



FLÁVIA FERREIRA MENDES

**CONTROLE GENÉTICO DA EFICIÊNCIA NO
USO DE FÓSFORO EM MILHO TROPICAL**

Lavras - MG

2012

FLÁVIA FERREIRA MENDES

**CONTROLE GENÉTICO DA EFICIÊNCIA NO USO DE FÓSFORO EM
MILHO TROPICAL**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Doutor

Orientador

Dr. João Cândido Souza

Coorientador

Dr. Sidney Netto Parentoni

LAVRAS - MG

2012

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

Mendes, Flávia Ferreira.

Controle genético da eficiência no uso de fósforo em milho tropical / Flávia Ferreira Mendes. – Lavras : UFLA, 2012.

134 p. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2012.

Orientador: João Cândido de Souza.

Bibliografia.

1. Estresse abiótico. 2. Mapeamento. 3. QTL. 4. Eficiência de aquisição. 5. Eficiência de utilização. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 631.523

FLÁVIA FERREIRA MENDES

**CONTROLE GENÉTICO DA EFICIÊNCIA NO USO DE FÓSFORO EM
MILHO TROPICAL**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Doutor

APROVADA em 27 de março de 2012

Dr. João Bosco dos Santos	UFLA
Dr. Magno Antonio Patto Ramalho	UFLA
Dr. Antônio Eduardo Furtini Neto	UFLA
Dr. Sidney Netto Parentoni	Embrapa/CNPMS

Dr. João Cândido Souza
UFLA
(Orientador)

**LAVRAS – MG
2012**

Aos meus pais, José Ferreira Mendes e Maria das Graças Ferreira Mendes.

Aos meus irmãos, Marcos José Ferreira e Cristiana Ferreira Mendes.

Aos meus sobrinhos, Matheus Mendes Trindade e Vitor Mendes Trindade, e ao meu marido, Lauro José Moreira Guimarães, pelo apoio constante em todos os momentos.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por Tudo.

À Universidade Federal de Lavras, pela oportunidade concedida.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos.

Aos meus pais, José Ferreira e Maria das Graças, pelo apoio constante em todos os momentos de minha vida.

Ao Lauro, pelo carinho, compreensão e companheirismo sempre.

Ao professor João Cândido e ao Dr. Sidney Parentoni, pela orientação e agradável convivência durante a pós-graduação.

Aos membros da banca, pela disponibilidade e valiosas sugestões apresentadas para a melhoria do presente trabalho.

À Dra Cláudia Guimarães, pela disponibilização do mapa genético.

Aos professores do curso de Genética e Melhoramento de Plantas, em especial Magno, José Airton, César, João Bosco, Elaine e Flávia Avelar, pelos ensinamentos transmitidos e agradável convivência.

Aos amigos queridos e companheiros da UFLA, Flávia Carneiro, Cristiane Reis, Fernando Guedes, Fernando Toledo, Isabela Furtini, Izabel, Mariney, Lidianne, Jerônimo, Ranoel e a demais amigos do GEN. Saudades.

Aos amigos do “galpão” de melhoramento de milho da Embrapa, pela colaboração e amigável convivência. Em especial aos técnicos Fábio Rabello e Eduardo, pelo apoio constante na execução dos trabalhos.

Aos amigos Quênia Grazielle, Quênia Gisele, Pedro Henrique, Tales Souza, Rafaela Barbosa e Denize Pacheco, pela constante e essencial ajuda na condução dos experimentos.

Enfim, a todos aqueles que, direta ou indiretamente, estiveram envolvidos na realização deste trabalho, meu MUITO OBRIGADO!!!

RESUMO

Este trabalho foi realizado com os objetivos de obter informações sobre o controle genético de características relacionadas à eficiência de uso de fósforo em milho cultivado em campo com e sem estresse por deficiência de P e identificar QTLs relacionados à eficiência no uso de P. Foram utilizadas 140 linhagens endogâmicas recombinantes (RILs), retrocruzadas com as linhagens parentais L3 (eficiente) e L22 (ineficiente), seguindo o delineamento III. As 280 progênies resultantes foram avaliadas em dois ambientes contrastantes quanto à disponibilidade de fósforo (P), no ano agrícola de 2010/2011. As características avaliadas em todos os experimentos foram: florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF), intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI), altura de planta (AP) e produtividade de grãos (PG). Para o ambiente sob baixo P, também foram avaliadas as características: produção de massa seca de palhada (MSPa), teor de P nos grãos (TPG), índice de colheita (I_{CP}), quociente de utilização (Q_{UTIL}), eficiência de uso de P (E_{USO}), eficiência de aquisição de P (E_{AQ}) e eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}). As 140 RILs foram, também, genotipadas com 392 marcadores SNPs e SSRs. Foram realizadas análises de variância, individuais e conjuntas, segundo o modelo proposto por Comstock e Robinson (1952). A partir das esperanças dos quadrados médios das análises de variância foram estimados os componentes de variância genética e determinado o grau médio de dominância para cada característica. Foram estimadas as médias ajustadas para produtividade de grãos em alto e baixo P e para os índices de eficiência ao P em baixo P. De posse das médias ajustadas dos retrocruzamentos e do mapa genético foi realizado o mapeamento de QTL pelo método de mapeamento por intervalo composto (CIM). Dentre os índices que compõem a eficiência no uso de P, a E_{AQ} se mostrou mais relacionada com a E_{USO} , indicando maior importância de mecanismos ligados à aquisição de P do que de mecanismos relacionados ao uso interno deste nutriente. As estimativas de grau médio de dominância indicam dominância completa no controle genético para a eficiência no uso e seus componentes. Foram identificados 24 QTLs para eficiência no uso de P e seus componentes e 70% dos QTLs identificados para E_{AQ} se colocaram com os QTLs identificados para E_{USO} . As estimativas do grau médio de dominância dos QTLs indicaram que houve predomínio dos efeitos de dominância no controle genético para os índices de eficiência ao P.

Palavras-chave: Estresse abiótico; mapeamento; QTL; eficiência de aquisição; eficiência de utilização.

ABSTRACT

The objectives of this study were to investigate the genetic control of traits related to phosphorus use efficiency in maize grown in field with and without stress and to identify QTLs related to the P use efficiency. A total of 140 recombinant inbred lines (RILs), backcrossed with the parental lines L3 (efficient) and L22 (inefficient), following the design III. The 280 progenies were evaluated in two contrasting environments related to the availability of phosphorus, in crop year 2010/2011. The characteristics evaluated in all experiments were: anthesis, silking, anthesis-silking interval, plant height and yield. On the environment at low P, were also evaluated the characteristics: production of dry straw; P content in grain; harvest index (I_{CP}); quotient of utilization (Q_{UTIL}); P use efficiency (E_{USO}); P acquisition efficiency (E_{AQ}) and P internal utilization efficiency (E_{UTIL}). The 140 RILs were also genotyped with 392 SSR and SNPs markers. Analyses of variance, individual and combined, were carried out, according to the model proposed by Comstock and Robinson (1952). From the expected mean squares analyzes of variance were estimated genetic variance components and determined the average degree of dominance for each trait. We estimated the adjusted means for grain yield in high and low P, and for the efficiency index to P in low P. After obtaining the adjusted means of backcrossing and the genetic map, a QTL mapping by the method of composite interval mapping (CIM) was performed. Among the index that make up the efficiency in the use of P, E_{AQ} was more related to E_{USO} , indicating greater importance of mechanisms related to the P acquisition than to the mechanisms related to internal use of this nutrient. Estimates of average degree of dominance indicate complete dominance in the genetic control for the use efficiency and its components. Twenty-four QTLs for P use efficiency and its components were identified, and 70% of the QTLs identified for E_{AQ} were located with the QTLs identified for E_{USO} . Estimates of the average degree of dominance of QTLs indicated that there was a predominance of effects of dominance in the genetic control for the efficiency index to P.

Keywords: Abiotic stress; mapping; QTL; acquisition efficiency; utilization efficiency.

SUMÁRIO

CAPÍTULO I Introdução geral	10
1 INTRODUÇÃO	11
2 REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1 Comportamento do fósforo no solo	14
2.2 Importância do fósforo para o desenvolvimento das plantas.....	16
2.3 Características relacionadas à eficiência do uso de fósforo	17
2.4 Melhoramento para eficiência no uso de fósforo	21
2.5 Genética da eficiência de uso de fósforo.....	26
2.6 Estimativa de componentes genéticos utilizando delineamento III	30
REFERÊNCIAS.....	37
Capítulo II Controle genético de características relacionadas à eficiência no uso de P em milho tropical	45
1 INTRODUÇÃO	46
2 MATERIAL E MÉTODOS	48
2.1 Material genético.....	48
2.2 Execução experimental	48
2.3 Características avaliadas	50
2.4 Análises estatísticas do delineamento III	53
2.5 Estimativas dos parâmetros genéticos para cada ambiente	56
2.6 Estimativas dos parâmetros genéticos no conjunto de ambientes.....	57
2.7 Precisão das estimativas dos parâmetros genéticos.....	58
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	62
4 CONCLUSÕES.....	95
REFERÊNCIAS.....	96
CAPÍTULO III QTLs para eficiência no uso de P em milho tropical	99
1 INTRODUÇÃO	100
2 MATERIAL E MÉTODOS	102

3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	107
4	CONCLUSÕES	119
	REFERÊNCIAS.....	120
	ANEXOS	123

CAPÍTULO I Introdução geral

1 INTRODUÇÃO

Aumentos significativos em produtividade têm sido observados em várias culturas agrícolas, ao longo das últimas décadas, em especial para o milho. A produção mundial deste cereal passou de 592,5 milhões de toneladas, no ano 2000, para 844,4 milhões de toneladas, em 2010 (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS - FAO, 2011), em uma área praticamente constante. No Brasil, o cenário não foi diferente. Segundo dados da Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB (2011), o incremento médio anual na produtividade brasileira, na última década, foi de 126,8 kg por hectare. Considerando que a média nacional, no ano 2000, foi de 2,59 toneladas/ha e, em 2010, foi de 4,3 toneladas/ha, o ganho foi expressivo.

Contudo, segundo dados publicados pela FAO (2010), há necessidade de aumentar a produção agrícola em cerca de 70%, para atender à demanda crescente por alimentos, fibra e energia até 2050. Nesse sentido, novas áreas deverão ser incorporadas ao setor agrícola nos próximos anos, principalmente nas regiões tropicais. Entretanto, a maioria dos solos dessas regiões apresenta baixo pH, alto teor de Al, baixa disponibilidade de nutriente e alta capacidade de adsorção de fósforo (P). A deficiência de P, nesse tipo de solo, é um dos principais fatores que limitam a produção agrícola no Brasil e em vários outros países tropicais.

O fósforo é elemento chave em processos metabólicos ligados à energia e à ativação enzimática, e participa ainda na formação de compostos bioquímicos, como ácidos nucleicos e fosfolipídeos, dos quais depende todo o funcionamento da planta. Deficiência de fósforo acarreta alterações na morfologia, na fisiologia da planta, no transporte e na utilização interna de outros nutrientes.

A principal forma de suprimento de fósforo nos solos brasileiros tem sido o uso de fertilizantes. Devido à alta capacidade de adsorção de fósforo nos solos argilosos, altas doses de adubos fosfatados são necessárias para obter altas produtividades. Para contornar o problema dos custos dos fosfatos solúveis obtidos pelos processos convencionais de solubilização, fontes alternativas de suprimento de fósforo têm sido estudadas (HARGER et al., 2007). Contudo, mesmo utilizando fontes alternativas de fósforo, grandes doses são requeridas durante o ciclo da maioria das culturas, principalmente em solos de cerrado. Além disso, estimativas recentes indicam que os preços dos adubos fosfatados devem crescer nas próximas décadas, pois as reservas de P mais facilmente exploráveis poderão ser esgotadas ainda neste século (MURREL; FIXEN, 2006; OELKERS; VALSAMI, 2008; VANCE; UHDE-STONE; ALLAN, 2003). Portanto, pesquisas que visem desenvolver plantas mais eficientes no uso de P terão papel fundamental na agricultura, nos próximos anos. A obtenção de cultivares mais adaptadas a ambientes com baixos níveis de nutrientes no solo, ou capazes de utilizar de maneira mais eficiente o fertilizante aplicado, seria, então, uma alternativa economicamente desejável, ambientalmente segura e socialmente adequada.

Estudos sobre a identificação de genótipos de milho eficientes no uso do fósforo têm sido realizados (FERNANDES; MURAOKA, 2002; FIDÉLIS et al., 2008; FRITSCHÉ NETTO, 2011; MACHADO; FURLANI; MACHADO, 2001). Entretanto, a maioria das cultivares desenvolvidas pelos programas de melhoramento de plantas é voltada exclusivamente para altas produtividades em ambientes favoráveis, demandam altas doses de insumos e, em geral, utilizam estes insumos de forma ineficiente. Desse modo, é relevante mencionar que a busca por plantas mais eficientes em converter nutrientes em produto final deve ser fator chave no desenvolvimento de novas cultivares.

Para se estabelecer as bases de um programa de seleção para eficiência no uso de P é necessário considerar alguns aspectos, entre eles, conhecer o controle genético das características utilizadas na seleção. Nesse sentido, informações sobre o tipo de ação gênica predominante contribuem para escolha de estratégias de melhoramento mais adequadas. Esforços têm sido feitos no sentido de entender e explorar a variabilidade para características relacionadas à eficiência no uso de fósforo. Contudo, ainda são poucos os resultados obtidos para o milho em condições tropicais, principalmente em plantas cultivadas em campo até o final do ciclo. Grande parte dos estudos de controle genético da eficiência no uso de P é baseada na avaliação da absorção e acumulação de P na fase de plântulas. Ressalta-se que resultados em solução nutritiva, ou mesmo em vasos, podem não se correlacionar com resultados de campo. Nesse sentido, experimentos conduzidos em condições de campo são necessários para maior entendimento dos efeitos gênicos das características relacionadas à eficiência de uso de P.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Comportamento do fósforo no solo

O fósforo do solo é dividido em dois grandes grupos, dependendo da natureza do composto a que está ligado: o fósforo inorgânico, forma na qual as plantas são capazes de absorver, e fósforo orgânico, que deve ser mineralizado para que as plantas possam absorvê-lo (DECHEN; NACHTIGALL, 2007).

A fração inorgânica pode, por sua vez, ser separada em duas partes: o fósforo dos minerais primários e o fósforo adsorvido. Em condições tropicais, a maior parte do fósforo inorgânico se encontra adsorvida pelo solo e não disponível para as plantas (COLLINS; TARDIEU; TUBEROSA, 2008). Uma pequena quantidade, normalmente menor que $1,00 \text{ mg L}^{-1}$, encontra-se na solução, em equilíbrio com o P adsorvido pelos colóides do solo (HAVLIN et al., 1999). A adsorção do P depende, principalmente, do pH (DECHEN; NACHTIGALL, 2007), sendo que em solos com pH menores que 7 aumenta a disponibilidade do ânion H_2PO_4^- , forma preferencialmente absorvida pelas plantas. Entretanto, em solos ácidos, como os do cerrado brasileiro, há altas concentrações de ferro (Fe) e alumínio (Al) em sua solução, o que pode provocar a precipitação do fósforo inorgânico como fosfatos de Fe e de Al. Com o aumento do pH, a carga superficial de partículas do solo torna-se cada vez mais negativa, aumentando a repulsão (menor adsorção) entre o fosfato e a superfície adsorvente. Contudo, nos solos com pH muito alcalinos, quase todo o fósforo inorgânico se encontra na forma de PO_4^{3-} , forma não absorvida pelas plantas, ou precipitado como hidroxiapatita ou como carbonatoapatita (DECHEN; NACHTIGALL, 2007).

A fração do fósforo orgânico pode constituir de 5% a 80% do P total do solo, sendo as principais formas já identificadas os fosfatos de inositol, que

compõem de 10% a 80% do fósforo orgânico total, além dos fosfolípidios (0,5% a 7%), os ácidos nucleicos (~3%) e outros ésteres-fosfato (>5%). O fósforo orgânico é originado a partir dos resíduos vegetais adicionados ao solo, dos tecidos microbianos e dos produtos de sua decomposição (SANTOS; GATIBONI; KAMINSKI, 2008). A estabilidade destes compostos depende de sua natureza e de sua interação com a fração mineral, pois eles são utilizados como fonte de carbono pelos microorganismos, cujos resultados são sua mineralização e disponibilização do fósforo para as plantas (PARENTONI; MENDES; GUIMARÃES, 2011).

Alguns compostos, como ácidos nucleicos e fosfolípidios com ligação diéster, têm estrutura química que facilita sua decomposição, sendo facilmente mineralizáveis e, por isso, as quantidades armazenadas no solo são pequenas. Já os fosfatos monoésteres, como os fosfatos de inositol, apresentam alta energia de ligação e alta carga residual, o que lhes confere facilidade de interação com os constituintes inorgânicos do solo. Isso dificulta a mineralização e favorece o acúmulo no solo, sendo, então, de baixa disponibilidade para as plantas (SANTOS; GATIBONI; KAMINSKI, 2008).

Manter a matéria orgânica do solo em níveis adequados é importante para o bom desenvolvimento da cultura. A mineralização da matéria orgânica resulta em liberação lenta de P para a solução do solo, fazendo com que o P esteja sempre disponível para que a planta possa absorvê-lo. Em solo sob plantio direto no Brasil, tem sido observada maior relação entre fração de fósforo na forma orgânica e inorgânica do que aquela observada no plantio convencional (ANGHINONI, 2006).

2.2 Importância do fósforo para o desenvolvimento das plantas

O fósforo é um dos seis macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg e S) para o desenvolvimento das plantas, desempenhando papel importante na produção, na transferência e no armazenamento de energia via ATP e NADPH, em todos os processos biológicos. É componente central de processos metabólicos, incluindo fotossíntese e respiração, participa da ativação e desativação de enzimas, é elemento estrutural dos ácidos nucleicos e fosfolipídeos, e serve como um componente em sinais de cascatas de tradução (RAUSCH; BUCHER, 2002).

A concentração de fósforo na planta é relativamente pequena, mas criticamente importante. Deficiência desse elemento no solo pode resultar em atraso na maturação, redução no desenvolvimento floral, baixa qualidade de sementes e decréscimo na produtividade (HYLAND et al., 2005). Limitações na disponibilidade de P no início do ciclo vegetativo podem resultar em restrições no desenvolvimento das plantas, não havendo possibilidade de recuperação posteriormente, mesmo aumentando o suprimento de P a níveis adequados (GRANT et al., 2001).

O período de tempo requerido para a deficiência de P mostrar efeito nos processos vegetais depende das reservas de P na planta. Segundo Grant et al. (2001), nos tecidos da maioria das plantas superiores, a maior parte do P se encontra na forma inorgânica e seu conteúdo tende a variar amplamente, dependendo da disponibilidade externa de P. Se o suprimento desse nutriente for adequado, grande parte do reservatório de P inorgânico permanece não metabólica e é armazenada no vacúolo como ortofosfato. Sob estresse, por deficiência de P, as reservas inorgânicas são exauridas, enquanto os níveis metabólicos praticamente não são afetados. Porém, quando o estresse é prolongado, a deficiência de fósforo pode reduzir tanto a respiração como a

fotossíntese. Se a respiração se reduzir mais que a fotossíntese, os carboidratos se acumulam, deixando as folhas com coloração verde-escura. A deficiência também pode reduzir a síntese de ácidos nucleicos e de proteínas, induzindo a acumulação de compostos nitrogenados solúveis (N) no tecido, prejudicando todo o desenvolvimento da planta (GRANT et al., 2001).

2.3 Características relacionadas à eficiência do uso de fósforo

Apesar de os solos apresentarem de 100 a 2.500 kg/ha de fósforo total na camada arável, qualquer que seja a natureza do solo, a concentração de fósforo em solução é extremamente baixa, normalmente entre 0,1 e 1,0 kg/ha (FURTINI NETO et al., 2001). Para garantir a sobrevivência em solos com baixas concentrações de P, as plantas desenvolveram uma gama de estratégias morfológicas, bioquímicas e simbióticas que aumentam a capacidade de aquisição de P e ou melhoram a eficiência de utilização interna desse nutriente. Dentre essas adaptações destacam-se modificações radiculares, como aumento do tamanho, densidade, diâmetro e formação de pêlos do sistema radicular; associação com microrganismos; modificações do microambiente na rizosfera; distribuição e remobilização do nutriente na parte aérea, compreendendo remobilização de partes maduras, como folhas velhas, para meristemas de crescimento vegetativo e reprodutivo, e, ainda, a capacidade do genótipo em manter o metabolismo normal com concentrações reduzidas do nutriente no tecido (PARENTONI; MENDES; GUIMARÃES, 2011). A formação de aerênquimas, por exemplo, tem sido uma das modificações anatômicas verificadas em raízes de plantas cultivadas em condições de estresse nutricional de nitrogênio (HE; MORGAN; DREW, 1992), de fósforo (COELHO et al., 2006; FAN et al., 2003; MA et al., 2003) e de sulfato (BOURANIS et al., 2006).

Diversos parâmetros morfológicos e fisiológicos têm sido estudados visando o melhor entendimento da eficiência no uso de nutrientes e também para serem utilizados como indicadores dessa eficiência e da produtividade de grãos.

Com o objetivo de estudar o efeito da omissão de P no meio de cultura nas características fisiológicas de absorção de P e no comprimento de raízes, Alves et al. (2002) avaliaram oito genótipos de milho (quatro classificados como eficientes e quatro ineficientes no uso de P) e verificaram que a omissão de P na solução nutritiva aumentou significativamente o comprimento radicular em três dos quatro genótipos eficientes. Nos genótipos ineficientes não houve modificação significativa dessa característica, indicando que o crescimento diferencial do sistema radicular pode ser um dos mecanismos da eficiência para fósforo em milho.

Fernandes e Muraoka (2002) observaram que genótipos de milho ineficientes na utilização de P, quando cultivados em solução nutritiva com omissão deste elemento, não apresentaram diferenças quanto à morfologia do sistema radicular, enquanto aqueles considerados eficientes aumentaram o peso e o comprimento das raízes após o estresse.

O efeito do estresse de P sobre atributos morfológicos do sistema radicular de genótipos de milho crescidos em solução nutritiva foi verificado por Brasil et al. (2007). Nesse trabalho, foram avaliados oito genótipos de milho (três ineficientes e cinco eficientes) em dois níveis de P (baixo e alto) e foi verificado que, sob condições de estresse de P, os genótipos eficientes apresentaram os maiores valores de massa seca total e da parte aérea. De modo geral, quando crescidos em solução com baixo nível de P, os genótipos apresentaram maior relação raiz/parte aérea do que os genótipos que cresceram em solução com alto nível do nutriente.

Tem-se observado que plantas de milho cultivadas em condições de deficiência de P apresentam menor crescimento da parte aérea em relação às

raízes e estas parecem ter prioridade para utilizar o nutriente quando ele é inicialmente absorvido (CLARK, 1982). Liu et al. (1998) assinalam que, quando a planta encontra-se sob estresse de P, a distribuição, a direção e a energia de assimilação dos produtos da fotossíntese são direcionados para a formação e o desenvolvimento do sistema radicular, visando aumentar a área de absorção do nutriente. Segundo Clarkson (1985), as raízes tornam-se os drenos preferenciais de fotoassimilados, quando alguns nutrientes encontram-se limitando o crescimento das plantas, especialmente P e N.

Coelho et al. (2006) verificaram a formação de aerênquimas em raízes de milho, entre 5 e 7,5 cm do ápice radicular, em condições de estresse de P. A formação de aerênquima parece ser uma adaptação das plantas visando reduzir os custos metabólicos para crescimento e exploração do solo em condições de estresse. De acordo com Fan et al. (2003), a formação de aerênquima em plantas de feijão ou de milho mantidas sob estresse de fósforo é uma resposta adaptativa positiva relacionada à baixa disponibilidade de P, podendo estar relacionada com a diminuição da taxa respiratória radicular e, conseqüentemente, com um decréscimo no requerimento de fósforo nesses locais, aumentando, assim, a eficiência metabólica para maior crescimento e exploração do solo.

