		100 grãos	
<i>V_E</i>	5494,1 ¹	± 2563,9 ²	356,5	± 235,8	11,9	± 1,4
<i>V_A</i>	15654,4	± 5879,4	2179,9	± 1000,4	3,5	± 2,8
<i>V_D</i>	-2731,4	± 4630,7	-285,0	± 682,1	14,4	± 2,5
<i>h</i> ²	85,0	± 24,0	96,8	± 28,0	11,8	± 3,0
<i>G3</i> × <i>DC</i>	<i>n</i> ^o grãos		peso		100 grãos	
<i>V_E</i>	9354,7	± 3244,2	2641,5	± 1001,5	72,3	± 32,2
<i>V_A</i>	18969,5	± 4561,8	1179,3	± 633,4	20,5	± 14,6
<i>V_D</i>	-7257,2	± 4452,2	-1413,7	± 1106,6	46,4	± 34,0
<i>h</i> ²	90,0	± 20,0	49,0	± 23,0	44,3	± 41,0

¹ Estimativa obtida para cada um dos parâmetros do modelo.

² Erro padrão da estimativa de cada parâmetro do modelo.

A ênfase maior deste trabalho foi o caráter número de fileiras de grãos. Isto porque ele é tipicamente um caráter descontínuo e provavelmente controlado por muitos genes. Nessa situação, ele caracteriza-se como um caráter de limiar. Por essa razão, obteve-se as estimativas dos componentes genéticos da variância por duas metodologias alternativas. A primeira por meio do método dos quadrados mínimos, que desconsidera a descontinuidade da expressão fenotípica. A segunda por meio da metodologia proposta por Wright (1934a, 1934b) e pormenorizada por Falconer e Mackay (1995). Verifica-se que embora as estimativas diferiram em magnitude, em termos interpretativos, os resultados são semelhantes. Isso ocorreu nos dois cruzamentos (tabela 11). Observe que a variância aditiva foi positiva e a variância de dominância não diferiu de zero, nas duas metodologias. As estimativas da herdabilidade para esse caráter foram altas especialmente quando se empregou o método dos quadrados mínimos no cruzamento *G3* × *A4*.

As estimativas das correlações fenotípicas variaram amplamente entre características e cruzamentos. Para alguns caracteres, entretanto, observam-se valores semelhantes nos dois cruzamentos, como é o caso da correlação entre produ-

tividade de grãos e comprimento e produtividade de grãos com peso de 100 grãos. Por outro lado, alguns caracteres apresentam estimativas de sinal contrário como entre número de fileiras e peso de 100 grãos (tabelas 12, 13).

Tabela 11 Componentes da variância fenotípica, obtida por duas metodologias (*MQM* e *limiar*), erros associados e herdabilidade, nos cruzamentos Geneze 3 (*G3*) × Argentino IV (*A4*) e Geneze 3 (*G3*) × Dente de Cravo (*DC*) para número de fileiras de grãos

	<i>G3</i> × <i>A4</i>			<i>G3</i> × <i>DC</i>		
	<i>MQM</i> ¹	<i>erro</i> ²	<i>limiar</i> ³	<i>MQM</i>	<i>erro</i>	<i>limiar</i>
V_E	2,49	± 0,32	0,64	5,48	± 3,14	0,34
V_A	9,45	± 0,88	2,18	11,68	± 3,26	5,61
V_D	-1,75	± 0,64	-0,02	-7,48	± 3,72	-0,76
\bar{h}^2	92,72	± 19,00	77,43	68,09	± 21,00	94,00

¹ Estimativa obtida pelo método dos quadrados mínimos.

² Erro padrão da estimativa obtida pelo método dos quadrados mínimos.

³ Estimativa obtida pelo método de limiar.

Tabela 12 Correlações genéticas e fenotípicas dos caracteres da espiga do milho do cruzamento Geneze 3 (*G3*) × Argentino IV (*A4*), produtividade de grãos (peso), número de fileiras de grãos (fils), comprimento (comp), diâmetro (diam), peso de 100 grãos (cemg) e número de grãos (nume), valores abaixo da diagonal referem-se à fenotípica e acima da diagonal, à genotípica

	<i>G3</i> × <i>A4</i>					
	peso	fils	comp	diam	cemg	nume
peso		0,71	0,85	0,04	0,93	0,99
fils	0,58**		0,64	-0,05	0,73	0,62
comp	0,81**	0,35**		0,08	0,64	0,95
diam	0,06 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,07 ^{ns}		0,27	-0,09
cemg	0,73**	0,26**	0,59**	0,19**		0,91
nume	0,90**	0,63**	0,73**	-0,04 ^{ns}	0,39**	

** significativamente diferente de zero pelo teste *t*

^{ns} não significativamente diferente de zero pelo teste *t*

Tabela 13 Correlações genéticas e fenotípicas dos caracteres da espiga do milho do cruzamento Geneze 3 ($G3$) \times Dente de Cravo (DC), produtividade de grãos (peso), número de fileiras de grãos (fils), comprimento (comp), diâmetro (diam), peso de 100 grãos (cemg) e número de grãos (nume), valores abaixo da diagonal refem-se à fenotípica e acima da diagonal, à genotípica

	$G3 \times DC$					
	peso	fils	comp	diam	cemg	nume
peso		0,25	0,58	0,53	0,63	0,81
fils	0,02 ^{ns}		-0,13	0,92	-0,35	0,47
comp	0,70**	-0,18 ^{ns}		-0,14	0,21	0,57
diam	0,58**	0,32**	0,26**		0,24	0,56
cemg	0,66**	-0,31**	0,47**	0,41**		0,09
nume	0,69**	0,30**	0,5**	0,42**	-0,02 ^{ns}	

** significativamente diferente de zero pelo teste t

^{ns} não significativamente diferente de zero pelo teste t

Para as correlações genéticas (r_G), situações semelhantes foram observadas. Em alguns casos, ocorreram estimativas semelhantes nos dois cruzamentos, como entre diâmetro e peso de 100 grãos e entre produtividade e número de grãos. Algumas correlações mudaram de sinal e magnitude quando analisadas em cruzamentos diferentes, a exemplo da r_G entre número de fileiras e peso de 100 grãos, entre comprimento e número de fileiras, entre número de fileiras e diâmetro, diâmetro e comprimento e diâmetro e número de grãos.

Na tentativa de melhor compreender as inter-relações desses caracteres e como eles determinam a produção de grãos, foi realizada a análise de trilha. Da mesma forma que para as estimativas dos componentes de média e variância, deve-se verificar se houve um bom ajustamento do modelo proposto, com coeficientes de determinação maiores que 0,90 em ambos cruzamentos. A análise dos diagramas de trilha (figura 5) permite identificar caracteres com elevada estimativa de efeito direto sobre a variável dependente. Em ambos os casos, para os dois

cruzamentos, o número de grãos por planta foi o que mais explicou a variação na produção. Já os caracteres número de fileiras e peso de 100 grãos mostraram efeito na produtividade de grãos apenas no cruzamento $G3 \times DC$ (tabelas 14, 15).

Pela análise dos diagramas de trilha pode-se determinar aqueles caracteres que possuem elevada associação com a variável dependente, mas que essa associação dá-se de modo indireto, por meio dos outros caracteres, ou seja, elevada correlação genética, mas baixa estimativa do coeficiente de trilha, que foram os casos dos caracteres número de fileiras de grãos, comprimento e peso de 100 grãos para o cruzamento $G3 \times A4$.

Outra observação que pode advir da análise dos coeficientes de trilha é a constatação de ausência de causa e efeito entre caracteres que podem dar a falsa interpretação de associação apenas pela interpretação das correlações genéticas. São caracteres que apresentam magnitudes e direções opostas entre as correlações e os coeficientes de trilha. Isso foi observado nos caracteres peso de 100 grãos no cruzamento $G3 \times A4$ e para os caracteres comprimento e diâmetro da espiga no cruzamento $G3 \times DC$.