As formas orgânicas e inorgânicas de P estão em constante transformação no solo pelos processos mediados pelos microrganismos, afetando a disponibilidade de P para as plantas. A exsudação radicular de compostos orgânicos, que têm a capacidade de promover solubilização de P inorgânico, e a associação simbiótica com fungos micorrízicos são estratégias ligadas aos mecanismos fisiológicos desenvolvidos pelas plantas para aumentar a absorção de fósforo (NAGAHASHI; DOUDS, 2000). Entre os compostos liberados pelas plantas como estratégia para adaptação em ambientes de baixo fósforo estão os ácidos orgânicos e as fosfatases, que têm a capacidade de atuar aumentando a solubilização de P na rizosfera (LYNCH; HO, 2005) e as

estrigolactonas, que são compostos sinalizadores para a colonização por micorrizas (AKIYAMA; MATSUZAKI; HAYASHI, 2005). Segundo Czarnota, Rimando e Weston (2003), existe diferença na quantidade e na qualidade de exsudatos produzidos pelas raízes de sorgo, havendo indicações de diversidade genética para a produção desses exsudatos.

As associações micorrízicas apresentam papel fundamental na absorção de nutrientes pouco móveis no solo, como o P, em decorrência da liberação de exsudatos, lisatos e ácidos orgânicos, que atuam de forma semelhante aos exsudatos de raiz (BRASIL, 2003). Os fungos micorrízicos estão presentes na maioria dos solos e são capazes de se associar com as raízes, promovendo ganhos no desenvolvimento das culturas, principalmente em condições de baixa fertilidade dos solos. O benefício básico da simbiose micorrízica consiste no aumento efetivo da área superficial de absorção das raízes no solo. Essa associação simbiótica mutualista proporciona um aumento da capacidade de absorção de água e nutrientes, com destaque para o fósforo, promovendo incremento na eficiência da adubação fosfatada (MOREIRA; SIQUEIRA, 2002). Estudos demonstram os efeitos benéficos desta simbiose no aumento do crescimento e na melhoria do estado nutricional da cultura do milho (SIQUEIRA; COLOZZI-FILHO; OLIVEIRA, 1989; MIRANDA; MIRANDA, 1997), na melhoria do sistema radicular com aumento do número de raízes laterais primárias e secundárias e no aumento do teor de P na planta (BRESSAM; VASCONCELLOS, 2002).

Reis et al. (2008) avaliaram a eficiência de absorção de fósforo em diferentes genótipos de milho na presença e na ausência de inoculação com fungo micorrízico arbuscular e verificaram diferenças entre os genótipos na produção de matéria seca de raiz, na razão entre matéria seca de raiz e matéria seca da parte aérea, na colonização com fungo micorrízico e na razão entre fósforo acumulado na parte aérea e na matéria seca de raiz. A micorrização

alterou a classificação dos genótipos quanto à produção de matéria seca de parte aérea sob baixo P e quanto à resposta ao aumento do suprimento de P

Na cultura do milho, um caráter que tem sido avaliado em condições de estresses abióticos é o intervalo entre o florescimento masculino e feminino. A ausência de sincronia entre florescimento masculino e feminino pode levar à diminuição da produtividade de grãos, devido à escassez de pólen durante a fase de emissão dos estilo-estigmas, como também a um abortamento de grãos, logo após a fertilização. Aumentos no intervalo de florescimento, em ambientes sob estresse, foram reportados por Parentoni (2008). Este autor sugere que esse caráter avaliado sob estresse de P poderia vir a ser um critério auxiliar de seleção para adaptação de plantas a ambientes sob baixa disponibilidade do nutriente.

2.4 Melhoramento para eficiência no uso de fósforo

Para o entendimento do processo de avaliação da eficiência no uso de fósforo é preciso que alguns conceitos sejam definidos. São vários os conceitos de eficiência e, em geral, eles são baseados nos processos pelos quais as plantas adquirem, translocam, acumulam e usam este nutriente para melhor produzir matéria seca e/ou grãos, em condições de baixo ou alto suprimento do nutriente (CIARELLI et al., 1998).

Segundo Fageria (1998), a eficiência pode expressar a relação entre produção obtida e insumos aplicados. Isso significa que a eficiência nutricional é a quantidade de matéria seca ou de grãos produzidos por unidade de nutriente aplicado. De acordo com Graham (1984), o índice de eficiência pode ser definido como a produção relativa de um genótipo em solo deficiente, em comparação com sua produção no nível ótimo de nutrientes. Cooke (1987) define a eficiência nutricional como o aumento de produtividade por unidade de nutriente aplicado. De acordo com Israel e Rufty (1988), a eficiência nutricional

é a relação entre a biomassa total e a quantidade de nutriente absorvido. Clark e Brown (1974) definem plantas eficientes em P como aquelas que acumulam maiores concentrações de fósforo quando elas são cultivadas em certo nível deste nutriente. Já Fox (1978) define uma planta eficiente como “aquela que produz uma grande quantidade de matéria seca por unidade de tempo ou área, desenvolvendo-se em um meio que tenha P disponível menos do que suficiente para máxima produtividade”. Segundo o mesmo autor, a eficiência no uso de P tem significado somente quando se comparam plantas cultivadas nas mesmas condições quanto ao teor de P no solo.

Moll, Kamprath e Jackson (1981) definiram eficiência de uso de um nutriente como quantidade de grãos produzidos por quantidade de nutriente suprido à cultura. Este índice é decomposto em dois componentes principais: a chamada **eficiência de aquisição**, definida como a quantidade de nutriente absorvido pela planta dividida pela quantidade de nutriente suprido à cultura e a **eficiência de utilização interna**, definida como a razão da quantidade de grãos produzidos por unidade de nutriente absorvido. A eficiência de utilização interna pode, por sua vez, ser dividida em dois componentes: a capacidade da planta de levar o nutriente da parte aérea para os grãos (índice de colheita do nutriente ou eficiência de redistribuição) e sua capacidade de produzir grãos por unidade do nutriente nos grãos (quociente de utilização).

Os conceitos propostos por Moll, Kamprath e Jackson (1981), permitiram um avanço no entendimento dos processos biológicos relacionados à eficiência, por separarem os efeitos relacionados com a capacidade da planta de adquirir o nutriente do meio (aquisição) dos processos metabólicos internos à mesma (utilização).

Com objetivo de determinar a importância relativa da eficiência de aquisição e de utilização interna de fósforo sobre a eficiência de uso desse nutriente em milho, Parentoni e Souza (2008) verificaram que a eficiência de

aquisição foi quase duas vezes mais importante que a eficiência de utilização interna, na variabilidade observada na eficiência de uso, nos ambientes sob baixa disponibilidade de P e três vezes mais importante nos ambientes com alta disponibilidade de P. Desse modo, programas de melhoramento de milho podem utilizar índices de seleção com peso maior para eficiência de aquisição do que para eficiência de utilização interna, para aumento na eficiência de uso de P. A ausência de correlação entre a eficiência de aquisição e a eficiência de utilização interna também foi observada, indicando que a seleção em uma dessas variáveis não deverá afetar a outra e ou que os mecanismos que controlam estas características são distintos.

Craswell e Godwin (1984) estenderam o conceito de índice de eficiência para um dado ambiente, como proposto por Moll, Kamprath e Jackson (1981), para uma situação em que é avaliado um par (ou dois grupos) de ambientes contrastantes com alto e baixo suprimento do nutriente. Nesse sentido, Fageria (1998) relata que a eficiência nutricional pode ser expressa e calculada de cinco maneiras diferentes, que são: **eficiência agrônômica**, que é obtida pela relação entre produção econômica (grãos, no caso de culturas anuais) por unidade de nutriente aplicado; **eficiência fisiológica**, que corresponde à produção biológica obtida (grãos + palhada, em culturas anuais) por unidade de nutriente acumulado, às vezes, também chamada eficiência biológica. A acumulação de nutrientes é calculada por meio da multiplicação do peso da matéria seca da parte aérea e de grãos pelo teor do nutriente; **eficiência na produção de grãos** é a produção de grão obtida por unidade de nutriente na planta; **eficiência de recuperação** é a quantidade de nutriente acumulado por unidade de nutriente aplicado, geralmente expressa em porcentagem e, às vezes, é também chamada eficiência de aquisição de nutriente e **eficiência de utilização, que** corresponde ao produto entre a eficiência fisiológica e a eficiência de recuperação. Em todos

esses casos, o cálculo da eficiência leva em consideração a diferença entre dois níveis de adubação (alto e baixo).

Parentoni (2008) enfatizou que os índices propostos por Moll, Kamprath e Jackson (1981) podem ser utilizados em ambientes individuais ou grupos de ambientes, estando relacionados aos conceitos de eficiência. Já os índices propostos por Craswell e Godwin (1984) utilizam o contraste obtido entre ambientes com alto e baixo suprimento do nutriente e dizem respeito à resposta do genótipo à aplicação do nutriente.

Em um programa de melhoramento, tanto a eficiência como a capacidade do genótipo em responder a aplicação do nutriente são importantes para o desenvolvimento de cultivares superiores. A avaliação de genótipos em ambientes com baixa e alta disponibilidade de um dado nutriente tem sido utilizada para medir a resposta dos mesmos ao aumento da disponibilidade do nutriente. Esta última tem sido medida como a diferença de produção de grãos entre níveis do nutriente ou como relação entre produção de grãos no nível baixo do nutriente dividida pela produção de grãos no nível alto do nutriente (FURLANI et al., 2002).

Uma forma de agrupar genótipos de acordo com sua eficiência e resposta foi apresentada por Fageria e Baligar (1993). Esses autores utilizaram gráficos do tipo (x,y), em que, no eixo x, tem-se a eficiência, que é definida como produção sob baixo nível do nutriente (genótipos são ditos eficientes se produzirem acima da média nesta condição); no eixo y tem-se a resposta ao nutriente que é obtida pela expressão $[(PGA - PGB) / P(A-B)]$, em que PGA e PGB correspondem à produção de grãos nos ambientes com alta e baixa disponibilidade do nutriente, respectivamente e P(A-B) é a diferença entre o nível alto e baixo do nutriente (FURTINI, 2008). Portanto, os genótipos são classificados como eficientes e/ou responsivos, de acordo com o quadrante em que se encontram (Figura 1).

Entretanto, somente a visualização gráfica não permite selecionar os melhores genótipos dentro de cada grupo. Nesse sentido, a utilização de um índice que reúne a eficiência e resposta em uma única estatística seria vantajosa, pois facilitaria a seleção de genótipos pelos dois atributos simultaneamente. Vários índices de eficiência e resposta ao P são descritas na literatura (MENDES et al., 2011; PARENTONI et al., 2010; PARENTONI; SOUZA, 2008) e não existe um consenso sobre qual é o mais adequado. Guimarães (2006) cita que o próprio desempenho produtivo nos ambiente de baixa e alta disponibilidade de nutriente pode ser considerado como índice de eficiência e resposta ao nutriente, respectivamente.

Y	<p style="text-align: center;">II Não eficientes e responsivos</p>		<p style="text-align: center;">I Eficientes e responsivos</p>
	<p style="text-align: center;">III Não eficientes e não responsivos</p>		<p style="text-align: center;">IV Eficiência Eficientes e não responsivos</p> <p style="text-align: right;">X</p>

FIGURA 1 Representação gráfica da eficiência e resposta ao nutriente, pela metodologia de Fageria e Baligar (1993)

Com o objetivo de selecionar genótipos mais eficientes na absorção e na utilização de fósforo em solos de cerrado, Fidélis et al. (2008) avaliaram 45 genótipos em ambientes com baixo e alto nível de fósforo, com doses de 25 e

113 kg ha⁻¹ de P₂O no plantio, respectivamente. Para identificar os genótipos adequados aos ambientes, utilizaram a metodologia proposta por Fageria e Baligar (1993), que sugerem a classificação dos genótipos quanto à eficiência no uso e resposta à aplicação de fósforo. A eficiência de utilização do nutriente foi definida pela média de produtividade de grãos em baixo nível de P e a resposta à utilização do nutriente foi obtida pela diferença entre a produtividade de grãos nos dois níveis, dividida pela diferença entre as doses. Foram identificados 29 genótipos eficientes, que apresentaram as maiores médias de produtividade de grãos em baixo fósforo e 15 genótipos responsivos.

Mendes et al. (2011) avaliaram 143 híbridos topcrosses de milho em ambientes contrastantes para P. Os autores utilizaram a metodologia da média harmônica da performance relativa de valores genotípicos, MHPRVG (RESENDE, 2007), como índice de eficiência e resposta ao P. Mesmo com presença de forte interação genótipos por ambientes, foi possível identificar híbridos com bom desempenho para os dois ambientes, ou seja, híbridos eficientes e responsivos.

2.5 Genética da eficiência de uso de fósforo

Quando se inicia um trabalho de melhoramento para qualquer cultura, um aspecto relevante é conhecer o controle genético da característica de interesse. Informações sobre o quanto da variabilidade fenotípica é herdável e os principais tipos de ação gênica que estão envolvidos na herança da característica auxiliam o melhorista na escolha dos métodos de melhoramento mais adequados. Esforços têm sido feitos no sentido de entender e explorar a variabilidade para características relacionadas à eficiência no uso de P em programas de melhoramento, o que tem se mostrado tarefa complexa, devido à

herança destas características ser, em geral, poligênica e muito afetada pelo ambiente.

A maior parte dos estudos de herança da eficiência no uso de P tem avaliado a absorção e a acumulação de P na fase de plântulas, como, por exemplo, em sorgo e trigo (AHSAN; WRIGHT; VIRK, 1996; GORZ et al., 1987). Estes estudos mostram que tanto os efeitos aditivos quanto os não aditivos são importantes no controle da eficiência no uso de P. Já Furlani, Lima e Nass (1998) constataram que a eficiência de utilização de P em plântulas de milho avaliadas em solução nutritiva foi controlada principalmente por genes de efeito aditivo.

Contudo, ressalta-se que resultados obtidos em fase de plântulas, ou em fase vegetativa, podem não se correlacionar com resultados de experimentos conduzidos até a fase final do ciclo. Nesse sentido, experimentos conduzidos em campo, até a fase de maturação fisiológica ou colheita de grãos, são necessários para maior entendimento dos efeitos gênicos das características relacionadas à eficiência de uso de P em milho. Resultados em campo foram obtidos por Parentoni (2008), que estudou a herança com base em estimativas de médias e variâncias e as relações entre caracteres de eficiência e resposta ao P em milho tropical e verificou que efeitos de dominância seguidos de efeitos epistáticos (quando detectados) foram superiores aos efeitos aditivos para a maioria dos caracteres estudados. Parentoni et al. (2000) avaliaram um dialelo entre 13 linhagens de milho, em um Latossolo Vermelho Escuro fase cerrado (LE), com alto e baixo P. Os autores verificaram que os efeitos não aditivos foram superiores aos aditivos para a variável gramas de grão produzido por gramas de P no grão (quociente de utilização).

A maioria dos estudos sobre as características relacionadas à eficiência do uso de P tem demonstrado que a herança é quantitativa na maioria das espécies estudadas. Dessa forma, o mapeamento de regiões cromossômicas

controlando características quantitativas ou *quantitative trait loci* (QTLs) é uma estratégia molecular de grande potencial para um melhor entendimento da genética e dos mecanismos envolvidos no controle a na eficiência do uso de fósforo, com amplas possibilidades para utilização em programas de melhoramento.

Reiter et al. (1991) mapearam QTLs ligados à eficiência no uso de P em milho utilizando populações F_2 e F_3 , derivadas de duas linhagens contrastantes. Nesse trabalho, as avaliações foram feitas em casa de vegetação, tendo sido encontrados cinco marcadores associados a, pelo menos, uma das variáveis: peso seco de parte aérea, peso seco de raiz e peso seco total sob estresse de P. Três QTLs responderam por 46% da variância fenotípica para peso seco total (parte aérea mais raiz) sob estresse de fósforo.

Avaliando 197 linhas recombinantes entre o cruzamento B73 x Mo17, com e sem estresse de fósforo, em casa de vegetação, por um período de seis semanas, Kaepler et al. (2000) identificaram três QTLs ligados à produção de matéria seca de parte aérea sob estresse de fósforo. Zhu et al. (2006) mapearam QTLs para comprimento e número de raízes seminais em milho sob baixo P numa população de linhagens recombinantes. Foi detectado um QTL de grande efeito associado a comprimento de raiz e três associados a número de raízes sob baixo P, correspondendo a 11% e 25,4% da variância fenotípica observada para estas características. Interação epistática digênica (aditiva x aditiva) foi identificada tanto para comprimento quanto para número de raízes seminais sob baixo P, correspondendo a 23,2% e a 50,6% da variância fenotípica, respectivamente. Os autores concluíram que epistasia é de alta importância na herança do comprimento e do número de raízes seminais em milho sob baixo P.

No intuito de determinar QTLs associados à eficiência de uso de P, Chen et al. (2008) avaliaram 241 famílias $F_{2,3}$ em condições de adubação normal (50 kg/ha de P) e de baixo P (0 kg/ha). Foram encontrados cinco QTLs para

eficiência no uso de P, explicando 21% da variação fenotípica dessa característica. As estimativas dos efeitos gênicos variaram de dominância parcial à sobredominância, com predomínio desse último efeito.

Com o objetivo de determinar QTLs para eficiência no uso de P pela parte aérea (SPUE), eficiência de uso de fósforo pela planta inteira (WPUE) e relação raiz/parte aérea em milho (RSR), Chen et al. (2009) avaliaram 241 famílias $F_{2,3}$ em experimentos em condições normais e de deficiência de P. Sob deficiência de P, a SPUE e a WPUE foram controladas por um QTL. Em condições normais, os locos de QTLs foram os mesmos para SPUE, WPUE.

Zhang et al. (2009) avaliaram 152 RILs de soja em experimentos com e sem estresse por deficiência de P em solução nutritiva para mapear QTLs relacionados à eficiência de uso de P e desenvolver marcadores moleculares para seleção assistida em programas de melhoramento de soja para essa característica. Cinco características agrônômicas foram avaliadas: matéria seca parte aérea, matéria seca de raiz, matéria seca total, eficiência de utilização de P e eficiência de aquisição de P. A eficiência de aquisição de P foi calculada como a soma total do fósforo na planta (mg de P/planta) e a eficiência de utilização foi calculada como a matéria seca produzida por unidade de P na planta (g de matéria seca/mg de P). No total, 34 QTLs foram identificados e associados com as cinco características avaliadas, sendo 20 QTLs para condições de baixo P e 14 QTLs para condições normais. Esse resultado sugere que os genes para eficiência no uso de fósforo deverão ser mais favoravelmente induzidos em condições de deficiência de P. Os QTLs detectados individualmente explicaram de 6,6% a 19,3% da variação fenotípica.

2.6 Estimativa de componentes genéticos utilizando delineamento III

Na literatura existem inúmeros procedimentos que podem ser utilizados para a obtenção das estimativas dos componentes da variância genética. Dentre esses métodos encontram-se a avaliação de linhas puras, método de Mather (1949), os cruzamentos dialélicos, o uso de experimentos envolvendo progênes segregantes e os delineamentos genéticos de Comstock e Robinson (1952). Uma revisão detalhada sobre essas metodologias é apresentada por Hallauer, Carena e Miranda Filha (2010). Neste trabalho deu-se maior atenção aos delineamentos de Comstock e Robinson (1952), especialmente o delineamento III.

Comstock e Robinson (1952) apresentaram três delineamentos genéticos para a obtenção de estimativas dos componentes da variância genética e do grau médio de dominância. No delineamento III, plantas da geração F_2 , derivadas do cruzamento de duas linhagens contrastantes, são retrocruzadas com ambos os genitores (testadores). São produzidos, então, pares de progênes retrocruzadas, que são avaliadas em experimentos com repetições. Este delineamento assume que as progênes devem ser uma amostra aleatória da população e desconsidera efeito materno. A partir das esperanças matemáticas dos quadrados médios das fontes de variação da análise da variância, estimam-se a variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e a variância genética de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$).

Moreto (2008) apresentou uma situação em que se considerou um modelo simples de um loco com dois alelos, nos quais as duas linhagens parentais (L_1 e L_2) foram representadas por AA e aa, respectivamente. Para o loco em questão, foi considerado que “m” representa a média da população; “a” é o efeito de substituição alélica e “d” representa o efeito de dominância, advindo da interação alélica no loco. O efeito genético para os genótipos homocigotos favoráveis (AA) foi representado por “+a”, enquanto os homocigotos desfavoráveis (aa) apresentavam efeito genético “-a” e, finalmente,

os genótipos heterozigotos Aa apresentavam efeito “ d ”. Foi considerado, ainda, que as médias dos dois tipos de progênies, resultantes do retrocruzamento de plantas F_2 com ambos os genitores, são representadas por L_{ij} (Tabela 1), de forma que o efeito de uma determinada progênie pode ser descrito como $L_{ij} = m + a + d$. Assim, a média dos dois tipos de progênies $(L_{1j} + L_{2j})/2$, que corresponde ao efeito de progênies F_2 , possui em comum o termo $(m + 1/2 d)$, variando somente em ‘ a ’, e a diferença $(L_{1i} - L_{2i})$, que corresponde à interação progênies x genitores, possui o termo (a) em comum, variando somente em ‘ d ’. Desse modo, qualquer variação na média é unicamente devido aos efeitos aditivos (a), enquanto qualquer variação na diferença deve-se aos efeitos de dominância (d) (Tabela 1).

TABELA 1 Esperança das médias das progênies do delineamento III, em termos de valores genéticos, derivadas de cruzamento entre F_2 e linhagens parentais

Genótipo	Linhagens parentais				
	Freq.	L_1	L_2	Média	Diferença
F_2		$AA(L_{1j})$	$aa(L_{2j})$	$(L_{1j} + L_{2j})/2$	$L_{1j} - L_{2j}$
AA	$1/4$	$m + a$	$m + d$	$m + 1/2a + 1/2d$	$a - d$
Aa	$1/2$	$m + 1/2a + 1/2d$	$m - 1/2a + 1/2d$	$m + 1/2d$	a
aa	$1/4$	$m + d$	$m - a$	$m - 1/2a + 1/2d$	$a + d$
<i>Média</i>		$m + 1/2a + 1/2d$	$m - 1/2a + 1/2d$	$m + 1/2 d$	a

Adaptado de Moreto (2008)

Considerando o uso de linhagens endogâmicas homozigóticas como genitoras, a variância aditiva é função somente dos efeitos aditivos,

$\sigma_A^2 = \left(\frac{1}{2}\right) \sum_i a_i^2$ e a variância de dominância assume a expressão

$\sigma_D^2 = \left(\frac{1}{4}\right) \sum_i d_i^2$. Isso porque a frequência dos locos segregantes é igual a 0,5,

sendo a o desvio do homozigoto em relação à média e d o desvio do heterozigoto em relação à média.