Tabela 14 Coeficientes de trilha dos caracteres da espiga do milho. No Cruzamento Geneze 3 (G3) \times Argentino IV (A4), dos caracteres comprimento, diâmetro, número fileiras de grãos, número de grãos, produtividade de grãos e peso de 100 grãos

caráter	ef. direto	r^2	ef. indireto
n° fileiras	0,03	1,00	0,03
comprimento	0,02	0,64	0,02
diâmetro	0,15	-0,05	-0,01
peso de 100	-0,05	0,73	-0,03
n° grãos	1,01	0,62	0,62
total	1,00	0,71	0,71
comprimento	0,02	1,00	0,02
n° fileiras	0,03	0,64	0,02
diâmetro	0,02	0,08	0,00
peso de 100	-0,05	0,64	-0,03
n° grãos	1,01	0,95	-0,04
total	1,00	0,85	0,86
diâmetro	0,15	1,00	0,15
n° fileiras	0,03	-0,05	0,00
comprimento	0,02	0,08	0,00
peso de 100	-0,05	0,27	-0,01
n° grãos	1,01	-0,09	-0,09
total	1,00	0,04	0,04
peso de 100	-0,05	1,00	-0,05
n° fileiras	0,03	0,73	0,02
comprimento	0,02	0,64	0,02
diâmetro	0,15	0,27	0,04
n° grãos	1,01	0,91	0,92
total	1,00	0,93	0,93
n° grãos	1,01	1,00	1,01
n° fileiras	0,03	0,62	0,02
comprimento	0,02	0,95	0,02
diâmetro	0,15	-0,09	-0,01
peso de 100	-0,05	0,91	-0,04
total	1,00	0,99	0,99
R^2		0,9110	

Tabela 15 Coeficientes de trilha dos caracteres da espiga do milho. No Cruzamento Geneze 3 (G3) × Dente de Cravo (DC), dos caracteres comprimento, diâmetro, número fileiras de grãos, número de grãos, produtividade de grãos e peso de 100 grãos

caráter	ef. direto	r^2	ef. indireto
<i>n</i> ^o fileiras	0,30	1,00	0,30
comprimento	-0,41	-0,13	0,05
diâmetro	-0,47	0,92	-0,43
peso de 100	0,89	-0,35	-0,31
<i>n</i> ^o grãos	1,23	0,47	0,58
total	1,00	0,25	0,25
comprimento	-0,41	1,00	-0,41
<i>n</i> ^o fileiras	0,30	-0,13	-0,04
diam	-0,47	-0,14	0,07
peso de 100	0,89	0,21	0,19
<i>n</i> ^o grãos	1,23	0,57	0,70
total	1,00	0,58	0,58
diâmetro	-0,47	1,00	-0,47
<i>n</i> ^o fileiras	0,30	0,92	0,27
comprimento	-0,41	-0,14	0,06
peso de 100	0,89	0,24	0,21
<i>n</i> ^o grãos	1,23	0,56	0,69
total	1,00	0,53	0,53
peso de 100	0,89	1,00	0,89
<i>n</i> ^o fileiras	0,30	-0,35	-0,10
comprimento	-0,41	0,21	-0,09
diâmetro	-0,47	0,24	-0,11
<i>n</i> ^o grãos	1,23	0,09	0,11
total	1,00	0,63	0,63
<i>n</i> ^o grãos	1,23	1,00	1,23
<i>n</i> ^o fileiras	0,30	0,47	0,14
comprimento	-0,41	0,57	-0,23
diâmetro	-0,47	0,56	-0,26
peso de 100	0,89	0,09	0,08
total	1,00	0,81	0,81
R^2		1,1910	

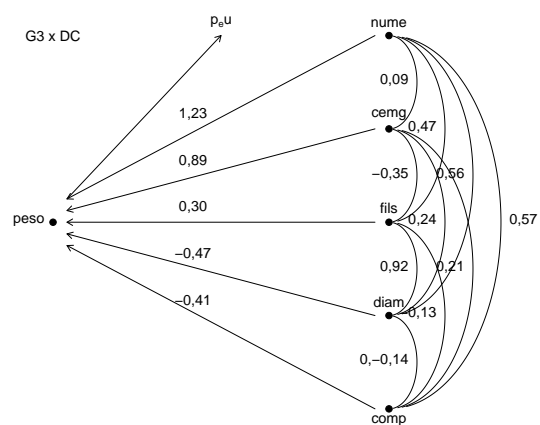
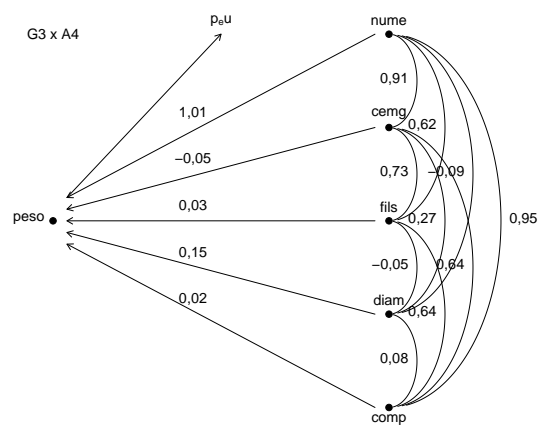


Gráfico 5 Diagramas de Trilha dos efeitos que sobre o peso tem os caracteres da espiga do milho comprimento (comp), diâmetro (diam), número de fileiras (fils), peso de 100 grãos (cemg) e número de grãos (nume)

5 DISCUSSÃO

A ênfase principal deste trabalho foi a obtenção de informações sobre o controle genético do número de fileiras. Isto porque há escassez de dados a esse respeito, embora um dos primeiros artigos tenha sido publicado no início do século XX, por um dos pioneiros da genética quantitativa (EAST, 1910). Adicionalmente, esse caráter é descontínuo na expressão fenotípica, mas deve ter controle poligênico. No conceito da literatura, é um típico caráter de limiar "*threshold*". São caracteres em que a mudança de fenótipo ocorrem em etapas, após o acúmulo de uma certa quantidade de alelos favoráveis. Os outros caracteres da espiga foram incluídos nas análises para obter também informações a respeito do controle genético e sobretudo para verificar como eles se interrelacionam com o número de fileiras de grãos.

Os genitores utilizados foram escolhidos por apresentarem ampla divergência no número de fileiras. A linhagem Geneze 3 (G3) se destaca por apresentar espigas com 20 ou mais fileiras dependendo da condição ambiental. Já Dente de Cravo (DC) e Argentino IV (A4) possuem número de fileiras inferior a 12. Eles não foram incluídos nas análises porque não são adaptados à região, além de apresentarem baixa taxa de germinação, que contribui para grande redução no estande. Nessa condição, a inclusão dos genitores, basicamente para se estimar o efeito ambiental, iria prejudicar as interpretações dos resultados.

Conforme o esperado, a geração F_2 e os retrocruzamentos variaram amplamente para o número de fileiras de grãos e demais caracteres, condição esta indispensável para um estudo dessa natureza. O emprego dos componentes de médias mostrou que o modelo sem epistasia foi suficiente para ajustar-se os dados obtidos. Utilizando o *triple test cross* no milho, foi detectada epistasia para o peso, diâmetro e o comprimento da espiga (KHAN; MCNEILLY, 2005).

O componente a , que mede os desvios dos homozigotos em relação à média, foi diferente de zero em todos os caracteres, mostrando a existência de variação genética e que a interação alélica aditiva é importante na expressão desses caracteres. Estudando o controle genético de alguns componentes da produção em milho, Srdic, Pajic e Drinic-Mladenovic (2007), por meio de cruzamentos di-

alélicos, encontraram efeito de dominância predominante para a produtividade e número de grãos por espiga, enquanto que o efeito aditivo foi mais importante na expressão do número de fileiras da espiga e do peso de 1000 grãos. Por meio de marcadores moleculares, Ross, Hallauer e Lee (2006) encontraram 10 *QTL*'s que explicavam mais de 50% da variação no número de fileiras, sendo a maioria desses *QTL*'s de efeito aditivo. Avaliando outros caracteres da planta de milho Silva et al. (2004), também encontraram controle genético aditivo para todos caracteres, exceto à produtividade.