Considerando P (entre progênies) e PT (interação progênies x testadores), os conteúdos genéticos dos componentes de variância foram demonstrados por Comstock e Robinson (1952). Assumindo ausência de epistasia para m locos independentes, teremos $\sigma_P^2 = \left(\frac{1}{8}\right) \sum_i a_i^2$ e

$\sigma_{PT}^2 = \left(\frac{1}{4}\right) \sum_i d_i^2$. Considerando vários locos independentes entre si para uma

determinada característica quantitativa e que $\sigma_A^2 = \left(\frac{1}{2}\right) \sum_i a_i^2$,

$\sigma_D^2 = \left(\frac{1}{4}\right) \sum_i d_i^2$, tem-se: $\sigma_P^2 = (1/4)\sigma_A^2$ e $\sigma_{PT}^2 = \sigma_D^2$. As estimativas das

variâncias genéticas aditiva e de dominância são dadas por $\hat{\sigma}_A^2 = 4\hat{\sigma}_P^2$ e

$\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_{PT}^2$, respectivamente. O grau médio de dominância (GMD) pode ser,

então, estimado pela seguinte expressão: $GMD = \sqrt{\left(\hat{\sigma}_{PT}^2 / 2\hat{\sigma}_P^2\right)}$.

No delineamento III, os membros de cada par de progênies têm o mesmo parental feminino (planta F₂), porém, possuem diferentes parentais masculinos (as duas linhagens endogâmicas). As progênies originadas desses retrocruzamentos são, portanto, meias-irmãs. Como o número de progênies a serem avaliadas é grande, Comstock e Robinson (1952) propuseram a avaliação dos pares de progênies em grupo de experimentos menores (*traits in sets*) dentro de um mesmo ambiente, para minimizar o efeito ambiental, o que não ocorreria se todas as progênies fossem avaliadas em um mesmo experimento. Os autores

apresentaram a análise de variância para as progênes F₂ retrocruzadas, considerando um ambiente (Tabela 2).

Para esse modelo, o efeito de progênes F₂ (σ^2_p) corresponde a ¼ da variância aditiva (σ^2_A), ou seja, $\sigma^2_A = 4\sigma^2_p$. O componente de variância, associado ao efeito de progênes x genitores, corresponde à variância de dominância ($\sigma^2_D = \sigma^2_{PT}$).

Em relação a outros tipos de avaliações genéticas, o delineamento III de Comstock e Robinson (1952) tem a vantagem de permitir estimar a σ^2_A e σ^2_D com a mesma precisão. Entretanto, como a maioria dos caracteres é controlada por vários genes, alguns deles certamente estão ligados. Nessa situação, a geração F₂ está em desequilíbrio de ligação. Kearsey e Pooni (1998) apresentaram a expressão de variância de uma população F₂, considerando dois locos ligados.

$$\sigma^2_{F_2} = \frac{1}{2}a_A^2 + \frac{1}{2}a_B^2 + \delta(1-2r)a_A a_B + \frac{1}{4}d_A^2 + \frac{1}{4}d_B^2 + \frac{1}{2}(1-2r)^2 d_A d_B, \text{ em que}$$

r é a frequência de recombinação entre os genes, $\delta = +1$ ligação em atração e $\delta = -1$ ligação em repulsão.

TABELA 2 Análise de variância do delineamento III, segundo Comstock e Robinson (1952)

Fonte de variação	GL	QM	E(QM)
Experimentos (Exp.)	s-1		
Repetições dentro de Exp.	s(r-1)		
Linhagens parentais (T) dentro de Exp.	s(t-1)		
Progênes F ₂ (P) dentro de Exp.	s(n-1)	QM _p	$\sigma^2_e + 2r\sigma^2_p$
(P x T) dentro de Exp.	s(n-1)(t-1)	QM _{PT}	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{PT}$
Resíduo	s(2n-1)(r-1)	Q _e	σ^2_e

Comstock e Robinson (1952) destacaram que, na presença do desequilíbrio de ligação, quando em repulsão, a variância aditiva fica subestimada, ao passo que a variância de dominância é superestimada, podendo levar a uma estimativa do grau médio de dominância em que $d > a$, ou seja, sobredominância. Mather e Jinks (1982) demonstraram a influência do desequilíbrio de ligação nas estimativas dos componentes da variância genética. Em presença do desequilíbrio de ligação, a variância aditiva será $\hat{\sigma}_A^2 = \sigma_A^2 \pm (1 - 2r)a_1a_2$, em que σ_A^2 é a variância aditiva original; r é a taxa de recombinação entre os locos ligados e a_1 e a_2 são os efeitos aditivos dos genes dos locos ligados 1 e 2, respectivamente. A variância devido à dominância será $\hat{\sigma}_D^2 = \sigma_D^2 + (1 - 2r)d_1d_2$, em que σ_D^2 é a variância dominante original; r é a taxa de recombinação entre os locos ligados e d_1 e d_2 são os efeitos de dominância dos locos ligados 1 e 2, respectivamente.

Observando-se as expressões anteriores, constata-se que as magnitudes na alteração das variâncias aditiva e de dominância dependem da taxa de recombinação entre os locos. Quanto maior a taxa de recombinação, mais rápida será a aproximação ao equilíbrio e, portanto, menor será a alteração nos parâmetros mencionados.

Assim, para as gerações iniciais de um cruzamento entre duas linhagens contrastantes, em presença do desequilíbrio de ligação, quando as fases estão predominantemente em repulsão gênica, o grau médio de dominância, representado pela proporção dos efeitos de dominância sobre os efeitos aditivos, poderá acusar sobredominância, já que a variância genética aditiva estará subestimada e a variância genética dominante estará superestimada. Contudo, em presença do desequilíbrio de ligação, quando as fases forem predominantemente de atração gênica, tanto a variância genética aditiva como a variância genética de dominância estarão inflacionadas. Contudo, os efeitos das ligações gênicas são dissipados através da recombinação genética ao longo das

gerações de cruzamentos ao acaso. Assim, a pseudossobredominância decresce e desaparece com o avanço das gerações (COMSTOCK; ROBINSON, 1952).

Utilizando progênies mais avançadas (RILs, por exemplo) as esperanças das médias das progênies do delineamento III são apresentadas na Tabela 3. Nota-se que, como demonstrado anteriormente, a variação na média deve-se aos efeitos aditivos, enquanto a variação na diferença deve-se aos efeitos de dominância e as médias dos dois tipos de progênies são as mesmas quando se utilizam plantas F_2 . Isso ocorre quando o conjunto de gametas da população RIL representa o conjunto de gametas da população F_2 . Por isso, quando se utilizam progênies mais avançadas no delineamento III, o número de progênies deve ser grande o suficiente para representar os alelos da população F_2 , mas que seja dentro da capacidade de avaliação do grupo de trabalho.

TABELA 3 Esperança das médias das progênies do delineamento III, em termos de valores genéticos, derivadas de cruzamento entre RILs e linhagens parentais

Genótipo	Linhagens parentais				
		L_1	L_2	Média	Diferença
RILs F_2	Freq.	AA(L_{1j})	aa (L_{2j})	$(L_{1j} + L_{2j})/2$	$L_{1j} - L_{2j}$
AA	$\frac{1}{2}$	$m + a$	$M + d$	$m + \frac{1}{2}a + \frac{1}{2}d$	$a - d$
aa	$\frac{1}{2}$	$m + d$	$M - a$	$m - \frac{1}{2}a + \frac{1}{2}d$	$a + d$
Média		$m + \frac{1}{2}a + \frac{1}{2}d$	$M - \frac{1}{2}a + \frac{1}{2}d$	$m + \frac{1}{2}d$	a

Vários trabalhos foram realizados com o objetivo de estudar o efeito do desequilíbrio de ligação na estimativa dos componentes de variância (DUDLEY, 1994; GARDNER; LONNQUIST, 1959; MOLL; LINDSEY; ROBINSON, 1964; MORENO-GONZÁLES; DUDLEY; LAMBERT, 1975). Resumidamente,

esses trabalhos estimavam os componentes de variância de populações na geração F_2 e em gerações avançadas de autofecundação, ocasionando, assim, a quebra do desequilíbrio de ligação. Verificou-se que as estimativas de d decrescem conforme aumenta o número de gerações de autofecundação.

A utilização de RILs no delineamento III deve proporcionar estimativas de grau médio de dominância (GMD) menos viesadas, quando em presença do desequilíbrio de ligação cujas fases estão predominantemente em repulsão. Contudo, enfatiza-se a necessidade de avaliar maior número de progênies para que essas possam representar a população F_2 .

REFERÊNCIAS

- AHSAN, M.; WRIGHT, D.; VIRK, D. S. Genetic analysis of salt tolerance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). **Cereal Research Communication**, Budapest, v. 24, n. 2, p. 353-360, June 1996.
- AKIYAMA, K.; MATSUZAKI, K.; HAYASHI, H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. **Nature**, London, v. 435, n. 7043, p. 824-827, June 2005.
- ALVES, V. M. C. et al. Cinética de absorção de fósforo e crescimento do sistema radicular de genótipos de milho contrastantes para eficiência a fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 1, p. 85-92, 2002.
- ANGHINONI, I. Phosphorus forms and availability in Brazilian tropical and subtropical soils under management systems. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHOSPHORUS DYNAMICS IN THE SOIL-PLANT CONTINUUM, 10., 2006, Uberlândia. **Proceedings...** Sete Lagoas: EMBRAPA Milho e Sorgo, 2006. p. 13-14.
- BOURANIS, D. L. et al. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize. **Annals of Botany**, London, v. 97, n. 5, p. 675-704, May 2006.
- BRASIL, E. C. **Mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição de fósforo em genótipos de milho**. 2003. 161 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2003.
- BRASIL, E. C. et al. Matéria seca e acúmulo de nutrientes em genótipos de milho contrastantes quanto a aquisição de fósforo. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, n. 3, p. 704-712, maio/jun. 2007.
- BRESSAM, W.; VASCONCELLOS, C. A. Alterações morfológicas no sistema radicular do milho induzidas por fungos micorrízicos e fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 4, p. 509-517, abr. 2002.
- CHEN, J. et al. Identification of QTLs for phosphorus utilization efficiency in maize (*Zea mays* L.) across P levels. **Euphytica**, Wageningen, v. 167, n. 2, p. 245-252, Feb. 2009.

CHEN, J. Y. et al. QTL mapping of phosphorus efficiency and relative biologic characteristics in maize (*Zea mays* L.) at two sites. **Plant and Soil**, The Hague, v. 313, n. 1/2, p. 251-266, Apr. 2008.

CIARELLI, D. M. et al. Genetic variation among maize genotypes for phosphorus-uptake and phosphorus-use efficiency in nutrient solution. **Journal of Plant Nutrition**, Monticello, v. 21, n. 10, p. 2219-2229, Nov. 1998.

CLARK, R. B. Nutrient solution growth of sorghum and corn in mineral nutrition studies. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 5, n. 8, p. 1039-1057, 1982.

CLARK, R. B.; BROWN, J. C. Differential phosphorus uptake by phosphorus-stressed corn inbreds. **Crop Science**, Madison, v. 14, p. 505-508, 1974.

CLARKSON, D. T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. **Annual Review Plant Physiology**, Palo Alto, v. 36, p. 77-115, 1985.

COELHO, G. T. C. P. et al. Formação de aerênquima em raízes de milho sob estresse de fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 5, n. 3, p. 443-449, 2006.

COLLINS, N. C.; TARDIEU, F.; TUBEROSA, R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: where do we stand? **Plant Physiology**, Bethesda, v. 147, p. 469-486, June 2008.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Estimativas de safras agrícolas**. Brasília, 2011. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em: 8 fev. 2012.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. **Estimation of average dominance of genes**. Ames: Iowa State College, 1952. 516 p.

COOKE, G. W. Maximizing fertilizer efficiency by overcoming constraints to crop growth. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 10, n. 9/16, p. 1357-1369, 1987.

CRASWELL, E. T.; GODWIN, D. C. The efficiency of nitrogen fertilizers applied to cereals growing in different climates. In: TINKER, P. B.; LAUCHLI, A. (Ed.). **Advances in plant nutrition**. New York: Praeger, 1984. p. 1-55.

CZARNOTA, M. A.; RIMANDO, A. M.; WESTON, L. A. Evaluation of seven Sorghum (*Sorghum sp.*) accessions. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, n. 9, p. 2073-2083, Sept. 2003.

DECHEN, A. R.; NACHTIGALL, R. G. Elementos requeridos à nutrição de plantas. In: NOVAIS, R. F. et al. (Org.). **Fertilidade do solo**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2007. p. 91-132.

DUDLEY, J. W. Linkage disequilibrium in crosses between Illinois maize strains divergently selected for protein percentage. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 87, n. 8, p. 1016-1020, Mar. 1994.

FAGERIA, N. K. Otimização da eficiência nutricional das culturas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental**, Campina Grande, v. 2, n. 1, p. 6-16, 1998.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C. Screening crop genotypes for mineral stresses. In: WORKSHOP ON ADAPTATION OF PLANTS TO SOIL STRESSES, 1., 1993, Lincoln. **Proceedings...** Lincoln: University of Nebraska, 1993. p. 92.

FAN, M. et al. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, n. 1, p. 1-14, 2003.

FERNANDES, C.; MURAOKA, T. Absorção de fósforo por híbridos de milho cultivados em solo de cerrado. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 59, n. 4, p. 781-787, out./dez. 2002.

FIDÉLIS, R. R. et al. Classificação de populações de milho quanto a eficiência e resposta ao uso de fósforo em solos naturais de cerrado. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 24, n. 3, p. 39-45, July/Sept. 2008.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **How to feed the world in 2050**. Rome, 2010. Disponível em: <http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/expert_paper/How_to_Feed_the_World_in_2050.pdf>. Acesso em: 10 nov. 2011.

_____. **Production crops**. Rome, 2011. Disponível em: <<http://faostat.fao.org>>. Acesso em: 8 fev. 2012.

FOX, R. H. Selection for phosphorus efficiency in corn. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 9, n. 1, p. 13-37, 1978.

FRITSCH NETTO, R. **Seleção genômica ampla e novos métodos de melhoramento do milho**. 2011. 28 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2011.

FURLANI, A. M. C. et al. Variability of soybean germplasm in relation to phosphorus uptake and use efficiency. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 59, n. 3, p. 529-536, 2002.

FURLANI, A. M. C.; LIMA, M.; NASS, L. L. Combining ability effects for P-efficiency characters in maize grown in low P nutrient solution. **Maydica**, Bergamo, v. 43, n. 3, p. 169-174, 1998.

FURTINI, I. V. **Implicações da seleção no feijoeiro efetuada em ambientes contrastantes em níveis de nitrogênio**. 2008. 67 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2008.

FURTINI NETO, A. E. et al. **Fertilidade do solo**. Lavras: UFLA/FAEPE, 2001. 252 p.

GARDNER, C. O.; LONNQUIST, J. H. Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, p. 524-528, 1959.

GORZ, H. J. et al. Combining ability effects for mineral elements in forage sorghum hybrids. **Crop Science**, Madison, v. 27, n. 2, p. 216-219, Apr. 1987.

GRAHAM, R. D. Breeding for nutritional characteristics in cereals. In: TINKER, P. B.; LAUCHI, A. (Ed.). **Advances in plant nutrition**. New York: Praeger, 1984. p. 57-102.

GRANT, C. A. et al. A importância do fósforo no desenvolvimento inicial da planta. **Informações Agrônomicas**, Piracicaba, v. 95, p. 1-16, set. 2001.

GUIMARÃES, L. J. M. **Caracterização de genótipos de milho desenvolvidos sob estresse de nitrogênio e herança da eficiência de uso deste nutriente**. 2006. 110 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2006.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHA, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. New York: Springer Science and Business, 2010. 663 p. (Handbook of Plant Breeding, 6).

HARGER, N. et al. Avaliação de fontes e doses de fósforo no crescimento inicial do milho. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 28, n. 1, p. 39-44, jan./mar. 2007.

HAVLIN, J. L. et al. **Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management**. New York: Prentice Hall, 1999. 499 p.

HE, C. J.; MORGAN, P. W.; DREW, M. C. Enhanced sensitivity to ethylene in nitrogenstarved or phosphate-starved roots of *Zea mays* L. during aerenchyma formation. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 98, n. 1, p. 137-142, Jan. 1992.

HYLAND, C. et al. **Phosphorus basics: the phosphorus cycle**. New York: Cornell University, 2005. 2 p. (Agronomy Fact Sheet Series).

ISRAEL, D. W.; RUFTY, J. W. Influence of phosphorus nutrition on phosphorus and nitrogen utilization efficiencies and associated physiological responses in soybean. **Crop Science**, Madison, v. 28, n. 6, p. 954-960, Nov./Dec. 1988.

KAEPLER, S. M. et al. Variation among maize inbred lines and detection of quantitative trait loci for growth at low phosphorus and responsiveness to arbuscular mycorrhizal fungi. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 2, p. 358-364, Mar./Apr. 2000.

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman & Hall, 1998. 381 p.

LIU, C. et al. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissue by phosphorus. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 116, n. 1, p. 91-99, Mar. 1998.

LYNCH, J. P.; HO, M. D. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, n. 1/2, p. 45-56, 2005.

MA, Z. et al. Regulation of root elongation under phosphorus stress involves changes in ethylene responsiveness. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 131, n. 3, p. 1381-1390, Mar. 2003.

MACHADO, C. T. T.; FURLANI, A. M. C.; MACHADO, A. T. Índices de eficiência de variedades locais e melhoradas de milho ao fósforo. **Bragantia**, Campinas, v. 60, n. 3, p. 225-238, 2001.

MATHER, K. Genetical considerations in the utilisation of hybrid vigour. **Journal of Heredity**, Washington, v. 3, n. 1, p. 125-126, 1949.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**. 3rd ed. London: Chapman and Hall, 1982. 382 p.

MENDES, F. F. et al. Seleção Simultânea para eficiência de uso e resposta ao fósforo em híbridos de milho. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS, 6., 2011, Búzios. **Anais...** Rio de Janeiro: UFRJ, 2011. 1 CD-ROM.

MIRANDA, J. C. C.; MIRANDA, L. N. Micorriza arbuscular. In: VARGAS, M. A. T.; HUNGRIA, M. (Ed.). **Biologia dos solos dos cerrados**. Planaltina: EMBRAPA-CPAC, 1997. p. 67-123.

MOLL, R. H.; KAMPRATH, E. J.; JACKSON, W. A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. **Agronomy Journal**, Madison, v. 74, n. 3, p. 562-564, Mar. 1981.

MOLL, R. H.; LINDSEY, M. F.; ROBINSON, H. F. Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. **Genetics**, Austin, v. 49, p. 411-423, 1964.

MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. Lavras: UFLA, 2002. 626 p.

MORENO-GONZÁLEZ, J.; DUDLEY, J. W.; LAMBERT, R. J. A design III study of linkage disequilibrium for percent oil in maize. **Crop Science**, Madison, v. 15, p. 840-843, 1975.

MORETO, A. L. **Epistasia em cruzamento de feijão andino x mesoamericano**. 2008. 78 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2008.

MURREL, T. S.; FIXEN, P. E. Improving fertilizer P effectiveness: challenges for the future. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHOSPHORUS DYNAMICS IN THE SOIL-PLANT CONTINUUM, 3., 2006, Uberlândia. **Proceedings...** Sete Lagoas: EMBRAPA Milho e Sorgo, 2006. p. 150-151.

NAGAHASHI, G.; DOUDS, D. D. Partial separation of root exudate compounds and their effects upon the growth of germinated spores of AM fungi. **Mycological Research**, Cambridge, v. 104, n. 12, p. 1453-1464, Dec. 2000.

OELKERS, E. H.; VALSAMI, J. E. Phosphate mineral reactivity and global sustainability. **Elements**, Raleigh, v. 4, n. 2, p. 83-88, Apr. 2008.

PARENTONI, S. N. **Estimativas de efeitos gênicos de diversos caracteres relacionados à eficiência e resposta ao fósforo em milho tropical**. 2008. 207 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2008.

PARENTONI, S. N. et al. Eficiência na utilização de fósforo em genótipos de milho. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 23., 2000, Uberlândia. **Resumos...** Sete Lagoas: ABMS/EMBRAPA Milho e Sorgo; UFU, 2000. p. 92.

_____. Inheritance and breeding strategies for phosphorus efficiency in tropical maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 55, n. 1, p. 1-15, 2010.

PARENTONI, S. N.; MENDES, F. F.; GUIMARÃES, L. J. M. Melhoramento para eficiência no uso de P. In: FRITSCHÉ-NETO, R.; BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2011. p. 250-255.

PARENTONI, S. N.; SOUZA, C. L. de. Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency in tropical maize genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 7, p. 893-901, jul. 2008.

RAUSCH, C.; BUCHER, M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. **Planta**, Berlin, v. 216, n. 1, p. 23-37, Jan. 2002.

REIS, E. F. et al. Absorção de fósforo em doze genótipos de milho inoculados com fungo micorrízico arbuscular em solo de cerrado. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 9, p. 2441-2447, dez. 2008.

REITER, R. S. et al. Genetic-analysis of tolerance to low-phosphorus stress in maize using restriction-fragment-length-polymorphisms. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 82, n. 5, p. 561-568, Sept. 1991.

REZENDE, M. D. V. **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo: EMBRAPA Florestas, 2007. 362 p.

SANTOS, D. R.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 2, p. 576-586, mar./abr. 2008.

SIQUEIRA, J. O. ; COLOZZI-FILHO, A.; OLIVEIRA, E. de. Ocorrência de micorrizas vesiculararbusculares em agro e ecossistemas do Estado de Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 24, n. 12, p. 1499-1506, dez. 1989.

VANCE, C. P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, Cambridge, v. 157, n. 3, p. 423-447, June 2003.

ZHANG, D. et al. Detection of quantitative trait loci for phosphorus deficiency tolerance at soybean seedling stage. **Euphytica**, Wageningen, v. 167, n. 3, p. 313-322, Mar. 2009.

ZHU, J. et al. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 113, n. 1, p. 1-10, Jan. 2006.

**Capítulo II Controle genético de características relacionadas à eficiência no
uso de P em milho tropical**

1 INTRODUÇÃO

Conhecer o controle genético da eficiência no uso de P é importante para se iniciar um programa de melhoramento para essa característica. Nesse sentido, informações sobre o tipo de ação gênica predominante contribuem para a escolha de estratégias de melhoramento mais adequadas. Esforços têm sido feitos no sentido de entender e explorar a variabilidade para características relacionadas à eficiência no uso de fósforo, contudo, ainda são poucos os resultados obtidos para o milho em condições tropicais, principalmente em plantas cultivadas em campo até o final do ciclo, avaliando a produtividade de grãos. Grande parte dos estudos de controle genético da eficiência no uso de P é baseada na avaliação da absorção e acumulação de P na fase de plântulas. Todavia, ressalta-se que resultados em solução nutritiva, ou mesmo em vasos, podem não ter correlação com resultados de campo.

Inúmeros procedimentos descritos na literatura podem ser utilizados para a obtenção das estimativas dos componentes da variância genética aditiva, de dominância e do grau médio de dominância para as características de interesse. Dentre esses métodos destacam-se a avaliação de linhas puras, o método de Mather (1949), os cruzamentos dialélicos, o uso de experimentos envolvendo progênies segregantes e os delineamentos genéticos I, II e III de Comstock e Robison (1952). Uma descrição detalhada sobre os diferentes métodos é apresentada por Hallauer, Carena e Miranda Filha (2010).

No delineamento III, plantas da geração F_2 , do cruzamento entre duas linhagens contrastantes, são retrocruzadas com as linhagens parentais (testadores). São produzidos, então, pares de progênies retrocruzadas que são avaliadas em experimentos com repetições. A partir das esperanças matemáticas dos quadrados médios da análise da variância, estimam-se a variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e a variância genética de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$). Esse delineamento

apresenta a vantagem de estimar os componentes de variância genética aditiva e de dominância com a mesma precisão. Contudo, Comstock e Robinson (1952) destacaram que, em presença do desequilíbrio de ligação, quando em repulsão, a variância aditiva fica subestimada, ao passo que a de dominância é superestimada, podendo levar a uma estimativa do grau médio de dominância em que $d > a$, ou seja, sobredominância. Uma estratégia que pode ser utilizada no delineamento III é utilizar progênies, derivadas de plantas F_2 , em gerações mais avançadas de endogamia, ocasionando, assim, a quebra dos blocos de ligação.