As estimativas de d só foram diferentes de zero para o peso de 100 grãos em ambos os cruzamentos. Desde meados do século passado, muitas pesquisas foram realizadas com o intuito de estimar os componentes da variância para uma série de caracteres do milho. Hallauer e Miranda-Filho (1981) sumarizaram as estimativas dos componentes de variância para uma série de caracteres do milho. A produtividade foi o caráter que mostrou maior razão entre a variância de dominância e a variância aditiva, mostrando ser a dominância parcial importante na expressão desse caráter. Para comprimento da espiga, essa razão foi em média 0,3746. O diâmetro da espiga apresentou razão média de 0,3269 e a razão para o número de fileiras de grãos foi de 0,1774.

As interpretações que podem originar de uma análise de componentes de média podem ocasionar equívocos, já que nas médias, por serem a soma algébrica dos locos individualmente, os efeitos de locos dominantes de sinal contrário podem se anular. O uso da variância elimina esse problema, já que na sua estimativa, esses efeitos são elevados à potência de dois, não restando possibilidade de haver cancelamento dos efeitos (RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993).

Para a maioria dos caracteres, houve coerência entre os resultados da análise de componentes de média e variância. Isso provavelmente ocorre porque quando se considera um loco, V_A é obtida pela expressão $2p(1-p)[a+(1-2p)d]^2$, em que o p é a frequência do alelo favorável na população. Nesse caso, como se tem frequência alélica de $p = 1/2$, a variância aditiva corresponde a $1/2a^2$. Desse modo, a nos componentes de média e o V_A nos componentes de variância devem fornecer informações semelhantes, como ocorreu. Contudo, Bernardo (2002) realça que a estimativa da variância de dominância conceitualmente deve ser de magnitude in-

ferior, pois a V_D é estimada como desvio da regressão dos valores genotípicos e o número de alelos. Como o estimador é de mínimos quadrados, V_D é esperado que seja mínimo.

A estimativa da herdabilidade possibilita aos melhoristas inferir a respeito da possibilidade de sucesso com a seleção e sobretudo sobre a magnitude do efeito ambiental na expressão dos caracteres em uma dada condição (NYQUIST, 1991). As estimativas de h^2 obtidas variaram entre os caracteres. Elas foram de menor magnitude especialmente para o número de grãos. A comparação de estimativas de h^2 é dificultada em função da unidade em que elas foram obtidas. No presente caso, a herdabilidade foi ao nível de indivíduo. Em levantamento de estimativas de herdabilidade obtidas até 1980, para a produtividade de grãos, esta foi de 18,7%, semelhante ao obtido no presente trabalho. Como as estimativas da h^2 relatadas por Hallauer e Miranda-Filho (1981) foram ao nível de parcela, pode-se inferir que as h^2 obtidas nesse trabalho, para o peso de 100 grãos são relativamente altas. Para o número de fileiras, a herdabilidade foi de 68%, enquanto que a média de 18 estimativas de h^2 para esse caráter, relatadas por Hallauer e Miranda-Filho (1981) foi de 57%.

A determinação do número de fileiras da espiga é ontogenética e precocemente definida. Desse modo, era de se esperar que não houvesse variação para o caráter na geração F_1 e que o coeficiente de determinação genético (h^2) fosse 1,0, desde que os genitores sejam puros para o caráter. Uma provável causa para isso é que, mesmo determinado ontogeneticamente, há uma influência ambiental na expressão do caráter. East (1910) observou essa influência do ambiente, quando a espiga superior é perdida e há condições favoráveis, a segunda espiga apresentará duas fileiras de grãos adicionais.

O controle genético do número de fileiras de grãos da espiga apresentou estimativas para o controle genético que permitem inferir tratar-se de um caráter poligênico com interação alélica predominante aditiva. Essa constatação corrobora com a interpretação de Lynch e Walsh (1997) para caracteres de limiar. Por apresentar variação em muitas classes, mesmo a expressão fenotípica ocorrendo discretamente, há uma boa aproximação das observações para uma distribuição normal, o que permite a análise do seu controle genético como um caráter quanti-

tativo que varie de modo contínuo.