Diante do exposto, este trabalho foi realizado com o objetivo de obter estimativas das variâncias genéticas aditivas, de dominância e do grau médio de dominância de características relacionadas à eficiência de uso de fósforo em milho, utilizando-se o delineamento III.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material genético

Foram utilizadas 140 linhagens endogâmicas recombinantes (RILs), na geração F₇, retrocruzadas com as linhagens parentais L3 e L22, seguindo o delineamento III de Comstock e Robinson (1952), totalizando 280 progênies.

As linhagens parentais (L3 e L22) mais a população de RILs foram desenvolvidas pelo programa de melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG. As linhagens L3 e L22 foram classificadas, por Parentoni (2008), como eficientes e ineficientes no uso de fósforo, respectivamente. Essas linhagens são contrastantes para várias características, como produtividade de grãos (PARENTONI, 2008), morfologia do sistema radicular (BRASIL et al., 2007; SOUZA et al., 2011), presença de diferentes populações de fungos micorrízicos arbusculares e quantidade de hifas nas raízes (OLIVEIRA, 2007).

Para a realização dos retrocruzamentos, cada progênie foi semeada em duas linhas de 5 m, utilizando espaçamento de 20 cm entre plantas e 80 cm entre linhas; as progênies foram utilizadas como genitor feminino. As linhagens doadoras de pólen (L3 e L22) foram semeadas em 60 linhas de cinco metros, utilizando o mesmo espaçamento descrito anteriormente. Todos os cruzamentos foram realizados manualmente.

2.2 Execução experimental

As 280 progênies, resultantes dos cruzamentos entre as 140 RILs com as duas linhagens parentais, foram avaliadas segundo metodologia proposta por Comstock e Robinson (1952), em dois ambientes contrastantes para o fósforo (P), um sob alta e outro sob baixa disponibilidade de P. Os experimentos foram

avaliados, no ano agrícola de 2010/2011, na Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG.

Devido ao número elevado de tratamentos, as progênies foram divididas em cinco experimentos, em látice retangular 7x8, com três repetições. Cada experimento foi constituído por 28 RILs retrocruzadas para ambas as linhagens parentais, totalizando 56 progênies por látice. As parcelas foram constituídas por uma linha de 4 m de comprimento com espaçamento de 80 cm entre linhas.

Para a caracterização dos ambientes de alta e baixa disponibilidade de P, amostras de solos foram retiradas em cada ambiente, para posterior análise. Com base nos resultados das análises, o solo foi corrigido para acidez com utilização de calcário dolomítico. A adubação de plantio para o ambiente de alta disponibilidade de fósforo foi realizada com aplicação de 400 kg.ha⁻¹ do formulado 8-28-16 (32 kg.ha⁻¹ de N, 112 kg.ha⁻¹ de P₂O₅ e 64 kg.ha⁻¹ de K₂O). Para o ambiente sob baixa disponibilidade de P, a adubação de plantio consistiu na aplicação de 150 kg.ha⁻¹ do formulado 20-00-20 mais 60 kg.ha⁻¹ de cloreto de potássio (30 kg.ha⁻¹ de N e 64 kg.ha⁻¹ de K₂O). A adubação de cobertura foi realizada nos dois ambientes, quando as plantas encontravam-se no estágio de V6, sendo aplicados 200 kg.ha⁻¹ de ureia (90 kg.ha⁻¹ de N).

A capacidade de suprimento de P de cada ambiente foi obtida considerando-se a quantidade de P no solo na camada de 0 a 40 cm, fornecida pela análise de solo (P disponível nas camadas de 0-20 cm e de 20-40 cm de profundidade) mais a quantidade de P suprida via fertilizante. Os demais tratamentos culturais foram realizados de acordo com o recomendado para a cultura na região. Os experimentos receberam irrigação suplementar sempre que necessário para evitar a ocorrência de estresse hídrico.

2.3 Características avaliadas

As características avaliadas em todos os experimentos foram:

- florescimento masculino (FM), em dias: correspondente ao número de dias da sementeira até a antese de 50% das plantas da parcela;
- florescimento feminino (FF), em dias; correspondente ao número de dias da sementeira até que 50% das plantas da parcela apresentem estilo-estígmata visíveis;
- intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI), em dias: correspondente à diferença em dias entre o florescimento feminino e masculino;
- altura de planta (AP), em cm: medida com auxílio de uma régua, do solo até a inserção da folha bandeira;
- estande: número de plantas por parcela;
- umidade de grãos por parcela: medido com auxílio de um medidor de umidades de grãos;
- peso de grãos (PG), em $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$: obtido pela pesagem dos grãos de cada parcela, corrigido para umidade de 13% e estande ideal, e, posteriormente, transformado em $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$.

Para o ambiente sob baixo P foi tomada medida de massa fresca da palhada (MFPa). No momento da colheita, cinco plantas, representativas de cada parcela, foram cortadas rente ao solo e seu peso determinado (incluindo colmos, folhas e brácteas das espigas). Posteriormente, foi estimado o peso das plantas por parcela, considerando o estande. De cada parcela, foram retiradas amostras representativas de grãos e de palhada. As amostras foram secas em estufa com ventilação forçada, a 65 °C, até peso constante, para a determinação da

porcentagem de matéria seca de grãos e de palhada. Posteriormente, as amostras foram moídas, homogeneizadas e retiradas alíquotas para análise. O teor de P nos grãos e na palhada foi obtido no laboratório de análises químicas de plantas da Embrapa Milho e Sorgo, pelo método espectrofotométrico do azul de molibdênio (SILVA, 1999).

Com base nos dados obtidos em campo e em laboratório foi possível obter as seguintes características para o ambiente sob baixo P:

- teor de P nos grãos (TPG), em g.kg^{-1} ;
- teor de P na palhada (TPPa), em g.kg^{-1} ;
- massa seca de grãos (MSG), em kg.ha^{-1} , obtida pelo produto entre PG e porcentagem de matéria seca de grãos;
- massa seca de palhada (MSPa), em kg.ha^{-1} , obtida pelo produto entre MFPa e porcentagem de matéria seca de palhada;
- quantidade de P nos grãos (QPG), em kg.ha^{-1} , obtida pelo produto entre MSG e porcentagem de P na MSG;
- quantidade de P na palhada (QPPa), em kg.ha^{-1} , obtida pelo produto entre massa seca da palhada (MSPa) e porcentagem de P na MSPa;
- quantidade total de P na parte aérea (PTOT), expressa em kg.ha^{-1} , obtida pela expressão $\text{QPG} + \text{QPPa}$;
- quociente de utilização de P (Q_{UTIL}): equivale a “unidades de massa seca de grãos por unidade de P nos grãos”, expresso em kg.kg^{-1} ;
- índice de colheita de P (I_{CP}), que equivale a “unidades de P nos grãos por unidade de P na parte aérea”, expresso em kg.kg^{-1} .

4.3.1 Estimativas dos índices de eficiência ao fósforo

Para determinar a eficiência no uso de P, foram utilizados os índices de eficiência propostos por Moll, Kamprath e Jackson (1981). Nesse estudo, a quantidade de fósforo no solo disponível para a planta em cada ambiente foi obtida pelos resultados da análise de solo e somada à quantidade de P aplicado. Foram definidos três tipos de eficiência do nutriente, de acordo com Parentoni, Mendes e Guimarães (2011):

- eficiência de aquisição (E_{AQ}), definida como a capacidade do genótipo de absorver o P disponível no solo, correspondendo a kg de P na planta (PTOT) por kg de P disponível no solo (P_S), obtida pela expressão

$$E_{AQ} = PTOT / P_S;$$

- eficiência de utilização interna (E_{UTIL}), definida como a capacidade do genótipo de utilizar o P absorvido pela planta para produzir grãos, correspondendo a kg de massa seca de grãos produzidos (MSG), por kg de P na planta, obtida pela expressão

$$E_{UTIL} = MSG / PTOT;$$

- eficiência de uso de P (E_{USO}), definida como o produto das eficiências de aquisição e utilização interna de P, correspondendo à massa seca de grãos (em kg) produzidos por kg de P disponível no solo, obtida pela expressão

$$E_{USO} = E_{AQ} \times E_{UTIL} \text{ ou}$$

$$E_{USO} = MSG / OS;$$

Os índices de eficiência ao P foram obtidos somente para o ambiente com baixa disponibilidade de P.

2.4 Análises estatísticas do delineamento III

Inicialmente, foram realizadas análises de variância agrupadas para cada ambiente, segundo o modelo proposto por Comstock e Robinsom (1952):

$$Y_{ijklw} = m + s_w + r_{l(w)} + b_{k(lw)} + g_{i(w)} + p_{j(w)} + gp_{ij(w)} + e_{ijklw}, \text{ em que}$$

y_{ijklw} : observação referente à progênie i retrocruzada com a linhagem parental j avaliada no bloco k dentro da repetição l dentro do experimento w ;

m : média geral do experimento;

s_w : efeito do experimento w ($w = 1, \dots, 5$);

r_l : efeito da repetição l dentro do experimento w ($l = 1, \dots, 3$);

$b_{k(lw)}$: efeito do bloco k dentro da repetição l dentro do experimento w ($k = 1, \dots, 8$);

$g_{i(w)}$: efeito da progênie i dentro do experimento w ($i = 1, \dots, 140$);

$p_{j(w)}$: efeito da linhagem parental j dentro do experimento w ($j = 1, 2$);

$gp_{ij(w)}$: efeito da interação progênie i com linhagem parental j dentro do experimento w ;

e_{ijklw} : erro experimental.

Após a verificação da homogeneidade de variância dos resíduos das análises por ambiente, foram realizadas análises conjuntas e agrupadas, considerando os ambientes de baixa e alta disponibilidade de P, de acordo com o seguinte modelo:

$$y_{ijklwn} = m + b_{k(lwn)} + r_{l(wn)} + a_n + s_w + as_{wn} + g_{i(w)} + p_{j(w)} + gp_{ij(w)} + ga_{in(w)} + pa_{jn(w)} + gpa_{ijn(w)} + \bar{\epsilon}_{ijklwn}, \text{ em que}$$

y_{ijklwn} : observação referente à progênie i retrocruzada com a linhagem parental j avaliada no bloco k dentro da repetição l dentro do experimento w no ambiente n ;

m : média geral do experimento;

$b_{k(lwn)}$: efeito do bloco k dentro da repetição l , dentro do experimento w , dentro do ambiente n ;

$r_{l(wn)}$: efeito da repetição l dentro do experimento w , dentro do ambiente n ;

a_n : efeito do ambiente n ($n = 1, 2$);

s_w : efeito do experimento w ($w = 1, \dots, 5$);

as_{nw} : efeito da interação ambiente n com experimento w ;

$g_{i(w)}$: efeito da progênie i dentro do experimento w ($i = 1, \dots, 140$);

$p_{j(w)}$: efeito da linhagem parental j dentro do experimento w ($j = 1, 2$);

$gp_{ij(w)}$: efeito da interação progênie i com linhagem parental j dentro do experimento w ;

$ga_{in(w)}$: efeito da interação progênie i com ambiente n dentro do experimento w ;

$pa_{jn(w)}$: efeito da interação linhagem parental j com ambiente n dentro do experimento w ;

$gpa_{ijn(w)}$: efeito da interação progênie i com linhagem parental j com ambiente n dentro do experimento w ;

$\bar{\epsilon}_{ijklwn}$: erro experimental médio.

Para essas análises, todas as fontes de variação foram consideradas aleatórias, com exceção da média e das linhagens parentais. O esquema das análises de variância está apresentado na Tabela 1.

TABELA 1 Resumo das análises de variâncias agrupadas por ambiente e no conjunto dos ambientes com e sem estresse, utilizando o delineamento III, com as respectivas esperanças dos quadrados médios das fontes de variação,

Fonte de variação	Análise de variância agrupada por ambiente n		
	GL	QM	E(QM)
Bloco/R/E	sr(b-1)		
Repetição/E	s(r-1)		
Experimento (E)	s-1		
Tratamento/E	s(2g-1)		
Parental/E	s(p-1)	QM ₁	
Progênie/E	s(g-1)	QM ₂	$\sigma_{e_n}^2 + 2r\sigma_{g_n}^2$
P x G/E	s(g-1)(p-1)	QM ₃	$\sigma_{e_n}^2 + r\sigma_{gp_n}^2$
Resíduo	s(2gr-2g-rb+1)	QM ₄	$\sigma_{e_n}^2$
Análise de variância conjunta			
Bloco/R/E/A	asr(b-1)		
Repetição/E/ A	as(r-1)		
Ambiente (A)	a-1		
Experimento (E)	s-1		
A x E	(a-1)(s-1)		
Tratamento/E	s(2g-1)		
Parental/E	s(p-1)	QM ₅	
Progênie/E	s(g-1)	QM ₆	$\sigma_e^2 + 2r\sigma_{ga}^2 + 2ra\sigma_g^2$
P x G/E	s(g-1)(p-1)	QM ₇	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gpa}^2 + ra\sigma_{gp}^2$
Tratamento x A/E	(a-1)s(2g-1)		
Parental x A/E	s(a-1)(p-1)	QM ₈	
Progênie x A/E	s(a-1)(g-1)	QM ₉	$\sigma_e^2 + 2r\sigma_{ga}^2$
P x G x A/E	(a-1)s(g-1)(p-1)	QM ₁₀	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gpa}^2$
Resíduo	as(2gr-2g-rb+1)	QM ₁₁	σ_e^2
Total	as2gr-1		

a , s , r e g são o número de ambientes, experimentos, repetições e pares de progênies (RILs) retrocruzadas com cada linhagem parental (p), respectivamente. E: experimento; G: progênies; P: parentais; R: repetição; A: ambiente

A partir das esperanças dos quadrados médios das análises de variâncias individuais e conjuntas, foram estimados os componentes de variâncias genéticas e determinado o grau médio de dominância de acordo com Comstock e Robinson (1952).

2.5 Estimativas dos parâmetros genéticos para cada ambiente

A partir das esperanças matemáticas dos quadrados médios das análises individuais apresentados na Tabela 1, foram obtidas as seguintes estimativas de acordo com Comstock e Robinson (1952):

a) variâncias genéticas entre progênies para o ambiente n

$$\hat{\sigma}_{g_n}^2 = \frac{QM_2 - QM_4}{2r};$$

b) variância genética da interação progênies com parentais para o ambiente n

$$\hat{\sigma}_{gp_n}^2 = \frac{QM_3 - QM_4}{r};$$

c) variância genética aditiva para o ambiente n

$$\hat{\sigma}_{A_n}^2 = 4\hat{\sigma}_{g_n}^2;$$

d) variância genética de dominância para o ambiente n

$$\hat{\sigma}_{D_n}^2 = \hat{\sigma}_{gp_n}^2;$$

f) variância genética total para o ambiente n

$$\hat{\sigma}_{GT_n}^2 = \hat{\sigma}_{A_n}^2 + \hat{\sigma}_{D_n}^2;$$

g) grau médio de dominância para o ambiente n

$$G\hat{M}D_n = \sqrt{\frac{2\hat{\sigma}_{D_n}^2}{\hat{\sigma}_{A_n}^2}}$$

As estimativas da variância fenotípica e da herdabilidade, para os caracteres avaliados a partir das análises de variância agrupadas por ambiente, foram obtidos segundo procedimento apresentado por Hallauer, Carena e Miranda Filha (2010). Dessa forma, o estimador da variância fenotípica de médias de progênies para cada ambiente n foi

$$\hat{\sigma}_{\bar{F}_n}^2 = \frac{QM_2}{2r}, \text{ ou } \hat{\sigma}_{\bar{F}_n}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{e_n}^2}{2r} + \hat{\sigma}_{g_n}^2$$

O estimador da herdabilidade média de progênies para cada ambiente n foi

$$\hat{h}_n^2 = \frac{\hat{\sigma}_{g_n}^2}{\hat{\sigma}_{\bar{F}_n}^2}$$

2.6 Estimativas dos parâmetros genéticos no conjunto de ambientes

Todas as estimativas obtidas para cada ambiente separadamente também foram obtidas considerando a análise conjunta dos ambientes com e sem estresse (Tabela 1), de acordo com os seguintes estimadores:

a) variâncias genéticas entre progênies

$$\hat{\sigma}_g^2 = \frac{QM_6 - QM_9}{2ra};$$

b) variância da interação progênies com ambiente

$$\hat{\sigma}_{ga}^2 = \frac{QM_9 - QM_{11}}{2r};$$

c) variância genética da interação progênies com parentais

$$\hat{\sigma}_{gp}^2 = \frac{QM_7 - QM_{10}}{ra};$$

d) variância da interação progênies x parentais x ambiente

$$\hat{\sigma}_{gpa}^2 = \frac{QM_{10} - QM_{11}}{r}.$$

A partir das estimativas de $\hat{\sigma}_g^2$, $\hat{\sigma}_{ga}^2$, $\hat{\sigma}_{gp}^2$ e $\hat{\sigma}_{gpa}^2$ foram estimadas as variâncias genéticas aditivas e dominantes e suas respectivas interações com o ambiente ($\hat{\sigma}_{Aa}^2$ e $\hat{\sigma}_{Da}^2$, respectivamente), segundo Comstock e Robinson (1952).

$$\begin{aligned} \hat{\sigma}_A^2 &= 4\hat{\sigma}_g^2 & \hat{\sigma}_D^2 &= \hat{\sigma}_{gp}^2 \\ \hat{\sigma}_{Aa}^2 &= 4\hat{\sigma}_{ga}^2 & \hat{\sigma}_{Da}^2 &= \hat{\sigma}_{gpa}^2 \end{aligned}$$

As estimativas de variâncias fenotípicas considerando a análise conjunta dos ambientes com e sem estresse foi obtida pelo estimador

$$\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2 = \frac{QM_6}{2ra}, \text{ ou } \hat{\sigma}_{\bar{F}}^2 = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{2ra} + \frac{\hat{\sigma}_{ga}^2}{a} + \hat{\sigma}_g^2$$

O estimador da herdabilidade média de progênies no conjunto dos ambientes foi

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_g^2}{\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2}$$

2.7 Precisão das estimativas dos parâmetros genéticos

Para estimar os intervalos de confiança associados às estimativas das variâncias obtidas em cada ambiente, e no conjunto dos ambientes, foi utilizada a expressão apresentada em Ramalho, Ferreira e Oliveira (2005).

$$IC = P\left(\frac{Vp\hat{\sigma}^2}{\chi_{\alpha/2}^2} < \hat{\sigma}^2 < \frac{Vp\hat{\sigma}^2}{\chi_{1-\alpha/2}^2}\right) = (1-\alpha)100\%$$

em que

α : nível de significância pré-estabelecido (no caso 0,05);

$\hat{\sigma}^2$: estimativa da variância por ambiente e no conjunto dos ambientes;

Vp : número de graus de liberdade, associado ao componente da variância.

O valor de Vp foi obtido por meio da expressão de Satterthwaite (1946), que é uma fórmula empregada para calcular o número de graus de liberdade associados a uma estimativa de variância obtida da combinação linear de dois quadrados médios referentes a duas fontes de variação com números de graus de liberdade conhecidos (BARBIN, 1993).

Para estimar o intervalo de confiança das herdabilidades em cada nível de P, foram obtidos os limites inferiores (LI) e superiores (LS) das estimativas de \hat{h}^2 , utilizando-se as seguintes expressões, com $\alpha = 0,05$.

$$LI = \left\{ \left[\left(\frac{QM_2}{QM_4} \right) \times F_{1-\frac{\alpha}{2}; g_4, g_2} \right]^{-1} \right\}$$

$$LS = \left\{ \left[\left(\frac{QM_2}{QM_4} \right) \times F_{\frac{\alpha}{2}; g_4, g_2} \right]^{-1} \right\}$$

em que

F: valor tabelado a $1-\alpha/2$ e $\alpha/2$;

QM_2 e QM_4 : quadrado médio de progênies e quadrado médio do erro, respectivamente;

g_2 e g_4 : graus de liberdade associados a QM_2 e QM_4 , respectivamente.

Para estimar o intervalo de confiança das herdabilidades obtidas na média dos ambientes, os limites inferiores e superiores foram estimados por

$$LI = \left\{ \left[\left(\frac{QM_6}{QM_{11}} \right) \times F_{1-\frac{\alpha}{2}; gl_{11}, gl_6} \right]^{-1} \right\}$$

$$LS = \left\{ \left[\left(\frac{QM_6}{QM_{11}} \right) \times F_{\frac{\alpha}{2}; gl_{11}, gl_6} \right]^{-1} \right\}$$

em que

F: valor tabelado a $1-\alpha/2$ e $\alpha/2$;

QM_6 e QM_{11} : quadrado médio de progênies e quadrado médio do erro, respectivamente;

gl_6 e gl_{11} : graus de liberdade associados a QM_6 e QM_{11} , respectivamente.

A avaliação da precisão da estimativa do grau médio de dominância (GMD) foi obtida com a construção do intervalo de confiança aproximado para GMD, de acordo com Burdick e Graybill (1992), apresentado por Aguiar (2003).

$$IC(G\hat{M}D)_{0,95} = \left[\sqrt{\frac{Q_1}{Q_2 F_{0,975n_1n_2}}} \leq G\hat{M}D \leq \sqrt{\frac{Q_1}{Q_2 F_{0,025n_1n_2}}} \right], \text{ em que}$$

$$\left. \begin{array}{l} Q_1 = QM_3 - QM_4 \\ Q_2 = QM_2 - QM_4 \end{array} \right\} \text{ considerando análise agrupada por ambiente}$$

$$\left. \begin{array}{l} Q_1 = QM_7 - QM_{10} \\ Q_2 = QM_6 - QM_9 \end{array} \right\} \text{ considerando análise conjunta}$$

$F_{0,975n_1n_2}$ e $F_{0,025n_1n_2}$ referem-se ao valor tabelado de F, a 0,975 e 0,025 de probabilidade, respectivamente, com n_1 e n_2 graus de liberdade associados aos

componentes Q_1 e Q_2 , respectivamente, estimados pela expressão de Satterthwaite (1946).

Foram estimados os coeficientes de correlação genéticos e fenotípicos por ambiente, entre as variáveis PG e EUSO com as demais características, segundo Ramalho, Ferreira e Oliveira (2005).

As importâncias relativas da eficiência de aquisição (E_{AQ}) e da eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}) para a eficiência de uso (E_{USO}) foram determinadas pela metodologia proposta por Moll, Kamprath e Jackson (1981), apresentada por Parentoni (2008). Foi utilizada transformação logarítmica para os índices de eficiência e, dessa forma, foram obtidas, para cada parcela, as variáveis

$$Y = \text{Log}_{EUSO}; X_1 = \text{Log}_{EAQ}; e, X_2 = \text{Log}_{EUTIL}.$$

Posteriormente, foram determinadas as variáveis y , x_1 e x_2 , definidas, respectivamente, como os desvios das médias de Y , X_1 e X_2 .

A importância relativa de cada índice para eficiência de uso foi obtida pelas seguintes expressões:

$$\frac{E_{AQ}}{E_{USO}} = r_{x_1,y} \times \frac{S_{x_1}}{S_y}; e, \frac{E_{UTIL}}{E_{USO}} = r_{x_2,y} \times \frac{S_{x_2}}{S_y}, \text{ em que}$$

$r_{x_1,y}$ é o coeficiente de correlação entre as variáveis x_1 e y ;

$r_{x_2,y}$ é o coeficiente de correlação entre as variáveis x_2 e y ;

S_y é o desvio padrão da variável y ;

S_{x_1} é o desvio padrão da variável x_1 ;

S_{x_2} é o desvio padrão da variável x_2 .

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Caracterização dos ambientes de avaliação

O resultado das análises de solo referentes aos ambientes onde foram conduzidos os experimentos encontra-se na Tabela 2. Os ambientes foram contrastantes com relação à disponibilidade de P no solo. Além disso, o incremento de P no ambiente sem estresse, via adubação, proporcionou uma diferença média de 86,51 kg.ha⁻¹ na disponibilidade desse nutriente entre os ambientes. A caracterização prévia das áreas experimentais foi uma etapa importante nesse trabalho, pois possibilitou a escolha de faixas mais uniformes para instalação dos ensaios, o que refletiu em maior controle local e, conseqüentemente, maior precisão experimental.

TABELA 2 Atributos de solo nas áreas experimentais com baixo e alto nível de P, para as profundidades de 0-20 e 20-40 cm e quantificação de P suprido pelo solo, P suprido via fertilizante e P total disponível no perfil do solo

	Perfil	pH	Al	Ca	Mg	K	P	P Solo	P Adubo*	P Total
	cm	H ₂ O	-- cmol _c .dm ⁻³	--	--	mg.dm ⁻³	mg.dm ⁻³	-----	kg.ha ⁻¹	-----
Baixo P	0 - 20	5,2	0,34	1,94	0,39	18,0	2,57	5,29	-	7,72
	20 - 40	4,8	0,85	0,75	0,07	12,0	1,25	2,43	-	
Alto P	0 - 20	6,1	0,08	5,15	0,80	118,0	17,51	35,03	48,9	94,18
	20 - 40	5,9	0,14	3,48	0,48	42,0	5,13	10,25		

* 400 kg.ha⁻¹ de 8-28-16 aplicado no sulco de plantio – 48,9 kg.ha⁻¹ de P.

3.2 Análises de variância

As análises de variância agrupadas referentes às características produtividade de grãos (PG), florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF), intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI) e altura de plantas (AP) para os ambientes sob baixo e alto P estão apresentadas nas Tabelas 3 e 4, respectivamente. A característica massa seca de palhada (MSPa) foi avaliada somente para o ambiente sob baixo P, cujos resultados da análise de variância encontram-se na Tabela 3.

Constatou-se, inicialmente, que a precisão experimental, medida pelo CV, variou entre as características, sendo observadas maiores estimativas no ambiente com estresse para PG, FM e FF. Estimativas mais altas para CV em ambientes sob estresse mineral em relação aos ambientes de alta fertilidade têm sido comumente reportadas (BÄNZIGER et al., 2000; PARENTONI; MENDES; GUIMARÃES, 2011). Sob estresse, a precisão experimental tende a diminuir, pois há maior heterogeneidade ambiental entre as parcelas. No presente trabalho, mesmo em condições de estresse, as estimativas de CV foram todas menores que 20%, podendo-se considerar boa precisão experimental para a maioria das características, com exceção para ASI, que apresentou estimativa de 47,3% no ambiente com estresse, e 221% no ambiente sem estresse. Contudo, essas estimativas estão de acordo com o relatado para essa característica, na literatura (PARENTONI, 2008; SILVA, 2002).

Para a fonte de variação tratamentos, diferenças significativas ($p \leq 0,01$) foram observadas para todas as características avaliadas nos ambientes sob baixo P (Tabela 3) e alto P (Tabela 4). Infere-se, portanto, que houve variabilidade genética entre as progênes, condição esta imprescindível para trabalhos desta natureza.

TABELA 3 Resumo das análises de variância para as características produtividade de grãos (PG), florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF), intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI), altura de planta (AP) e produção de massa seca de palhada (MSPa). Baixo P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

Fonte de variação	GL	Quadrados Médios					
		PG	FM	FF	ASI	AP	MSPa
Bloco/rep/E	105	1027458	3,336	6,411	1,700	248,257	1197409,1
Rep/E	10	2434350	5,425	13,169	3,038	621,325	3840434,4
Experimento (E)	4	8042827	69,633	94,265	4,984	2580,910	6870553,3
Tratamento/E	275	2286230**	11,172**	36,906**	11,091**	785,738**	1792864,3**
Progênie/E	135	1995979**	7,5497**	14,1566**	3,9637**	677,0943**	1907122,5**
Parentais/E	5	23393201**	248,76**	1309,74**	421**	15780,32**	3282632,9**
Prog. x Par./E	135	1813897**	5,433**	10,9913**	2,7776**	266,5562**	1605332,7**
Resíduo	445	417098	1,374	2,602	1,333	71,674	694747
CV		19,89	1,61	2,15	47,30	6,41	27,74
Média		3247,06	72,81	75,20	2,47	132,01	3187,71
Média progênie x L3		3640,80	71,46	72,25	0,79	121,35	3048,44
Média progênie x L22		2853,34	74,14	78,25	4,21	142,62	3326,98

** significativo, a 1% de probabilidade, pelo teste F. Prog.: progênie; Par.: parentais.

TABELA 4 Resumo das análises de variância para as características produtividade de grãos (PG), florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF), intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI) e altura de planta (AP). Alto P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

Fonte de variação	GL	Quadrados Médios				
		PG	FM	FF	ASI	AP
Bloco/repetição/E	105	1399338	1,11	1,57	0,79	264,76
Repetição/E	10	11794568	1,53	1,60	0,94	341,29
Experimento (E)	4	4675531	15,43	24,25	4,19	3488,21
Tratamento/E	275	8106057**	6,53**	16,86**	5,36**	949,40**
Progênes/E	135	7597018**	5,46**	7,34**	2,51**	1207,53**
Parentais/E	5	107747943**	121**	559,74**	165,63**	8544,77**
Progênes x Parentais/E	135	5165183**	3,46**	6,03**	1,94**	356,36**
Resíduo	445	880880	0,91	1,21	0,99	185,68
Média		5793,66	65,18	64,60	-0,45	187,97
Média das progênes x L3		6640,53	64,16	62,63	-1,54	179,88
Média das progênes x L22		4946,72	65,87	66,52	0,65	196,05
CV		16,20	1,47	1,70	221,11 ⁺	7,25

** significativo, a 1% de probabilidade, pelo teste F. ⁺: CV para ASI em módulo (média com sinal negativo)

Para a característica produção de grãos (PG), observou-se, para o ambiente sob baixa disponibilidade de P, que as médias dos cruzamentos entre progênes e parentais variaram de 594 kg.ha⁻¹ a 7.669 kg.ha⁻¹, com média geral de 3.247 kg.ha⁻¹. Já para o ambiente de alta disponibilidade de P, as médias para essa característica variaram entre 1.182 kg.ha⁻¹ e 14.417 kg.ha⁻¹, com média geral de 5.793 kg.ha⁻¹. Observou-se, portanto, uma redução de 44% da produtividade de grãos, considerando o ambiente de alto P como referência. Segundo Parentoni, Mendes e Guimarães (2011), para que o estresse seja efetivo, deve-se observar redução no potencial produtivo de grãos entre

40% e 60%. Caso contrário, a correlação entre os materiais genéticos avaliados com e sem P tende a ser alta (PARENTONI et al., 2010).

Para as características de florescimento foram observadas, em ambiente sob estresse, intervalo de médias de 68 a 81 dias para o florescimento masculino (FM) e 68 a 88 dias, para florescimento feminino (FF). Já para o ambiente sem estresse, as médias para FM variaram de 59 a 75 dias e para FF, de 58 a 80 dias. Portanto, em condições de estresse, houve um aumento do ciclo das progênies avaliadas.

No ambiente sob alto P, observou-se que o intervalo entre florescimentos feminino e masculino (ASI) variou de -6 a 5 dias, enquanto para o ambiente sob baixo P o intervalo entre florescimentos variou de -2 a 9 dias. O valor médio para ASI no ambiente sob baixo P foi cerca de seis vezes maior que no ambiente sob alto P (2,47 e -0,45 dias, respectivamente). Aumentos nos valores de ASI têm sido associados com maior susceptibilidade a diversos tipos de estresses, como seca (RIBAULT et al., 1996), deficiência de nitrogênio (LAFFITE; EDMEADES, 1994) e deficiência de fósforo (PARENTONI, 2008). Esses autores observaram que, em condições de estresse, ocorre atraso no florescimento feminino em relação ao masculino e que a ausência de sincronia entre florescimento masculino e feminino leva a uma escassez de pólen durante a fase de emissão dos estilo-estigmas, como também a um aumento na porcentagem de abortamento de grãos logo após a polinização. Como consequência destes fatos, uma redução média de 8,7% na produção de grãos em milho em ambientes sob estresse de seca tem sido verificada para cada dia de acréscimo no ASI (BOLANOS; EDMEADES, 1993).

Para altura de plantas (AP), foi observado intervalo de variação de 70 a 210 cm, com média geral de 132 cm para o ambiente sob baixo P (Tabela 3), enquanto, para o ambiente sem estresse, o intervalo de variação foi de 130 a 290 cm, com média geral de 188 cm (Tabela 4). Portanto, observou-se maior desenvolvimento das plantas em condições sem estresse.

Já para a massa seca da palhada (MSPa), que foi avaliada somente no ambiente sob baixo P, observou-se que as médias variaram de 254,6 kg.ha⁻¹ a 6.961,3 kg.ha⁻¹,

com média geral de 3.187,7 kg.ha⁻¹ (Tabela 3).

Tanto para o ambiente sob baixo P quanto para o alto P, na decomposição do efeito de Tratamento/experimento nas fontes de variação progênie/experimento, parentais/experimento e interação progênie por parentais/experimento, foram observadas diferenças significativas para todas as características avaliadas ($p < 0,01$). Para produtividade de grãos, no ambiente sob baixo P, as progênie retrocruzadas com parental eficiente (L3) apresentaram média 27,6% maior em relação às progênie retrocruzadas com parental ineficiente (L22) e 34,2% maior para ambiente sob alto P (Tabelas 3 e 4).

Considerando o ambiente sob baixo P, as progênie retrocruzadas com L22 apresentaram um atraso de cerca de três dias para florescimento masculino e seis dias para florescimento feminino em relação às progênie retrocruzadas com L3 (Tabela 3). No ambiente sob alta disponibilidade de P, o atraso para FM e FF foi de cerca de um e quatro dias, respectivamente (Tabela 4). Infere-se, portanto, que o parental eficiente (L3) favoreceu uma maior precocidade às progênie. Além de serem mais precoces, houve maior sincronização entre o florescimento feminino e masculino para as progênie retrocruzadas com parental eficiente em ambiente com estresse. O intervalo entre florescimento feminino e masculino para as progênie retrocruzadas com L3 foi, em média, de 0,79 dias, enquanto, para as progênie retrocruzadas com parental ineficiente, foi de 4,21 dias (Tabela 3).

Para altura de planta (AP), observou-se que as progênie retrocruzadas com a linhagem ineficiente (L22) apresentaram maiores médias para os ambientes sob baixo e alto P (Tabelas 3 e 4). O mesmo foi observado para a característica massa seca de palhada (MSPa), avaliada no ambiente sob baixo P (Tabela 3). Infere-se, portanto, que as progênie retrocruzadas com parental ineficiente (L22) apresentaram maior desenvolvimento vegetativo. Plantas mais altas e com maior massa seca de parte aérea, nesse caso, não foram indicativo de maior eficiência no uso de P. Em estudos conduzidos com plantas em estádios iniciais de desenvolvimento, a produtividade de grãos, geralmente, é substituída pela massa seca de parte aérea para se estimar a

eficiência de uso de P (BRITO et al., 2011; CHEN et al., 2011; FRITSCHÉ-NETO, 2011). Entretanto, trabalhos conduzidos em condições de campo são importantes para melhor elucidação da herança da eficiência no uso de P, em termos de produtividade de grãos, pois os resultados de características de *screening* precoce, dependendo da população e do tipo da característica avaliada, podem não se correlacionar com a produtividade de grãos em campo.

O resumo das análises de variância conjuntas considerando os ambientes com e sem estresse estão apresentados na Tabela 5. As estimativas de CV foram de baixa magnitude para todas as características, indicativo de boa precisão experimental, com exceção do caráter ASI, que apresentou estimativa de CV de 104%. Contudo, esses resultados estão de acordo com o obtido em outros trabalhos para essa característica (PARENTONI, 2008; SILVA, 2002). Neste trabalho, a média para o caráter ASI, considerando análise conjunta, foi de 1,02 dias, sendo, portanto, considerada de baixa magnitude. Nesse sentido, o emprego do coeficiente de variação como indicador da precisão experimental tem sido questionado, pois sua estimativa depende da magnitude da média, do desvio padrão do erro e do número de repetições utilizados (RESENDE; DUARTE, 2007). Assim, as estimativas de herdabilidade (ou de acurácias) seriam melhores indicadores da precisão experimental que o CV, pois, além da variância do erro e do número de repetições, leva em consideração, também, a variância genética da característica.

Observou-se, para a fonte de variação ambiente (A), efeito significativo ($p < 0,01$) para todas as características. Infere-se, portanto, que as médias obtidas no ambiente sob baixo P diferem das médias do ambiente sob alto P, reforçando os comentários feitos anteriormente. Para as fontes de variação progênes/E, parentais/E e interação progênes por parentais/E, também foram observados efeitos significativos ($p < 0,01$) para todas as características. Infere-se, portanto, que, no conjunto dos ambientes, tanto os efeitos aditivos como os de dominância foram importantes para explicar a variação genética entre tratamentos.

Para a fonte de variação devido à interação tratamentos por ambientes/E,

observaram-se diferenças significativas ($P < 0,01$) para todas as características, com exceção para AP (Tabela 5). Assim, os genótipos que apresentaram bom desempenho para as características PG, FM, FF e ASI no ambiente sob estresse não apresentaram, necessariamente, o mesmo comportamento no ambiente favorável. A presença de interação genótipos por ambientes reforça a necessidade de avaliação de genótipos em ambientes contrastantes, quando o objetivo é desenvolver cultivares mais eficientes no uso de P. Contudo, neste trabalho, mesmo sendo detectada interação tratamentos por ambientes, as correlações fenotípicas entre ambientes foram de alta magnitude para as características produtividade de grãos, dias para florescimento masculino, florescimento feminino e intervalo entre florescimento feminino e masculino. Esses resultados indicam que houve predomínio de interação simples, ou seja, houve pouca mudança na classificação dos genótipos nos diferentes ambientes (Figura 1).

TABELA 5 Resumo das análises de variância conjuntas para as características produtividade de grãos (PG), florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF), intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI) e altura de planta (AP). Alto e Baixo P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

Fonte de variação	GL	Quadrados médios				
		PG	FM	FF	ASI	AP
Bloco/rep/E/A	210	1213398	2,223	3,999	1,242	255,838
Rep /E/ A	20	7114459	3,479	7,426	1,980	480,186
Ambiente (A)	1	2723777148**	25513,815**	48514,752**	3660,952**	1314992,860**
Experimento (E)	4	7831469	37,803	35,700	0,099	3703,334
A x E	4	4886889	47,255	82,364	9,167	2356,072
Trat/E	275	8634212**	15,697**	49,237**	14,185**	1595,385**
Progênie/E	135	7769453**	11,134**	17,878**	4,224**	1724,093**
Parentais/E	5	115150026**	352,483**	1781,381**	555,497**	23777,221**
Prog x Par/E	135	5804419**	7,398**	14,749**	3,516**	520,682**
Trat x A/E	275	1758077**	2,007**	4,515**	2,246**	145,789 ^{NS}
Prog x A/E	135	1823545**	1,873**	3,516**	2,222**	175,038**
Par x A/E	5	15991118**	17,279**	86,930**	30,299**	613,191**

Tabela 5 Continuação

Fonte de variação	GL	Quadrados médios				
		PG	FM	FF	ASI	AP
Prog x Par x A/E	135	1174661**	1,493*	2,301*	1,264NS	101,208NS
Resíduo	890	648989	1,143	1,928	1,161	128,628
Média		4520,36	68,91	69,95	1,03	159,97
Média Baixo P		3247,06	72,81	75,32	2,51	131,99
Média Alto P		5793,66	65,02	64,57	-0,44	187,95
CV		17,82	1,55	0,99	104,38	7,09

^{NS}, ^{**}, ^{*} não significativo e significativo, a 1% e a 5% de probabilidade, pelo teste F, respectivamente. Prog: progênies; Par: parentais.

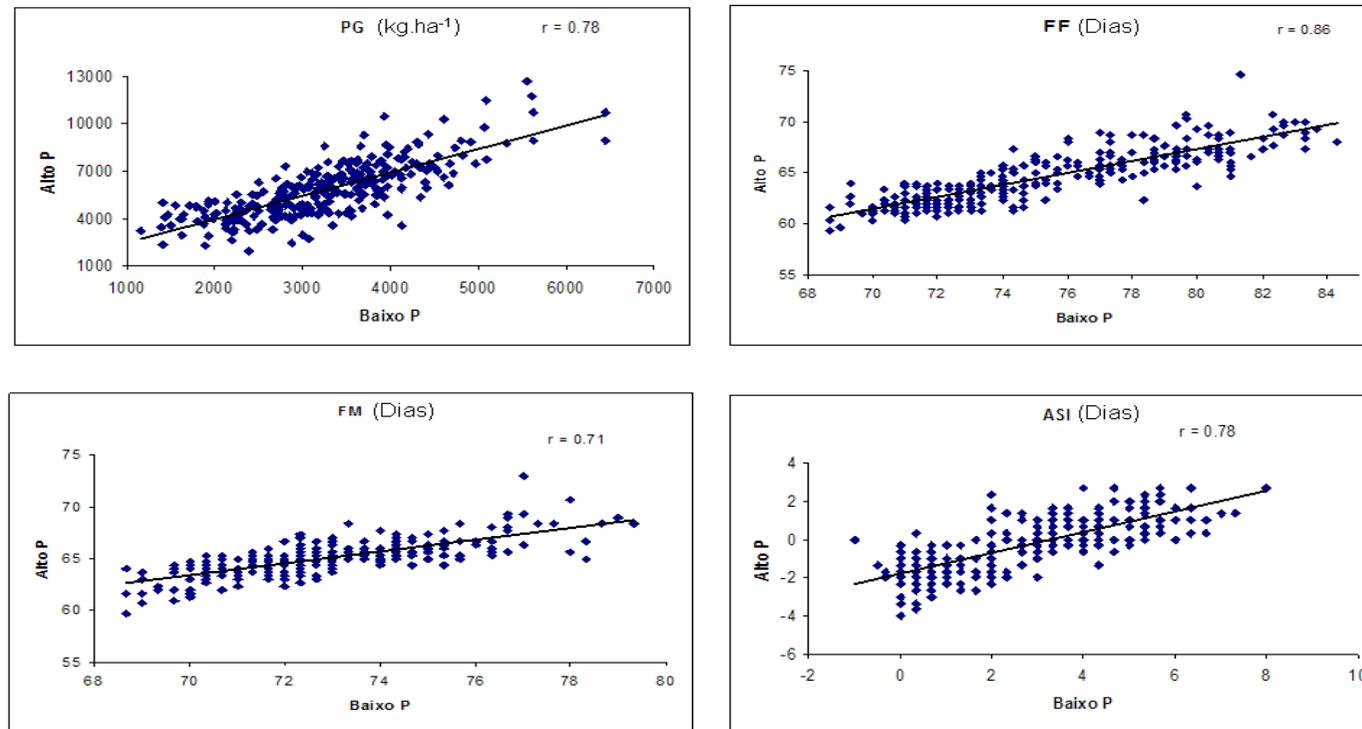


FIGURA 1 Gráficos de dispersão para as características produtividade de grãos (PG), florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF) e intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI), em ambientes sob baixo e alto P, com os respectivos coeficientes de correlação fenotípica (r).

3.3 Componentes de variância

Inicialmente, as estimativas dos componentes de variância foram realizadas por ambiente e, posteriormente, para o conjunto dos ambientes. Os resultados para os ambientes sob baixo e alto P estão apresentados nas Tabelas 6 e 7, respectivamente. Na Tabela 8 estão os resultados considerando a análise conjunta dos ambientes. A existência de variabilidade genética entre as progênies para os caracteres avaliados pode ser comprovada também pelas estimativas dos parâmetros genéticos. As estimativas das variâncias genéticas entre as progênies ($\hat{\sigma}_{g_n}^2$) foram todas diferentes de zero. Em nenhuma das situações obteve-se estimativa do limite inferior igual ou inferior a zero ($p = 0,05$).

As estimativas de herdabilidade ao nível de média de progênies foram, em geral, de alta magnitude para os ambientes com e sem estresse, para todas as características (Tabelas 6 e 7). Os intervalos de confiança para as estimativas de \hat{h}_n^2 apresentaram limites inferiores todos positivos, sendo essas, portanto, diferentes de zero. Em geral, as estimativas de \hat{h}_n^2 obtidas em ambiente sob alto P foram semelhantes àquelas obtidas para o ambiente sob baixo P, para todas as características. As estimativas obtidas neste trabalho foram consideradas de alta magnitude e podem ser devido ao bom nível de variabilidade genética entre as progênies e à boa precisão experimental.

Para a característica produtividade de grãos, as estimativas de variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_{A_n}^2$) e de dominância ($\hat{\sigma}_{D_n}^2$) foram significativas. Tanto para o ambiente sob baixa como sob alta disponibilidade de P, os intervalos inferiores das estimativas foram superiores a zero (Tabelas 6 e 7). Infere-se, portanto, que tanto os efeitos aditivos como os de dominância foram importantes para explicar a variância genética para PG, nos ambientes com e sem estresse por P. Resultados semelhantes foram encontrados por Parentoni (2008), em estudo sobre a herança da eficiência no uso de P em milho, utilizando componentes de médias.

Considerando as estimativas obtidas via análise conjunta, observou-se que a estimativa de $\hat{\sigma}_{Aa}^2$ foi cerca de quatro vezes maior do que a $\hat{\sigma}_{Da}^2$ para produtividade de grãos (Tabela 8). Infere-se, portanto, que os efeitos aditivos apresentaram interação mais expressiva com o ambiente. Resultados semelhantes foram apresentados em outros trabalhos científicos (AGUIAR, 2003; COCKERHAM; ZENG, 1996; SILVA, 2002).

A estimativa de grau médio de dominância (GMD) para PG foi de 0,9406, para o ambiente sob baixo P e de 0,7987, para o ambiente sob alto P, indicando dominância completa no controle genético desta característica. Estes resultados indicam que, da mesma forma como têm sido conduzidos trabalhos de melhoramento para produtividade de grãos em ambientes férteis (alto P), programas de melhoramento voltados para a seleção desse caráter em condições de estresse por deficiência de P no solo devem utilizar métodos de seleção que consideram os efeitos de dominância.

Em milho, diversos autores, que utilizaram o delineamento III para a estimação de componentes de variância, relataram estimativas de GMD superiores a 1,00 para produtividade de grãos (AGUIAR, 2003; COCKERHAM; ZENG, 1996; SILVA, 2002; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000). Entretanto, nesses trabalhos utilizaram-se populações F_2 ou $F_{2.3}$ retrocruzadas com os parentais, para estimar os componentes de variância. Nessa situação, Comstock e Robinson (1952) destacaram que, em presença do desequilíbrio de ligação, as estimativas de variância aditiva e de dominância podem estar viesadas. Quando em repulsão, a variância aditiva fica subestimada, ao passo que a de dominância é superestimada, podendo levar a uma estimativa do grau médio de dominância maior que 1,00, ou seja, sobredominância. Em presença do desequilíbrio de ligação cujas fases forem predominantemente de atração, tanto a variância genética aditiva como a variância genética dominante estarão inflacionadas.

Contudo, os efeitos das ligações gênicas são dissipados por meio da recombinação genética ao longo das gerações de autofecundação e, desse modo, a pseudosobredominância decresce e desaparece com o avanço de tais gerações

(COMSTOCK; ROBINSON, 1952). Neste trabalho, utilizou-se uma população de RILs retrocruzada com os parentais e, possivelmente, as estimativas de GMD estão livres de pseudossobredominância, tornando-as interessantes para as inferências sobre o controle genético da produtividade de grãos, e outras características agrônômicas, em milho tropical.