Como se constatou, as duas metodologias de análise do controle genético do número de fileiras do milho apresentaram resultados equivalentes. Isso aconteceu, pois mesmo o número de fileiras apresentando variação de modo descontínuo, essa variação dá-se em muitas classes. Assim, há uma boa aproximação das observações ao que se preconiza em uma análise de caracteres dessa natureza. A pressuposição de distribuição normal das observações pode ser verificada pelas próprias distribuições de frequência para o caráter nos diferentes cruzamentos. Assim, tanto a análise que considera a descontinuidade da expressão fenotípica, quanto o método dos quadrados mínimos tendem a apresentar resultados semelhantes.

Vale ressaltar que as estimativas pelo método de Wright (1934a, 1934b) foram de forma sistemática, menores que as estimativas do método dos quadrados mínimos. Esse "encolhimento" pode ser resultado do fato de que o método pressupõe uma distribuição normal e toda sua derivação baseia-se nas propriedades de uma distribuição normal perfeita, o que não ocorre.

Tendo disponível informações apenas das plantas F_2 , não é comum estimar correlações genéticas e ambientais, uma vez que cada indivíduo é único. Uma alternativa é empregar as correlações fenotípicas da geração F_1 como estimativas das correlações ambientais e, pelo estimador apresentado por Falconer e Mackay (1995), estimar as correlações genéticas. Não foram encontrados relatos de correlação empregando estas gerações F_1 e F_2 , sendo assim, não se tem informações das implicações de se calcular as correlações dessa forma.

Como se observa nas estimativas das correlações fenotípicas e genéticas entre os caracteres, não houve qualquer indicativo de associações expressivas dos caracteres dois a dois, exceto entre a produtividade de grãos e número de grãos. No presente caso, ontogeneticamente a produção de grãos é dependente dos demais. Assim foi considerada a variável dependente com efeitos indiretos dos outros caracteres. Em uma linha cronológica do desenvolvimento da planta, como já foi visto, na diferenciação da espiga há a determinação do número de fileiras de grãos. Durante a polinização determinar-se-á o número de grãos. No processo de "enchimento" de grãos, será determinado tanto o peso dos grãos quanto o com-

primento e largura da espiga. Assim, a conjugação dessas etapas irão originar a produtividade. Como se observa, esses componentes da produção agem de modo multiplicativo para gerar a produção e essa é uma das causas pelas quais, mesmo todos os componentes da produção terem controle genético aditivo, a produtividade mostrará dominância. Desse modo, uma forma de melhor interpretar essa associação é por meio da análise de trilha, que estima os efeitos diretos que as variáveis independentes têm sobre a variável dependente e os efeitos indiretos por meio das outras variáveis.

Verifica-se pela análise de trilha que apenas o número de grãos mostrou alta correlação com a produção e elevada estimativa do efeito direto, sendo esse um provável candidato para a seleção indireta. Outra alternativa é a realização de seleção indireta para a produtividade por meio de uma seleção simultânea que contemple as correlações dos caracteres entre si. Ambas alternativas, provavelmente, são mais trabalhosas do que selecionar diretamente para produtividade. Lopez-Reynoso e Hallauer (1998), realizando seleção divergente para o comprimento da espiga, concluíram que a efetividade da seleção que altera a produção por meio do comprimento da espiga também interfere em outros caracteres relacionados à produtividade. Para Bos e Sparnaaij (1993) e Sparnaaij e Bos (1993), uma outra maneira efetiva de se realizar seleção em caracteres com complexidade como tal, é por meio de outros caracteres que tenham grande participação na explicação da variação da produtividade, mas que não apresentem correlação com os demais caracteres.

6 CONCLUSÕES

O controle genético dos caracteres da espiga do milho é devido a interações alélicas predominantemente aditivas, exceto a produtividade por planta que apresentou predominância de efeitos de dominância;

A análise do controle genético do caráter número de fileiras de grãos, tanto pelo Método dos Quadrados Mínimos, quanto pela metodologia de proposta por Sewall Wright apresentou resultados similares em termos interpretativos. Essa correspondência é função do ajustamento dos dados à distribuição normal; e

O caráter que mais explicou a variação na produtividade de grãos foi o número de grãos por planta. O uso desse caráter na seleção indireta é limitado porque a sua obtenção demanda mais recurso que a produtividade de grãos.