Para as características florescimento masculino e florescimento feminino, as estimativas de $\hat{\sigma}_{A_n}^2$ e de $\hat{\sigma}_{D_n}^2$ foram significativamente maiores que zero para os dois ambientes de avaliação (Tabelas 6 e 7). Portanto, tanto os efeitos aditivos como os de dominância foram importantes para explicar a variância genética entre as progênies. Considerando a análise conjunta, a estimativa de $\hat{\sigma}_{A_a}^2$ foi cerca de quatro vezes maior que a de $\hat{\sigma}_{D_a}^2$ para FM, enquanto para FF a estimativa de $\hat{\sigma}_{A_a}^2$ foi cerca de oito vezes maior que a de $\hat{\sigma}_{D_a}^2$ (Tabela 8). Assim, os efeitos aditivos apresentaram interação com o ambiente em maior intensidade do que os efeitos de dominância e que a interação dos efeitos aditivos com ambiente foi mais expressiva para florescimento feminino.

As estimativas do GMD, para florescimento masculino, demonstraram dominância completa a parcial em seu controle genético e que os efeitos de dominância foram mais importantes para o ambiente sob baixo P (Tabelas 6 e 7). Para florescimento feminino, observou-se que as estimativas de GMD foram semelhantes para os dois ambientes e indicaram que o controle genético dessa característica foi de dominância completa. As estimativas do grau médio de dominância para essas características estão dentro do intervalo relatado por vários autores (GARDNER et al., 1953; MOLL; LINDSEY; ROBINSON, 1964; SILVA, 2002; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000).

TABELA 6 Estimativa dos parâmetros e dos intervalos de confiança, para variância entre progênes ($\hat{\sigma}_{g_n}^2$), variância da interação progênes x parentais ($\hat{\sigma}_{gp_n}^2$), variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_{A_n}^2$), variância de dominância ($\hat{\sigma}_{D_n}^2$), variância genética total ($\hat{\sigma}_{G_n}^2$), variância fenotípica na média de progênes ($\hat{\sigma}_{F_n}^2$), herdabilidade na média de progênes (\hat{h}_n^2) e grau médio de dominância (*GMD*). Baixo P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

Tabela 6 continuação

	PG	FM	FF	ASI	AP	MSPa
$\hat{\sigma}_{\bar{F}_1}^2$	332663	1,26	2,36	0,66	112,85	317853,75
	265648-428818	1,00-1,62	1,88-3,04	0,53-0,85	90,12-145,47	253827-409728
\hat{h}_1^2	0,79	0,82	0,82	0,66	0,89	0,64
	0,72-0,84	0,76-0,86	0,76-0,86	0,55-0,74	0,86-0,92	0,52-0,72
GMD_1	0,9406	0,8107	0,8521	0,7410	0,5674	0,8666
	0,8169-1,082	0,7041-0,9324	0,7401-0,9800	0,6436-0,8523	0,4928-0,6526	0,753-0,997
$\hat{\sigma}_{sp_1}^2$	465599	1,35	2,80	0,48	64,96	303528,57
	388227-575102	1,13-1,66	2,32-3,43	0,41-0,57	54,35-79,60	257817-363354
$\hat{\sigma}_{A_1}^2$	1052587	4,12	7,70	1,75	403,61	808250,33
	874236-1302927	3,41-5,12	6,36-9,55	1,47-2,12	329,81-509,13	682889-976677
$\hat{\sigma}_{D_1}^2$	465599	1,35	2,80	0,48	64,96	303528,57
	388227-575102	1,13-1,66	2,32-3,43	0,41-0,57	54,35-79,60	257817-363354
$\hat{\sigma}_{G_1}^2$	1518187	5,47	10,50	2,24	468,57	1111778,90
	1315686-1777909	4,70-6,47	9,03-12,38	1,95-2,61	392,27-572,00	974268-1284118

+ Intervalos de confiança; 1: ambiente sob baixo P

TABELA 7 Estimativa dos parâmetros, e dos intervalos de confiança, para variância entre progênes ($\hat{\sigma}_{g_n}^2$), variância da interação progênes x parentais ($\hat{\sigma}_{sp_n}^2$), variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_{A_n}^2$), variância de dominância ($\hat{\sigma}_{D_n}^2$), variância genética total ($\hat{\sigma}_{G_n}^2$), variância fenotípica na média de progênes ($\hat{\sigma}_{F_n}^2$), herdabilidade na média de progênes (\hat{h}^2_n) e grau médio de dominância (*GMD*). Alto P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

	PG	FM	FF	ASI	AP
$\hat{\sigma}_{g_2}^2$	1119356	0,7577	1,0209	0,2533	170,3085
	915715-1408030 ⁺	0,62-0,94	0,84-1,27	0,21-0,31	140,14-212,58
$\hat{\sigma}_{sp_2}^2$	1428101	0,8490	1,6074	0,3149	56,8921
	1177628-1776064	0,71-1,04	1,33-1,99	0,27-0,38	48,73-67,59
$\hat{\sigma}_{A_2}^2$	4477425	3,0306	4,0837	1,0134	681,2341
	3662858-5632120	2,50-3,77	3,37-5,10	0,86-1,22	560,57-850,32
$\hat{\sigma}_{D_2}^2$	1428101	0,8490	1,6074	0,3149	56,8921
	1177628-1776063	0,71-1,04	1,33-1,99	0,27-0,38	48,73-67,59

Tabela 7 continuação

	PG	FM	FF	ASI	AP
$\hat{\sigma}_{G_2}^2$	5905526,33	3,880	5,691	1,328	738,126
	5027501-7067114	3,32-4,63	4,90-6,73	1,16-1,54	616,23-905,89
$\hat{\sigma}_{F_2}^2$	1266169,667	0,9095	1,2228	0,41868	201,2553
	1011102-1632152	0,73-1,17	0,98-1,58	0,33-0,54	160,71-259,43
\hat{h}_2^2	0,88	0,83	0,83	0,61	0,85
	0,85-0,91	0,78-0,87	0,78-0,87	0,48-0,70	0,80-0,88
GMD_2	0,7987	0,7485	0,8873	0,7883	0,4087
	0,6937-0,9186	0,6501-0,8610	0,7706-1,0205	0,6847-0,9067	0,355-0,4701

⁺ Intervalos de confiança; 2: ambiente sob alto P.

TABELA 8 Estimativas e intervalos de confiança para variâncias entre progênieis ($\hat{\sigma}_g^2$), da interação progênieis x parentais ($\hat{\sigma}_{gp}^2$), genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$), da interação aditiva x ambiente ($\hat{\sigma}_{Aa}^2$), da interação dominância x ambiente ($\hat{\sigma}_{Da}^2$), genética total ($\hat{\sigma}_G^2$), fenotípica na média de progênieis ($\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$), herdabilidade na média de progênieis (\hat{h}_a^2) e grau médio de dominância (*GMD*). Baixo e Alto P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

	PG	FM	FF	ASI	AP
$\hat{\sigma}_g^2$	495492	0,77	1,20	0,17	129,09
	410299-610864 ⁺	0,63-0,96	0,99-1,48	0,14-0,20	105,10-162,68
$\hat{\sigma}_{gp}^2$	771626	0,98	2,07	0,38	69,91
	637997-957945	0,81-1,22	1,70-2,59	0,32-0,46	57,77-86,94
$\hat{\sigma}_A^2$	1981969	3,09	4,79	0,67	516,35
	1641196-2443457	2,54-3,85	3,95-5,94	0,56-0,80	420,41-650,73
$\hat{\sigma}_D^2$	771626	0,98	2,07	0,38	69,91
	637997-957945	0,81-1,22	1,70-2,59	0,32-0,46	57,77-86,94

Tabela 8 continuação

	PG	FM	FF	ASI	AP
$\hat{\sigma}_{Aa}^2$	783037.33	0,49	1,06	0,71	-
	648405-799381	0,40-0,50	0,87-,08	0,60-,72	-
$\hat{\sigma}_{Da}^2$	175224	0,12	0,12	0,035	-
	144879-17534	0,10-0,14	0,10-,14	0,029-,042	-
$\hat{\sigma}_G^2$	2753596	4,07	6,86	1,05	586,26
	2376479-3233579	3,48-4,83	5,91-8,07	0,92-1,20	489,17-721,13
$\hat{\sigma}_F^2$	647454	0,93	1,49	0,35	143,67
	517026-834599	0,74-1,20	1,19-1,92	0,28-0,45	114,73-185,20
\hat{h}^2	0,77	0,83	0,80	0,47	0,90
	0,67-0,83	0,76-0,88	0,72-0,86	0,26-0,63	0,86-0,93
<i>GMD</i>	0,8824	0,7985	0,9309	1,0603	0,5204
	0,7628-1,0202	0,6903-0,9233	0,8048-1,0764	0,9167-1,2260	0,4499-0,6017

+ Intervalos de confiança.

Resultados semelhantes foram observados para a característica intervalo entre florescimento masculino e feminino (ASI). As estimativas de $\hat{\sigma}_{A_n}^2$ e a $\hat{\sigma}_{D_n}^2$ foram significativas para os dois ambientes de avaliação (Tabelas 6 e 7). As estimativas de GMD sugerem dominância parcial no controle genético dessa característica. Resultados semelhantes foram encontrados por Parentoni (2008) e Silva (2002). Considerando as estimativas obtidas via análise conjunta, observou-se que a estimativa de $\hat{\sigma}_{A_a}^2$ foi superior à estimativa de $\hat{\sigma}_{D_a}^2$, indicando que os efeitos aditivos interagiram com maior intensidade com o ambiente (Tabela 8).

Para as características altura de planta (AP) e produção de massa seca de palhada (MSPa) foram observadas estimativas de $\hat{\sigma}_{A_n}^2$ e $\hat{\sigma}_{D_n}^2$ significativas para o ambiente sob baixo P (Tabela 6). O mesmo comportamento foi observado para altura de planta avaliada em ambiente sob alto P. Infere-se, portanto, que os efeitos aditivos e de dominância foram importantes para explicar a variação genética do desenvolvimento da planta de milho em condições de alto e baixo P. As estimativas de $\hat{\sigma}_{A_a}^2$ e de $\hat{\sigma}_{D_a}^2$ para altura de planta não foram obtidas porque não foi observada interação tratamentos por ambientes para essa característica. As estimativas do GMD indicaram que houve dominância parcial para AP nos dois ambientes e que os efeitos de dominância foram mais importantes para o ambiente sob baixo P (Tabelas 6 e 7). Para produção de massa seca de palhada, avaliada somente em baixo P, foi observada estimativa de GMD próxima a 0,87, indicando dominância completa em seu controle genético (Tabela 6).

3.4 Análises de variância para os índices de eficiência ao P

As análises de variância para as características eficiência de uso de P (E_{USO}), eficiência de aquisição de P (E_{AQ}), eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}), teor de P nos grãos (TPG), quociente de utilização (Q_{UTIL}) e índice de colheita (I_{CP}) estão

apresentadas na Tabela 9. Neste trabalho, os índices de eficiência ao P foram avaliados somente para o ambiente sob baixo P. Em trabalhos anteriores, foi demonstrado que as características que compõem a eficiência de uso de P devem ser, preferencialmente, avaliadas em ambientes sob baixo P. Parentoni (2008) verificou que, em condições de alto P, não foi possível discriminar os genótipos eficientes e ineficientes, classificados previamente em condições de estresse. Além disso, esse autor verificou alta correlação entre os índices avaliados em ambientes contrastantes ao P, indicando interação predominantemente do tipo simples e, portanto, sem alteração na classificação dos genótipos nos diferentes ambientes.

As estimativas do coeficiente de variação experimental (CV) variaram entre as características. Foram observadas estimativas de CV de baixa magnitude para Q_{UTIL} , TPG, E_{UTIL} e I_{CP} (Tabela 9). Esses resultados estão de acordo com o relatado na literatura para essas características (PARENTONI, 2008; PARENTONI; SOUZA JÚNIOR, 2008).

Foram observadas diferenças significativas ($p \leq 0,01$) para o efeito de tratamentos para todas as características (Tabelas 9). A decomposição do efeito de tratamento mostrou alta significância para os efeitos de progênies e para a interação progênies por parentais. Esses resultados evidenciam a existência de diferenças genéticas entre as progênies para as características relacionadas à eficiência no uso de P. Além disso, confirmam que os efeitos genéticos aditivos e de dominância foram importantes para explicar a variabilidade genética observada para essas características. Observou-se, também, efeito significativo para fonte de variação parentais para todas as características, evidenciando a divergência genética entre as linhagens L3 e L22.

Para a característica eficiência de uso de P – E_{USO} (quantidade de grãos produzidos por quantidade de P no solo), as progênies retrocruzadas com parental eficiente apresentaram média de 439,46 kg.kg^{-1} , enquanto as progênies retrocruzadas com parental ineficiente apresentaram média de 344,68 kg.kg^{-1} (Tabela 9). Infere-se, portanto, que o parental eficiente (L3) contribuiu para que as progênies apresentassem, em média, 27% a mais de produção de massa seca de grãos por unidade de P no solo.

TABELA 9 Resumo das análises de variância para as características eficiência de uso de P (E_{USO}), eficiência de aquisição de P (E_{AQ}), eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}), teor de fósforo nos grãos (TPG), quociente de utilização de P (Q_{UTIL}) e índice de colheita de P (I_{CP}). Baixo P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

Fonte de variação	GL	Quadrados médios					
		E_{USO} ----- kg.kg ⁻¹	E_{AQ} ----- kg.kg ⁻¹	E_{UTIL} ----- g.kg ⁻¹	TPG ----- g.kg ⁻¹	Q_{UTIL} ----- kg.kg ⁻¹	I_{CP} -----
Bloco/rep/E	105	19315,13	0,1020	9433,06	0,1769	21716,32	0,0147
Repetição/E	10	52560,72	0,4582	67525,03	0,5549	102814,57	0,0134
Experimento	4	104061,05	0,6816	73803,07	1,6530	147951,54	0,0402
Tratamento/E	275	33657,59**	0,1143**	9487,65**	0,0804**	7906,55**	0,011897**
Progênes/E	135	28899,87**	0,1013**	9676,59**	0,0717**	6813,70**	0,01465**
Parentais/E	5	334780,88**	0,9722**	46028,57**	0,3442**	37094,41**	0,023261**
Prog*Par/E	135	27372,45**	0,0963**	7815,59**	0,0776**	7818,31**	0,00836*
Resíduo	445	6829,09	0,0320	4100,22	0,0478	4562,29	0,007
Média		392,07	0,89	438,75	1,765	585,03	0,7522
Média _{Prog x L3}		439,46	0,96	456,40	1,707	600,42	0,7636
Média _{Prog x L22}		344,68	0,82	421,11	1,823	569,64	0,7408
CV		21,00	20,63	14,59	12,39	11,66	10,84

** * significativo, a 1% e 5% de probabilidade, pelo teste F, respectivamente. E: experimento.

A eficiência de uso de P é função das eficiências de aquisição (E_{AQ}) e utilização interna de P (E_{UTIL}). As progênes que apresentaram maiores estimativas de E_{USO} mostraram maior capacidade de adquirir o P do solo e também capacidade de utilização mais eficiente do P adquirido. Observou-se que as progênes retrocruzadas com parental eficiente apresentaram média geral 19,5% maior para a E_{AQ} do que as progênes retrocruzadas com parental ineficiente. Além disso, as progênes

retrocruzadas com o parental eficiente apresentaram, em média, valores 8% maiores para a E_{UTIL} do que as progênies retrocruzadas com parental ineficiente, indicando maior capacidade de produção de grãos por unidade de P na planta (Tabela 9).

Esses resultados demonstram que é possível buscar aumentos na eficiência de uso de P tanto via aumentos na eficiência de absorção, quanto na eficiência de utilização interna de P. Contudo, observou-se, neste trabalho que a importância relativa da E_{AQ} para E_{USO} foi de 70,4%, enquanto para E_{UTIL} foi observada importância relativa de 29,6% (Tabela 10). Esses valores estão próximos àqueles obtidos por Parentoni e Souza Júnior (2008) que foram, respectivamente, de 64,5% e 35,5%, na média de três ambientes de baixo P.

Segundo Wang, Shen e Liao (2010), a contribuição da E_{AQ} e E_{UTIL} para E_{USO} varia de acordo com a espécie vegetal e as condições ambientais. Parentoni e Souza Júnior (2008) verificaram que a E_{AQ} foi quase duas vezes mais importante que a E_{UTIL} , na variabilidade observada para a E_{USO} para os ambientes com baixa disponibilidade de P. Portanto, programas de melhoramento que buscam desenvolver cultivares de milho mais eficientes no uso de P devem dar maior atenção aos mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição desse nutriente.

TABELA 10 Importância relativa da eficiência de aquisição e eficiência de utilização interna para a eficiência de uso (E_{USO}). Baixo P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

Característica	$r_{x_i y}$	s_{x_i} / s_y	Importância relativa para E_{USO} (%)
Eficiência de aquisição – E_{AQ} (x_1)	0,89	0,791	70,4
Eficiência de utilização interna – E_{UTIL} (x_2)	0,60	0,493	29,6

$r_{x_i y}$: correlação fenotípica entre as variáveis E_{AQ} , E_{UTIL} com E_{USO} .

s_{x_i} : desvio padrão para E_{AQ} e E_{UTIL} ; s_y : desvio padrão para E_{USO} .

Várias características bioquímicas e fisiológicas estão envolvidas na maior eficiência de uso de P pelas plantas. Para eficiência de aquisição, as características mais importantes estão relacionadas à morfologia e à arquitetura do sistema radicular (WANG; SHEN; LIAO, 2010). A capacidade de exsudação de ácidos orgânicos e enzimas, como as fosfatases, e a associação simbiótica com microrganismos da rizosfera, também têm sido apontadas como mecanismos capazes de aumentar a eficiência de aquisição de P em plantas (PARENTONI; MENDES; GUIMARÃES, 2011; WANG; SHEN; LIAO, 2010).

Para o caráter teor de P nos grãos - TPG (gramas de P por quilo de massa seca de grãos) observou-se média geral de $1,765 \text{ g.kg}^{-1}$. É interessante notar que a média do teor de P nos grãos das progênies retrocruzadas com parental ineficiente (L22) foi cerca de 7% maior que a média das progênies retrocruzadas com parental eficiente (L3) (Tabela 9). Segundo Parentoni (2008), os teores de fósforo nos grãos de linhagens eficientes no uso de P tendem a ser menores que de linhagens classificadas como ineficientes. A manutenção do desenvolvimento e metabolismo normais, ou pouco afetados, sob baixas concentrações de P nos tecidos vegetais, devem ser componentes importantes no mecanismo relacionado à eficiência de utilização de P.

O índice de colheita de P-ICP (quantidade de P nos grãos dividida pela quantidade de P total na parte aérea na planta) e o quociente de utilização de P - Q_{UTIL} (unidades de massa seca de grãos produzida por unidade de P nos grãos) são índices que compõem a eficiência de utilização interna. Foi observado que, para as progênies retrocruzadas com L3, em média, 76,36% do fósforo presente na parte aérea encontravam-se nos grãos, enquanto para as progênies retrocruzadas com L22, 74,08% do P absorvido estavam nos grãos, refletindo maior ICP das progênies retrocruzadas com a linhagem parental eficiente. Para quociente de utilização, observou-se média geral de 585,03 kg de grãos produzidos por kg de P nos grãos e foi verificado que as progênies retrocruzadas com parental eficiente apresentaram estimativas de Q_{UTIL} 5,4% maiores que as progênies cruzadas com a linhagem ineficiente (Tabela 9). Diante dos resultados, pode-se inferir que o parental eficiente (L3) proporcionou às progênies

maior capacidade de translocar o P presente da parte aérea para os grãos e também maior capacidade de produzir massa seca de grãos por unidade de P nos grãos.

3.5 Estimativa dos componentes de variância para índices de eficiência no uso do P

As estimativas dos componentes de variância para o ambiente sob baixo P estão apresentadas na Tabela 11. De forma similar ao apresentado anteriormente, a existência de variabilidade entre progênies pode ser confirmada pelas estimativas de variância genética entre RILs ($\hat{\sigma}_{g_1}^2$), para todos os índices, o intervalo de confiança apresentou limites inferiores maiores que zero ($p \leq 0,05$). As estimativas dos limites inferiores de $\hat{\sigma}_{A_1}^2$ e $\hat{\sigma}_{D_1}^2$ foram superiores a zero para todas as características, indicando que tanto os efeitos aditivos como os de dominância foram importantes para explicar a variabilidade genética entre as progênies (Tabela 11).

Para a condição de estresse por deficiência de P, as estimativas do *GMD* indicaram dominância completa para eficiência de uso de P (E_{USO}), eficiência de aquisição de P (E_{AQ}) e eficiência de utilização interna (E_{UTIL}) (Tabela 11). Esses resultados estão de acordo com o reportado por Parentoni (2008) que afirma, do ponto de vista de melhoramento, que a avaliação da eficiência de uso de P deve ser feita, preferencialmente, em cruzamento, e não em linhagens “per se”, e isto é válido tanto para as características relacionadas à eficiência de aquisição de P como aquelas relacionadas à eficiência de utilização interna de P.

A estimativa de herdabilidade, para a eficiência de uso de P, foi de alta magnitude, indicando que a maior parte da variabilidade fenotípica observada entre as progênies foi devido a causas genéticas. Entre os índices que compõem a eficiência de uso de P, a eficiência de aquisição apresentou maior estimativa de herdabilidade, mostrando, portanto, menor efeito ambiental em relação à eficiência de utilização interna. Diante dos resultados, espera-se maior ganho com seleção para as características relacionadas à eficiência de aquisição de P do que aquelas relacionadas

à eficiência de utilização interna do P.

Para a característica TPG, a estimativa do grau médio de dominância (*GMD*) indicou presença de dominância completa em seu controle genético (Tabela 11). Parentoni (2008) estudou o controle genético para a característica de eficiência de uso de P em milho tropical pela metodologia de média de gerações e encontrou relação d/a superior a 1,00 para TPG, em ambientes sob baixo P. Esse mesmo autor verificou que a dominância age no sentido de diminuir o teor de P nos grãos, o que está de acordo com o apresentado neste trabalho. A estimativa do coeficiente de herdabilidade para TPG, obtida ao nível de média de progênies, foi de baixa magnitude, indicando que, para essa característica, o efeito ambiental foi expressivo. Resultados semelhantes foram observados para quociente de utilização de P – Q_{UTIL} (Tabela 11). Diante dos resultados, programas de melhoramento de milho devem, preferencialmente, avaliar essas características em cruzamento, para explorar o efeito de heterose.

TABELA 11 Estimativas de variância entre progênies ($\hat{\sigma}_g^2$), variância da interação progênies x parentais ($\hat{\sigma}_{gp}^2$), variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$), variância genética total ($\hat{\sigma}_G^2$), variância fenotípica na média de progênies ($\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$), herdabilidade na média de progênies (\hat{h}^2) e grau médio de dominância (*GMD*), com os respectivos intervalos de confiança⁺ (entre parênteses), para os índices de eficiência no uso de P. Baixo P, Sete Lagoas, MG, 2010/2011

Parâmetro	E _{USO}	E _{AQ}	E _{UTIL}	TPG	Q _{UTIL}	ICP
$\hat{\sigma}_g^2$	3678,46	0,012	929,39	0,0040	375,23	0,0013
	3068-4536 ⁺	0,01-0,01	789-1114	0,0034-0,0047	324 - 440	0,0011-0,0015
$\hat{\sigma}_{gp}^2$	6847,79	0,021	1238,46	0,0099	1085,34	0,0005
	5720-8424	0,02-0,03	1061-1471	0,0086-0,0117	935 - 1284	0,0004-0,0005
$\hat{\sigma}_A^2$	14713,86	0,046	3717,58	0,0159	1500,94	0,0051
	12273-18145	0,041-0,062	3158-4459	0,0138-0,0187	1297 - 1760	0,0044-0,0061
$\hat{\sigma}_D^2$	6847,79	0,021	1238,46	0,0099	1085,34	0,0005
	5720-8424	0,02-0,03	1061-1471	0,0086-0,0117	935 - 1284	0,0004-0,0005

Tabela 11 Continuação

Parâmetro	E _{USO}	E _{AQ}	E _{UTIL}	TPG	Q _{UTIL}	ICP
$\hat{\sigma}_G^2$	21561,64	0,068	4956,04	0,0259	2586,27	0,0056
	18743-25124	0,06-0,08	4353-5708	0,0232-0,0290	2325 - 2901	0,0048-0,0065
$\hat{\sigma}_F^2$	4816,65	0,017	1612,76	0,0120	1135,62	0,0024
	3846-6209	0,01-0,02	1288-2079	0,0095-0,0154	907 - 1464	0,0019-0,0031
\hat{h}^2	0,76	0,68	0,58	0,33	0,33	0,52
	0,69-0,82	0,58-0,76	0,44-0,67	0,12-0,49	0,11 - 0,49	0,37-0,63
<i>GMD</i>	0,9648	0,9629	0,8163	1,1166	1,2026	0,4216
	0,838-1,11	0,836-1,108	0,7089-0,9388	0,9700-1,2843	1,045 - 1,383	0,3662-0,4849

⁺ Intervalo de confiança.

3.6 Correlações entre características

As estimativas de correlações fenotípicas (\hat{r}_F) e genéticas (\hat{r}_G) entre produtividade de grãos (PG) e eficiência de uso de P (E_{USO}) com as demais características estão apresentadas na Tabela 12. A variável E_{USO} foi obtida pela relação entre a produtividade de grãos (PG) e o teor de P no solo, portanto, as variáveis E_{USO} e PG apresentaram alta associação para o ambiente sob baixo P com estimativas de correlação fenotípica (\hat{r}_F) igual a 0,96. Esse resultado indica que a eficiência de uso de P pode ser avaliada, indiretamente, pela produtividade de grãos em ambiente sob baixo P, corroborando resultados encontrados por Parentoni (2008).

No ambiente com baixa disponibilidade de P, foram observadas correlações fenotípicas de média a baixa magnitude entre produtividade de grãos e produtividade de massa seca de palhada – MSPa (Tabela 12). As estimativas de correlações genéticas também indicam associação genética média entre PG e MSPa. Esses resultados indicam que, para essa população de milho, a avaliação do desenvolvimento da planta não foi um bom parâmetro para medir a eficiência de uso de P. O mesmo resultado foi observado para PG e AP, que apresentaram estimativas de correlações fenotípicas e genéticas de baixa magnitude para os ambientes de baixo e alto P (Tabela 12).

Correlações de média a alta magnitude e negativas foram observadas entre a variável PG e as variáveis florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF) e intervalo entre florescimento feminino e masculino (ASI), para os ambientes sob baixo e alto P (Tabela 12). Resultados semelhantes foram observados para a variável E_{USO} e as variáveis FM, FF e ASI avaliadas em baixo P. Infere-se, portanto, que plantas de milho mais precoces e com maior sincronia entre florescimento feminino e masculino apresentaram, em média, maior produtividade de grãos e maior eficiência no uso de P. Resultados apresentados por diversos autores demonstram que um menor intervalo entre florescimentos feminino e masculino proporciona maior resistência a estresses abióticos, acarretando maior produção de grãos (HERRERO; JOHNSON,

1981; PARENTONI, 2008; STRUICK; DOORGEEST; BOONMAN, 1989).

Os índices de eficiência de aquisição de P (E_{AQ}) e de eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}), que compõem a eficiência de uso de P, foram avaliados somente em ambiente sob baixo P. Foi observada correlação de alta magnitude e positiva entre o índice E_{AQ} e as variáveis PG e E_{USO} (Tabela 12), indicando que houve alta associação entre essas características. Para PG e E_{AQ} , a estimativa de correlação genética foi de 0,95 e, para E_{AQ} e E_{USO} , foi de 0,93, indicando que os genes responsáveis por aumentar a absorção de P pela planta também contribuíram para aumentar a eficiência de uso de P e, por consequência, a produtividade de grãos. Por outro lado, a eficiência de utilização interna (E_{UTIL}) apresentou correlações fenotípicas de média magnitude com PG e E_{USO} , indicando menor associação entre essas características. Contudo, observaram-se correlações genéticas de alta magnitude, principalmente entre E_{UTIL} e E_{USO} ($\hat{r}_G=0,81$), indicando que os genes responsáveis por aumentar a eficiência de utilização interna de P também contribuíram para aumentar a eficiência no uso de P pelas plantas.

A associação entre caracteres apresenta grande valor prático, visto que a seleção em um caráter poderá provocar modificações em diversos outros caracteres de valor econômico. Dentre as causas responsáveis pela correlação genética entre caracteres, têm-se o pleiotropismo e a ligação genética (RAMALHO; FERREIRA; OLIVEIRA, 2005; VENCOVSKY, 1987). O primeiro caso ocorre quando um ou mais locos afetam diversos caracteres, enquanto o segundo refere-se a blocos gênicos localizados em um mesmo cromossomo, com tendência a serem transmitidos em conjunto. A correlação entre caracteres pode ser explorada no melhoramento por meio da seleção indireta. Esta, segundo Vencovsky e Barriga (1992), pode ser efetiva quando a herdabilidade do caráter secundário é maior do que a herdabilidade do caráter primário e a correlação entre caracteres for substancial. Além disso, a característica secundária deverá ser de mais fácil avaliação.

TABELA 12 Correlações fenotípicas e genotípicas entre as características produtividade de grãos (PG) com as demais características avaliadas em baixo e alto P. Correlações fenotípicas e genotípicas entre a eficiência de uso de P (E_{USO}) com as demais características avaliadas em baixo P. Sete Lagoas, MG, 2011.

		Ambiente sob baixo P									
		FM	FF	ASI	AP	MSPa	E_{AQ}	E_{UTIL}	TPG	Q_{UTIL}	ICP
PG	\hat{r}_F	-0,66**	-0,67**	-0,56**	0,19**	0,42**	0,85**	0,56**	-0,34**	0,34**	0,49**
	\hat{r}_G	-0,71	-0,71	-0,60	0,15	0,51	0,95	0,74	-0,56	0,62	0,56
E_{USO}	\hat{r}_F	-0,63**	-0,65**	-0,55**	0,16**	0,38**	0,89**	0,60**	-0,39**	0,37**	0,49**
	\hat{r}_G	-0,69	-0,70	-0,61	0,12	0,43	0,93	0,81	-0,61	0,65	0,63
		Ambiente sob alto P									
PG	\hat{r}_F	-0,52**	-0,62**	-0,54**	0,37**	-	-	-	-	-	-
	\hat{r}_G	-0,57	-0,66	-0,61	0,43	-	-	-	-	-	-

** significativo, a 1% de probabilidade, pelo teste t. FM: dias para florescimento masculino; FF: dias para florescimento feminino; ASI: intervalo entre florescimento feminino e masculino; MSPa: massa seca de parte aérea; TPG: teor de P nos grãos; Q_{UTIL} : quociente de utilização; E_{AQ} : eficiência de aquisição de P; E_{UTIL} : eficiência de utilização interna de P; E_{USO} : eficiência no uso de P; ICP: índice de colheita de P.

4 CONCLUSÕES

A eficiência de uso de P pode ser avaliada diretamente, pela avaliação da produtividade de grãos em ambientes de baixa disponibilidade de P.

Dentre os índices que compõem a eficiência de uso de P, a eficiência de aquisição de P se mostrou mais relacionada com a eficiência de uso de P e à produtividade de grãos, indicando maior importância de mecanismos ligados à aquisição de P do que de mecanismos relacionados ao uso interno deste nutriente.

Há predomínio de dominância completa no controle genético da eficiência de uso, eficiência de aquisição de P e eficiência de utilização interna de P.

As características teor de P nos grãos e quociente de utilização apresentam dominância completa em seu controle genético, enquanto para o índice de colheita há predomínio de dominância parcial em seu controle genético.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. M. **Uso do delineamento III com marcadores moleculares para a análise genética da produção de grãos e seus componentes em milho**. 2003. 127 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2003.
- BÄNSINGER, M. et al. **Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize: from theory to practice**. Mexico: CIMMYT, 2000. 69 p.
- BARBIN, D. **Componentes de variância**. Piracicaba: FEALQ, 1993. 108 p.
- BOLANOS, J.; EDMEADES, G. O. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize: II., responses in reproductive behavior. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 31, n. 3, p. 253-268, Jan. 1993.
- BRASIL, E. C. et al. Matéria seca e acúmulo de nutrientes em genótipos de milho contrastantes quanto a aquisição de fósforo. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, n. 3, p. 704-712, maio/jun. 2007.
- BRITO, C. M. et al. Difference between breeding for nutrient use efficiency and nutrient stress tolerance. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Londrina, v. 11, n. 3, p. 270-275, Sept. 2011.
- BURDICK, R. K.; GRAYBILL, F. A. **Confidence intervals on variance components**. New York: M. Dekker, 1992. 211 p.
- CHEN, J. et al. Identification of QTLs for biomass production in maize (*Zea mays* L.) under different phosphorus levels at two sites. **Frontiers of Agriculture in China**, New York, v. 5, n. 2, p. 152-161, 2011.
- COCKERHAM, C. C.; ZENG, Z. B. Design III with marker loci. **Genetics**, Austin, v. 143, p. 1437-1456, 1996.
- COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. **Estimation of average dominance of genes**. Ames: Iowa State College, 1952. 516 p.
- FRITSCH NETTO, R. **Seleção genômica ampla e novos métodos de melhoramento do milho**. 2011. 28 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2011.
- GARDNER, C. O. et al. Dominance of genes controlling quantitative characters in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 45, p. 186-191, 1953.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHA, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. New York: Springer Science and Business, 2010. 663 p. (Handbook of Plant Breeding, 6).

HERRERO, M. P.; JOHNSON, R. R. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. **Crop Science**, Madison, v. 21, n. 1, p. 105-110, Feb. 1981.

LAFITTE, H. R.; EDMEADES, G. O. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize: I., selection criteria. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 39, n. 1, p. 1-14, Apr. 1994.

MATHER, K. Genetical considerations in the utilisation of hybrid vigour. **Journal of Heredity**, New York, v. 3, n. 1, p. 125-126, 1949.

MOLL, R. H.; KAMPRATH, E. J.; JACKSON, W. A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. **Agronomy Journal**, Madison, v. 74, n. 3, p. 562-564, Mar. 1981.

MOLL, R. H.; LINDSEY, M. F.; ROBINSON, H. F. Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. **Genetics**, Austin, v. 49, p. 411-423, 1964.

OLIVEIRA, C. A. **Microrganismos componentes da rizosfera de cultivares de milho contrastantes na eficiência de uso do fósforo**. 2007. 112 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2007.

PARENTONI, S. N. **Estimativas de efeitos gênicos de diversos caracteres relacionados à eficiência e resposta ao fósforo em milho tropical**. 2008. 207 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2008.

PARENTONI, S. N. et al. Inheritance and breeding strategies for phosphorus efficiency in tropical maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 55, n. 1, p. 1-15, 2010.

PARENTONI, S. N.; MENDES, F. F.; GUIMARÃES, L. J. M. Melhoramento para eficiência no uso de P. In: FRITSCHÉ-NETO, R.; BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2011. p. 250-255.

PARENTONI, S. N.; SOUZA JÚNIOR, C. L. Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency in tropical maize genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 7, p. 893-901, jul. 2008.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em**

genética e melhoramento de plantas. Lavras: UFLA, 2005. 322 p.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 37, n. 3, p. 182-194, dez. 2007.

RIBAULT, J. M. et al. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize: I., flowering parameters and the anthesis-silking interval. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 92, n. 7, p. 905-914, Jan. 1996.

SATTERTHWAITE, R. E. An approximate distribution of estimates of variance components. **Biometrics**, Raleigh, v. 2, p. 110-114, 1946.

SILVA, A. R. **Análise genética de caracteres quantitativos em milho com o delineamento III e marcadores moleculares.** 2002. 143 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2002.

SILVA, F. C. da. **Manual de análises químicas de solos plantas e fertilizantes.** Brasília: EMBRAPA Comunicação para Transferência de Tecnologia; Rio de Janeiro: EMBRAPA Solos; Campinas: EMBRAPA Informática, 1999. 370 p.

SOUSA, S. M. et al. Analyses of root traits and their role in phosphorus acquisition efficiency in maize. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE GENÉTICA MOLECULAR DE PLANTAS, 3., 2011, Ilhéus. **Resumos...** Ilhéus: UFBA, 2011. 1 CD-ROM.

STRUICK, P. C.; DOORGEEST, M.; BOONMAN, J. G. Environmental effects on flowering characteristics and kernel set of maize (*Zea mays* L.). **Netherlands Journal of Agricultural Science**, Wageningen, v. 34, n. 4, p. 469-484, 1989.

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. (Coord.). **Melhoramento e produção de milho no Brasil.** Piracicaba: Fundação Cargill, 1987. v. 1, p. 135-214.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica aplicada ao fitomelhoramento.** Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496 p.

WANG, X.; SHEN, J.; LIAO, H. Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops. **Plant Science**, Shannon, v. 179, n. 4, p. 302-306, Oct. 2010.

WOLF, D. P.; PETERNELLI, L. A.; HALLAUER, A. R. Estimates of genetic variance in an F2 maize population. **Journal of Heredity**, Washington, v. 91, n. 5, p. 384-391, Sept. 2000.

CAPÍTULO III QTLs para eficiência no uso de P em milho tropical

1 INTRODUÇÃO

Para desenvolver as bases de um programa de melhoramento para eficiência no uso de P, uma das etapas importantes é conhecer a genética dessa característica. Informações obtidas com uso dos marcadores moleculares têm sido utilizadas para o estudo da arquitetura genética de características quantitativas (MELCHINGER et al., 2007). O grande avanço da biotecnologia possibilitou a construção de mapas genéticos saturados e o mapeamento dos locos que controlam características quantitativas, chamados *quantitative trait loci*, ou QTL (MACKAY, 2001).

O mapeamento de QTL possibilita estimar o número de locos que controlam os caracteres quantitativos, bem como suas posições no genoma, modo de ação gênica (aditividade, dominância e epistasia), além de possibilitar a decomposição da interação genótipos por ambientes ao nível de cada QTL (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1996). Segundo Bernardo (2008), o mapeamento de QTL tem como principais objetivos aumentar o conhecimento da herança genética dos caracteres e identificar marcadores moleculares que podem ser utilizados na seleção assistida para as características de interesse.

Diversas metodologias de mapeamento de QTL foram desenvolvidas a partir do final da década de 1980 e estão bem descritas na literatura (SCHUSTER; CRUZ, 2004). Dentre os métodos propostos encontram-se o mapeamento por marca simples (THODAY, 1961), o mapeamento por intervalo - IM (LANDER; BOTSTEIN, 1989), o mapeamento por intervalo composto - CIM (JANSEN; STAM, 1994; ZENG, 1994) e o mapeamento por múltiplo intervalo - MIM (KAO; ZENG; TEASDALE, 1999).

Consideráveis avanços no entendimento sobre a arquitetura genética para eficiência no uso de P em milho têm sido obtidos, apesar das dificuldades devido ao grande número de genes envolvidos e ao pronunciado efeito ambiental. Vários resultados de mapeamento de QTLs para características relacionadas à eficiência no uso de P são apresentados na literatura (CHEN et al., 2008, 2009, 2011; LI et al., 2010; ZHANG et al., 2009; ZHU et al., 2006). Contudo, grande parte dos estudos tem focado

em características de raiz ou em produção de massa seca de parte aérea obtida em solução nutritiva ou casa de vegetação. Poucos são os trabalhos em que se avalia a produtividade de grãos em condições de baixa disponibilidade de P em campo até o final do ciclo da cultura. Por isso, este trabalho foi realizado com os objetivos de mapear QTLs para eficiência no uso de P e seus componentes em milho cultivado em condições de campo sob baixo P e mapear QTLs para produtividade de grãos em milho avaliado em ambiente sob alto e baixo P.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Mapa genético

Foram utilizadas 140 linhagens endogâmicas recombinantes (RILs), derivadas do cruzamento entre as linhagens contrastantes L3 (eficiente no uso de P) e L22 (ineficiente no uso de P). Folhas jovens das 140 RILs e dos dois parentais foram coletadas para o isolamento do DNA genômico, que foi realizado pelo método do CTAB, de acordo com Saghai-Marroof et al. (1984). Inicialmente, 332 marcadores SNPs polimórficos foram utilizados para genotipagem da população de RILs e dos dois parentais. A genotipagem foi realizada pela empresa KBioscience (www.kbioscience.co.uk). As informações sobre as sequências e a posição física dos SNPs estão disponíveis no Panzea (www.panzea.org). Posteriormente, outros 60 marcadores microsatélites (SSR) polimórficos foram utilizados para genotipagem das 140 RILs e dos dois parentais, totalizando 392 marcadores polimórficos. Os marcadores utilizados estão listados na Tabela 1A.

Para a construção do mapa genético foram utilizados os marcadores que não apresentavam desvios significativos de segregação genotípica de 1:1. Foi aplicado o teste de χ^2 com nível de significância individual de ($\alpha < 0,05$), aplicando-se a correção de Bonferroni (HOLM, 1979). O nível de significância considerando os 392 marcadores foi dado pela estatística $\alpha_T = -\exp\left(\frac{\ln(1-\alpha_E)}{M}\right) + 1$, em que α_T é o nível de significância do teste considerando os 392 marcadores; α_E é o nível de significância individual (0,05); ln é o logaritmo neperiano e M é o número de testes simples realizados, neste caso, 392 testes (392 marcadores polimórficos sem problemas de visualização dos resultados).

Pela equação anterior, verificou-se que a significância do teste foi de 0,00013 com χ^2 tabelado a 1 grau de liberdade igual a 14,64. Com base na análise de segregação, foram selecionados marcadores que apresentavam segregação de 1:1, que

foram, então, utilizados para a construção do mapa genético, utilizando-se o programa MAPMAKER/EXP versão 3.0b (LINCOLN; DALY; LANDER, 1992). Para formar os grupos de ligação, foi considerado um LOD de 3.0 e distância máxima entre marcas adjacentes de 40 cM. A função de mapeamento de Kosambi (1944) foi utilizada para converter fração de recombinação em distâncias no mapa.

2.2 Análise fenotípica

Foram avaliadas 280 progênies derivadas do retrocruzamento entre as 140 linhagens endogâmicas recombinantes com os parentais L3 e L22. As populações derivadas dos dois retrocruzamentos foram avaliadas em um ambiente sob alta e outro sob baixa disponibilidade de P.

As avaliações foram realizadas no ano agrícola de 2010/2011, em experimentos conduzidos na Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG. Devido ao número elevado de tratamentos, as progênies foram divididas em cinco experimentos, em látice retangular 7x8, com três repetições. Cada experimento foi constituído por 28 RILs retrocruzadas para ambas as linhagens parentais, totalizando 56 progênies por látice. As parcelas foram constituídas por uma linha de 4 m de comprimento com espaçamento de 80 cm entre linhas.

A adubação de plantio para o ambiente de alta disponibilidade de fósforo foi realizada com aplicação de 400 kg.ha⁻¹ do formulado 8-28-16. Para o ambiente sob baixa disponibilidade de P, a adubação de plantio consistiu na aplicação de 150 kg.ha⁻¹ do formulado 20-00-20 mais 60 kg.ha⁻¹ de cloreto de potássio. A adubação de cobertura foi realizada quando as plantas se encontravam no estágio de V6, sendo aplicados 200 kg.ha⁻¹ de ureia para os dois ambientes. A capacidade de suprimento de P foi obtida considerando-se a quantidade de P no solo de 0 a 40 cm, fornecida pela análise de solo (P disponível nas camadas de 0-20 cm e de 20-40 cm de profundidade) mais a quantidade de P suprida via fertilizante.

Foi avaliada a produtividade de grãos (kg.ha⁻¹), corrigida para umidade de 13%

e estande ideal. Para o ambiente sob baixo P, no momento da colheita dos grãos, cinco plantas, representativas de cada parcela, foram cortadas rentes ao solo e seu peso determinado (incluindo colmos, folhas e brácteas das espigas). De cada parcela, foram retiradas amostras representativas de grãos e de palhada. As amostras foram secas em estufa com ventilação forçada, a 65 °C, até peso constante, para a determinação da porcentagem matéria seca de grãos e de palhada. Posteriormente, as amostras foram moídas, homogeneizadas e retiradas alíquotas para análise. O teor de P nos grãos e na palhada foi obtido no laboratório de análises químicas de plantas da Embrapa Milho e Sorgo, pelo método espectrofotométrico do azul de molibdênio (SILVA, 1999).

Com base nos resultados de campo e de laboratório, foi possível obter os índices propostos por Moll, Kamprath e Jackson (1981), que são: eficiência de aquisição de P (E_{AQ}), eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}) e eficiência de uso de P (E_{USO}). Os cálculos para a obtenção desses índices estão detalhados no capítulo II. Esses índices de eficiência foram obtidos somente para o ambiente sob baixo P.

Foram realizadas análise de variância para todas as características e, posteriormente, foram obtidas as médias ajustadas para cada progênie de retrocruzamento, utilizando-se o PROC GLM do SAS (STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE - SAS INSTITUTE, 1999). Os resultados das análises de variância estão apresentados no capítulo II.

2.3 Mapeamento de QTL

Para a análise de mapeamento foram utilizadas as médias ajustadas dos índices de eficiência avaliados em ambiente sob baixo P e as médias ajustadas de produtividade de grãos, avaliada nos ambientes sob alto e baixo P.

O mapeamento de QTL foi realizado utilizando-se o método de mapeamento por intervalo composto (CIM) (ZENG, 1994), para os retrocruzamentos com cada parental separadamente. O modelo matemático utilizado foi

$$Y_{ij} = \mu_j + \beta_j^* x_{ij}^* + \sum_1^m \beta_r x_{ijr} + e_{ij}$$

Y_{ij} : média fenotípica da progênie i ($i = 1, 2, \dots, 140$) retrocruzada com parental j ($j=1,2$);

μ_j : média geral do retrocruzamento com parental j ;

β_j^* : efeito genético do possível QTL para o retrocruzamento com parental j .

$$x_{ij}^* : \begin{cases} 2 & \text{se o genótipo QTL for QQ} \\ 1 & \text{se o genótipo QTL for Qq} \\ 0 & \text{se o genótipo QTL for qq} \end{cases}$$

β_r : coeficiente de regressão associado ao efeito cofator r , assumindo m marcas selecionadas como cofator ($r=1, 2, \dots, m$);

x_{ijr} : variável identificadora associada ao cofator r ;

e_{ij} : resíduo do modelo.

Como o mapeamento de QTL foi realizado nos retrocruzamentos para cada parental j , os efeitos de β_j^* , estimados para cada QTL, contêm uma parte aditiva e outra de dominância. Nesse caso, para cada QTL, os efeitos aditivos e de dominância foram estimados por meio de contrastes entre os efeitos β_j^* dos QTL mapeados nos dois retrocruzamentos (BELICUAS, 2009; LEDEAUX; GRAHAM; STUBER, 2006; SCHUSTER; CRUZ, 2004).