REFERÊNCIAS

- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Hardbound: Stemma, 2002. 369 p.
- BOS, I.; SPARNAAIJ, L. D. Component analysis of complex characters in plant breeding (II): the pursuit of heterosis. **Euphytica**, Wageningen, v. 70, n. 3, p. 327–245, Jan. 1993.
- CROZIER, A. A. Silk seeking pollen. **Botanical Gazette**, Chicago, n. 149, p. 13–242, Sept. 1888.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 2. ed. Viçosa, MG: UFV, 2001. 390 p.
- DAVIDE, L. M. C. **Controle genético de caracteres associados à dureza dos grãos e à degradabilidade ruminal de milhos tropicais**. 2009. 88 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) — Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.
- DEMPSTER, E. R.; LERNER, I. M. Heritability of threshold characters. **Genetics**, Austin, v. 35, n. 2, p. 212–236, Oct. 1950.
- DUMAS, C.; MOGENSEN, H. L. Gametes and fertilization: maize as a model system for experimental embryogenesis in flowering plants. **Plant Cell**, Rockville, v. 5, n. 10, p. 1337–1348, Oct. 2003.
- EAST, E. M. A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. **The American Naturalist**, Chicago, v. 44, n. 518, p. 65–82, Feb. 1910.
- FALCONER, D. S. The inheritance of liability to certain diseases, estimated from incidence among relatives. **Annals Human Genetics**, London, v. 29, n. 1, p. 51–71, 1965.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4. ed. Essex: Longman, 1995. 480 p.

FANCELLI, A. L. **Tecnologia da produção de milho: ecofisiologia e fenologia**. Piracicaba: FEALQ, 2002. 51 p. Apostila.

FOULLEY, J. L. Prediction of selection response for threshold dichotomous traits. **Genetics**, Austin, v. 132, n. 4, p. 1187–1194, 1992.

FRANK, T. E.; HALLAUER, A. R. Generation means analysis of twin-ear trait in maize. **Journal of Heredity**, Washington, v. 88, n. 6, p. 469–474, Nov./Dec. 1997.

HALLAUER, A. R.; MIRANDA-FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. Ames: Iowa State University, 1981. 486 p.

JOHANSSON, I.; LENDHE, B.; PIRCHNER, F. Causes of variation in the frequency of monozygous and dizygous twinning in various breeds of cattle. **Hereditas**, Lund, v. 78, n. 2, p. 201–234, May. 1974.

KEARSEY, M.; POONI, H. **Genetical analysis of quantitative traits**. London: Garland Science, 1996. 400 p.

KEMTON, J. H. Floral abnormalities in maize. **U.S.D.A. Bulletin**, Washington, n. 278, p. 16, 1913.

KHAN, A. A.; MCNEILLY, T. Triple test cross analysis for salinity tolerance based upon seedling root length in maize (*Zea mays* L.). **Breeding Science**, Tokyo, v. 55, n. 3, p. 321–325, Sept. 2005.

KIESSELBACH, T. A. **The structure and reproduction of corn**. 50. ed. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor laboratory, 1999. 101 p.

LAUBENGAYER, R. A. The vascular anatomy of the four-rowed ear of corn. **Annual Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 35, n. 4, p. 337–340, Nov. 1948.

LENZ, L. W. Comparative histology of the female inflorescence of *Zea mays*. **Annual Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 35, n. 4, p. 353–376, Nov. 1948.

LEON, J. **Botánica de los cultivos tropicales**. San José: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, 1987. 445 p.

LOPEZ-REYNOSO, J. J.; HALLAUER, A. R. Twenty-seven cycles of divergent mass selection for ear length in maize. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 4, p. 1099–1107, July 1998.

LUNA, S. S. et al. Maize pollen longevity and distance isolation requirements for 84 effective pollen control. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 5, p. 1551–1557, Sept. 2001.

LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Stamford: Sinauer Associates, 1997. 980 p.

MARCOS-FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. Piracicaba: FEALQ, 2005. 495 p.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**. London: Chapman & Hall, 1982. 430 p.

MERCER, J. T.; HILL, W. G. Estimation of genetic parameters for skeletal defects in broiler chickens. **Heredity**, Lund, v. 53, n. 1, p. 193–203, Aug. 1984.

MILLER, E. C. Development of the pistillate spiklet, and fertilization in *Zea mays*. **Journal of Agricultural Research**, v. 18, p. 255–266, 1919.

MOORAD, J. A.; LINKSVAYER, T. A. Levels of selection on threshold traits. **Genetics**, Austin, v. 179, n. 2, p. 899–905, 2008.

NEUFER, M. G.; COE, E. H.; WESSLER, S. R. **Mutants of maize**. New York: Cold Harbor Spring, 1997. 468 p.

NYQUIST, W. E. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. **Critical Reviews in Plant Science**, Boca Raton, v. 10, n. 3, p. 235–322, 1991.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna, 2008. <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 4 jul. 2010.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; ZIMMERMANN, M. J. O. **Genética quantitativa em plantas autógamas aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia: UFG, 1993. 271 p.

RAMALHO, M. A. P.; SILVA, N. O. Fluxo gênico em plantas. In: MIR, L.; MOREIRA-FILHO, C. A. (Ed.). **Genômica**. São Paulo: Atheneu, 2004. p. 863–884.

REICH, T.; JAMES, J. W.; MORRIS, C. A. The use os multiple threshold in determining the mode of transmission of semi-continuous traits. **Annals of Human Genetics**, London, v. 36, n. 2, p. 163–184, Nov. 1972.

ROFF, D. A. Evolution of threshold traits: the balance between directional selection, drift and mutation. **Heredity**, Lund, v. 80, n. 1, p. 25–32, Jan. 1998.

ROSS, A. J.; HALLAUER, A. R.; LEE, M. Genetic analysis of traits correlated with maize ear lentgh. **Maydica**, Bergamo, v. 51, n. 2, p. 301–313, 2006.

SASS, J. E.; LOEFFEL, F. A. Development of axillary buds in maize in relation to barrenness. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, n. 8, p. 484–486, Aug. 1959.

SILVA, A. R. et al. Estimates of genetic variance and level of dominance of tropical maize population (I): grain yield and plant traits. **Maydica**, Bergamo, v. 49, n. 2, p. 65–71, 2004.

SPARNAAIJ, L. D.; BOS, I. Component analysis of complex characters in plant breeding (I): proposed method for quantifying the relative contribution of individual components to variation of complex character. **Euphytica**, Wageningen, v. 70, n. 3, p. 225–235, Jan. 1993.

SRDIC, J.; PAJIC, Z.; DRINIC-MLADENOVIC, S. Inheritance of maize grain yield components. **Maydica**, Bergamo, v. 52, n. 1, p. 261–264, 2007.

STOJKOVIC, S. et al. The effect of yield components on grain yield in different progeny types of an f_3 maize population. **Genetika**, Beograd, v. 41, n. 2, p. 189–198, 2009.

VELLO, N. A.; VENCOVSKY, R. **Variâncias associadas às estimativas de variâncias genéticas e coeficientes de herdabilidade**. Piracicaba: ESALQ, 1974. 238-248 p. (Relatório Científico do Departamento de Genética, 8).

VIANA, F. M. et al. Hibridação em milho. In: BOREM, A. (Ed.). **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa, MG: UFV, 1999. p. 401–426.

WRICKE, G.; WEBER, W. E. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. New York: De Gruyter, 1986. 406 p.

WRIGHT, S. Correlation and causation. **Journal of Agricultural Research**, Washington, v. 20, n. 7, p. 557–587, Jan. 1921.

WRIGHT, S. An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. **Genetics**, Austin, v. 19, n. 6, p. 506–536, Nov. 1934a.

WRIGHT, S. The results of crosses between inbred strains of guinea pigs differing in number of digits. **Genetics**, Austin, v. 19, n. 6, p. 537–551, Nov. 1934b.

WRIGHT, S. An analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae*.
Genetics, Austin, v. 28, n. 2, p. 139–156, Mar. 1943.