Os efeitos aditivos (\hat{a}), para cada QTL mapeado, foram estimados pela expressão $\hat{a} = \frac{\hat{\beta}_1 + \hat{\beta}_2}{2}$, em que $\hat{\beta}_1$ é o efeito do QTL mapeado nas progênes retrocruzadas com parental 1 (L3) e $\hat{\beta}_2$ é o efeito do mesmo QTL mapeado nas progênes retrocruzadas com parental 2 (L22). Já os efeitos de dominância (\hat{d}) foram

estimados pela expressão $\hat{d} = \frac{\hat{\beta}_2 - \hat{\beta}_1}{2}$. O grau médio de dominância (*GMD*) para

cada QTL mapeado foi estimado por $GMD = \frac{|\hat{d}|}{|\hat{a}|}$.

É possível, entretanto, que QTLs sejam mapeados nas progênies de retrocruzamento para um parental e não nas progênies para o outro parental. Nesse caso, para estimar \hat{a} e \hat{d} , foram considerados os valores dos efeitos genéticos ($\hat{\beta}_j$) referentes à posição em que o QTL foi mapeado em determinado retrocruzamento.

O teste da razão de verossimilhança (LR) para a presença de QTL foi $LR = -2\ln(L_0/L_1)$, em que L_0 é a máxima verossimilhança (ML) sob a hipótese nula, que é $\hat{\beta}_j = 0$, e L_1 é a ML sob a hipótese alternativa, que é $\hat{\beta}_j \neq 0$. O valor do limite crítico da LR para o mapeamento de QTL foi de 13,8, que corresponde ao LOD de 3,00. As análises de mapeamento de QTL foram realizadas utilizando-se o programa Windows QTL Cartographer versão 2.5 (WANG; BASTENANDZ; ZENG, 2011).

A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL (R_F^2) foi estimada conforme descrito por Belícuas (2009), sendo $\hat{R}_F^2 = \hat{\sigma}_G^2 Q / \hat{\sigma}_F^2$, em que $\hat{\sigma}_F^2$ é a variância fenotípica média das progênies e $\hat{\sigma}_G^2 Q$ é a variância genética associada ao QTL Q , estimada pela expressão $\hat{\sigma}_G^2 Q = (\hat{a}^2 / 2) + (\hat{d}^2 / 4)$, sendo \hat{a} e \hat{d} as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância de cada QTL.

A interação alélica atribuída a cada QTL foi caracterizada conforme sugerido por Stuber, Eswards e Wendel (1987), como sendo aditiva (A), se $0,00 \leq GMD \leq 0,20$; dominância parcial (DP), se $0,21 \leq GMD \leq 0,80$; dominância completa (DC), se $0,81 \leq GMD \leq 1,20$ ou sobredominância (SD), se $GMD > 1,20$.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Mapeamento genético

Com base na análise de segregação dos 392 marcadores utilizados, foram selecionados 272 marcadores que apresentavam segregação de 1:1 para a construção do mapa genético. Os marcadores foram distribuídos ao longo de dez grupos de ligação, os quais representam os dez cromossomos do milho (Figuras 1 e 2). O mapa genético cobriu 1.785,657 cM, com intervalo médio de 6,56 cM entre marcas adjacentes. Os grupos de ligação apresentados neste trabalho variaram de 113,1 cM para o cromossomo 2 a 307,3 cM para o cromossomo 1, e o número de marcadores variou de 15, para o cromossomo 2 a 50, para o cromossomo 1 (Figuras 1 e 2).

3.2 Análise de QTL para os índices de eficiência ao P

Os resultados do mapeamento de QTL para as características eficiência de uso (E_{USO}), eficiência de aquisição (E_{AQ}) e eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}) estão apresentados na Tabela 1. Foram identificados 24 QTLs atuando sobre essas características. Foram observados 20 QTLs para E_{USO} e E_{AQ} , enquanto para E_{UTIL} foram identificados quatro QTLs. Observou-se que 70% dos QTLs identificados para E_{USO} colocaram-se com os QTLs para E_{AQ} . Esse resultado sugere que os QTLs envolvidos na expressão da eficiência no uso de P foram também responsáveis pela expressão da eficiência de aquisição de P em milho. Essa coincidência ocorreu, sobretudo, para os cromossomos 1, 2 e 5. Por outro lado, os QTLs identificados para a característica E_{UTIL} encontravam-se em regiões diferentes daqueles identificados para E_{USO} e E_{AQ} . Esse resultado é interessante, pois demonstra que os mecanismos genéticos envolvidos na E_{UTIL} são diferentes daqueles envolvidos na E_{AQ} , podendo haver seleção simultânea, com auxílio de marcadores moleculares, para piramidação de genes envolvidos nos mecanismos que compõem a eficiência de uso de P.

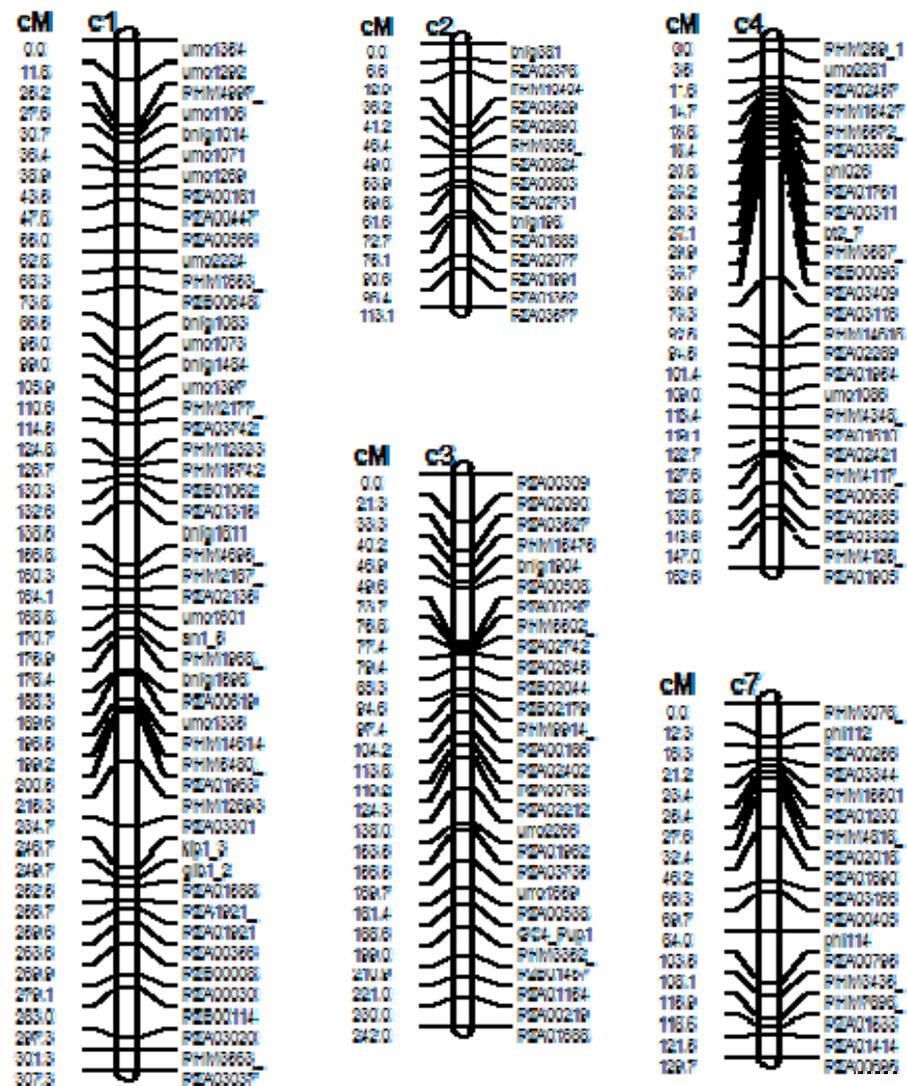


FIGURA 1 Mapa genético representando os cromossomos de 1, 2, 3, 4 e 7 do milho. Os números à esquerda dos cromossomos representam as distâncias, em cM, a partir do primeiro marcador e à direita estão representados os nomes dos marcadores SNPs e SSR.

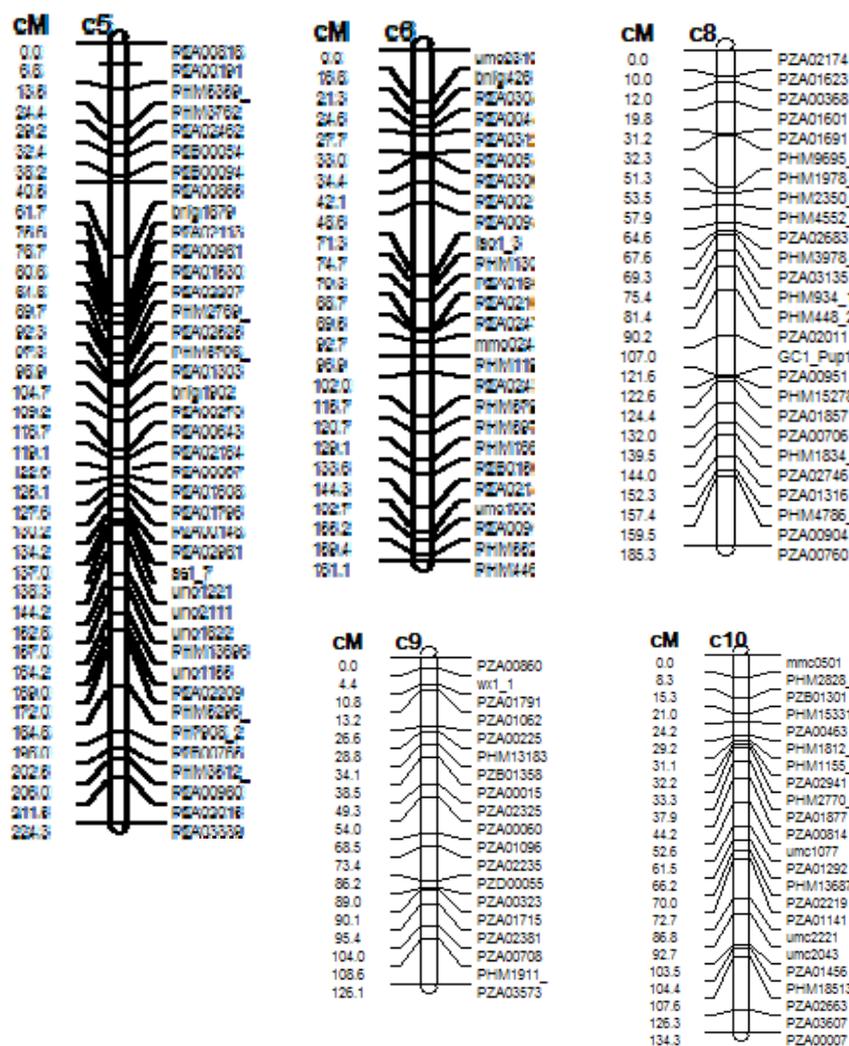


FIGURA 2 Mapa genético representando os cromossomos de 5, 6, 8, 9 e 10 do milho.

Os números à esquerda dos cromossomos representam as distâncias, em cM, a partir do primeiro marcador e à direita estão representados os nomes dos marcadores SNPs e SSR.

TABELA 1 QTLs mapeados para as características eficiência no uso de P (E_{USO}), eficiência de aquisição de P (E_{AQ}) e eficiência de utilização interna de P (E_{UTIL}). Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (LR), ação gênica aditiva (\hat{a}), dominante (\hat{d}), grau médio de dominância ($G\hat{M}D$) e proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL mapeado (\hat{R}_F^2)

QTL					Localização física		LR	\hat{a}	\hat{d}	$G\hat{M}D$	Tipo ^d	\hat{R}_F^2
	RC ^a	CR ^b	cM ^c	Marcador	em milhões de PB							
<i>Q_{EUSO-1}</i>	L3	1	256,71	PZA1921-20	258,4954-261,3139		30,74	-34,75	46,68	1,34	SD	10,3
<i>Q_{EUSO-2}</i>	L3	1	269,61	PZA00356-8	261,3139-268,3719		21,96	-37,85	32,14	0,85	DC	8,7
<i>Q_{EUSO-3}</i>	L3	2	12,61	PZA02378-7	28,3217-40,9680		13,80	-25,30	26,34	1,04	DC	4,4
<i>Q_{EUSO-4}</i>	L3	3	82,41	PZA02645-2	97,4417-144,4662		17,94	-11,77	46,28	3,93	SD	5,4
<i>Q_{EUSO-5}</i>	L22	4	97,51	PZA02289-2	180,3157-184,3739		23,54	32,07	49,00	1,53	SD	9,4
<i>Q_{EUSO-6}</i>	L3	5	132,21	PZA00148-3	160,3218-166,4684		19,53	-19,69	41,70	2,12	SD	5,6
<i>Q_{EUSO-7}</i>	L3	5	143,31	umc1221	167,8733-169,0451		16,65	-28,40	28,62	1,01	DC	5,4
<i>Q_{EUSO-8}</i>	L22	5	169,01	PZA02209-2	179,4026-180,6035		18,51	32,18	33,30	1,03	DC	6,7
<i>Q_{EUSO-9}</i>	L22	5	178,01	PHM5296-6	180,4282-186,3175		17,63	27,83	45,20	1,62	SD	7,6
<i>Q_{EUSO-10}</i>	L22	6	34,51	PZA03069-8	80,5341-91,7041		14,22	23,45	35,68	1,52	SD	5,0
<i>Q_{EAQ-1}</i>	L3	1	256,71	PZA1921-20	258,4954-261,3140		17,49	-0,0757	0,0495	0,65	DP	7,6
<i>Q_{EAQ-2}</i>	L3	1	269,91	PZB00008-1	263,6380-275,0767		20,35	-0,0835	0,0469	0,56	DP	8,8

Tabela 1 Continuação

QTL					Localização física			\hat{a}	\hat{d}	$G\hat{M}D$	Tipo ^d	\hat{R}_F^2
	RC ^a	CR ^b	cM ^c	Marcador	em milhões de PB	LR						
<i>Q_{EAQ-3}</i>	L3	2	12,91	PZA02378-7	28,3217-40,9680	14,06	-0,0632	0,0476	0,75	DP	5,6	
<i>Q_{EAQ-4}</i>	L3	5	129,61	PZA01796	158,5995-164,2302	23,98	-0,0435	0,1136	2,61	SD	9,1	
<i>Q_{EAQ-5}</i>	L3	5	143,31	umc1221	167,8733-169,0451	15,13	-0,0438	0,0865	1,97	SD	6,2	
<i>Q_{EAQ-6}</i>	L22	5	169,01	PZA02209-2	179,4026-180,6036	17,1	0,0743	0,0462	0,62	DP	8,6	
<i>Q_{EAQ-7}</i>	L22	5	182,01	PHM5296-6	180,4282-186,3176	22,9	0,0519	0,0965	1,86	SD	9,6	
<i>Q_{EAQ-8}</i>	L3	7	25,41	PZA01230-1	32,8765-68,0514	20,57	-0,0730	0,0637	0,87	DC	8,0	
<i>Q_{EAQ-9}</i>	L3	7	82,71	PZA00405-6	137,6327-149,7096	16,15	-0,0770	0,0478	0,62	DP	7,7	
<i>Q_{EAQ-10}</i>	L3	8	125,41	PZA01857-1	155,4840-159,8979	22,67	-0,0601	0,0924	1,54	SD	8,6	
<i>Q_{EUTIL-1}</i>	L3	1	30,71	bnlg1014	6,5128-7,8225	16,25	-14,56	18,42	1,27	SD	6,6	
<i>Q_{EUTIL-2}</i>	L22	1	182,41	bnlg1598	183,6475-195,4252	15,3	20,88	20,41	0,98	DC	7,4	
<i>Q_{EUTIL-3}</i>	L22	1	246,71	kip1_3	240,5742-257,4155	16,66	29,55	14,13	0,48	DP	11,2	
<i>Q_{EUTIL-4}</i>	L22	5	119,11	PZA02164-16	91,0969-145,1212	13,85	13,02	24,73	1,90	SD	5,5	

^a Retrocruzamento no qual o QTL foi identificado; ^b Cromossomo no qual está localizado o QTL; ^c posição do marcador, em centimorgans; ^d tipo de interação alélica. A: aditiva; DP: dominância parcial; DC: dominância completa; SD: sobredominância.

Para E_{USO} , foram identificados 10 QTLs distribuídos nos cromossomos 1, 2, 3, 4, 5 e 6, tendo a proporção da variação fenotípica explicada por QTL individualmente variado de 4,4%, para Q_{EUSO-3} a 10,3% para o Q_{EUSO-1} (Tabela 1). Seis QTLs foram mapeados na população proveniente do retrocruzamento com parental eficiente (L3), nos cromossomos 1, 2, 3 e 5. Para a população proveniente do retrocruzamento com parental ineficiente (L22), foram identificados outros quatro QTLs nos cromossomos 4, 5 e 6 (Tabela 1). Não foram observadas regiões de sobreposição entre os QTLs identificados para as duas populações. Verificou-se que a maioria dos QTLs identificados para E_{USO} apresentou estimativas de grau médio de dominância (GMD) maior que 1,20, indicando predomínio de sobredominância no controle genético para a eficiência no uso de P. Contudo, 40% dos QTLs apresentaram dominância completa (Tabela 1).

Os QTLs identificados no cromossomo 1, Q_{EUSO-1} e Q_{EUSO-2} , foram mapeados em regiões muito próximas, entre 258,4954 e 268,3719 milhões de pares de base. Em milho, vários trabalhos têm sido conduzidos para identificar QTLs relacionados ao desenvolvimento radicular em condições de baixo P (CHEN et al., 2008, 2009; ZHU et al., 2006; ZHU; KAEPLER; LYNCH, 2005) e QTLs importantes, afetando características de raiz, foram identificados, sobretudo no cromossomo 1, em regiões próximas aos QTLs identificados nesse trabalho. Brady et al. (2007) e Wen et al. (2005) identificaram, nessa região do cromossomo 1, genes candidatos, que estão relacionados ao comprimento de raízes laterais afetando a elongação dos pelos radiculares em condições de baixo P. Esses genes, denominados de *rth1* e *bk213*, foram mapeados, aproximadamente, nas posições de 253,9 e 277,4 milhões de pares de base, respectivamente. Esses resultados reforçam a ideia de que o desenvolvimento radicular é um importante mecanismo para aumentar a eficiência no uso de P.

Os efeitos aditivos dos QTLs, para E_{USO} , mapeados na população de retrocruzamento com parental L3, apresentaram sinal negativo, enquanto os efeitos aditivos dos QTLs mapeados na população de retrocruzamento com parental L22 apresentaram sinal positivo. Os resultados demonstraram que 60% dos QTLs foram

mapeados na população de retrocruzamento com parental eficiente (L3) e apresentaram, portanto, efeito aditivo de sinal negativo, indicando que esses QTLs foram provenientes do parental ineficiente (L22). Estes resultados estão em concordância com o relatado na literatura para várias características avaliadas em milho, como produção de grãos e seus componentes (BÉLICUAS, 2009; GARCIA et al., 2008) e para eficiência no uso de P avaliada em casa de vegetação (CHEN et al., 2008, 2009, 2011; ZHANG et al., 2009). Além disso, foi observado que os QTLs identificados para E_{USO} apresentaram efeito de dominância completa ou sobredominância. Desse modo, mesmo que o QTL para E_{USO} tenha vindo do parental ineficiente, o que favoreceu uma maior eficiência no uso de P nas progênies foi a interação entre os alelos provenientes dos dois parentais, que se traduziu em heterose, aumentando a produtividade de grãos em relação ao que seria esperado com base nos efeitos de média populacional e efeitos aditivos dos parentais. Como se verifica na Tabela 1, as estimativas dos efeitos de dominância (\hat{d}) apresentaram, em todas as situações, sinal positivo, indicando que a dominância agiu no sentido de aumentar a quantidade de grãos produzidos por unidade de P presente no solo.

Para a característica eficiência de aquisição (E_{AQ}), foram identificados dez QTLs distribuídos nos cromossomos 1, 2, 5, 7 e 8. A maioria dos QTLs foi identificada na população de retrocruzamento 1, tendo apenas dois QTLs sido identificados na população de retrocruzamento 2 (Tabela 1). A proporção da variação fenotípica explicada por QTL individualmente variou de 5,6%, para Q_{EAQ-3} a 9,6%, Q_{EAQ-7} . Os QTLs Q_{EAQ-1} , Q_{EAQ-2} , Q_{EAQ-3} , Q_{EAQ-4} , Q_{EAQ-5} , Q_{EAQ-6} e Q_{EAQ-7} foram mapeados na mesma ou em regiões muito próximas onde foram identificados os QTLs Q_{EUSO-1} , Q_{EUSO-2} , Q_{EUSO-3} , Q_{EUSO-6} , Q_{EUSO-7} , Q_{EUSO-8} e Q_{EUSO-9} para E_{USO} , uma coincidência de 70%. Esse resultado indica que os QTLs relacionados à expressão da eficiência no uso de P em milho também estão relacionados à expressão da eficiência de aquisição de P. Este é mais um indicativo de que a capacidade da planta em adquirir P dos solos tem relevante papel na eficiência no uso de P, reforçando que a E_{AQ} é um dos principais componentes da E_{USO} de P.

Observaram-se efeitos de dominância parcial para cinco QTLs, dominância completa para um QTL e sobredominância para quatro QTLs para E_{AQ} (Tabela 1). Maior efeito aditivo foi observado para o QTL Q_{EAQ-2} , apresentado uma relação de 0,0835 kg de P na planta por kg de P no solo. Esse efeito corresponde a 9% da média geral, considerando os dois retrocruzamentos. Os efeitos de dominância apresentaram sinal positivo, indicando que a dominância agiu no sentido de aumentar a quantidade de P total na planta pela quantidade de P no solo, ou seja, aumentar a capacidade da planta em adquirir o P do solo. Novamente, os QTLs Q_{EAQ-1} e Q_{EAQ-2} se localizaram em regiões próximas àquelas em que os genes *rth1* e *bk213* foram localizados. Esses resultados indicam que esses genes podem estar sendo expressos nessa população.

Para E_{UTIL} foram identificados quatro QTLs localizados nos cromossomos 1 e 5. A proporção da variação fenotípica explicada por QTL individualmente variou de 5,5% a 11,2% (Tabela 1). Verificou-se que os QTLs apresentaram efeitos de sobredominância, dominância completa e dominância parcial e, que em média, houve predomínio de dominância completa no controle genético para eficiência de utilização interna. Ao contrário do observado para E_{USO} e E_{AQ} , os efeitos aditivos para E_{UTIL} apresentaram, em sua maior parte, sinal positivo, indicando que os QTLs foram provenientes da linhagem eficiente (L3). Os efeitos de dominância apresentaram sinal positivo, indicando que a dominância agiu no sentido de aumentar a quantidade de grãos produzidos pela quantidade de P total na planta.

Os resultados do mapeamento de QTL para produtividade de grãos avaliada em ambientes sob baixo e alto P estão apresentados na Tabela 2. Um total de 23 QTLs com $LOD > 3,00$ foi identificado, tendo 10 QTLs sido identificados para o ambiente sob baixo P e 13 QTLs para o ambiente sob alto P (Tabela 2). Foram identificados sete QTLs estáveis, que se localizaram nas mesmas regiões genômicas, tanto no ambiente sob baixo P quanto no ambiente com alta disponibilidade de P. Esses QTLs foram localizados nos cromossomos 1, 2, 4 e 5 (Tabela 2). O fato de que alguns QTLs tenham sido expressos em alto ou em baixo P sugere que eles foram especificamente expressos nas diferentes condições.

Para produtividade de grãos avaliada em ambiente sob baixo P, verificou-se que a proporção da variação fenotípica explicada por QTL individualmente variou de 6,37% a 12,6% (Tabela 2). Observou-se que cerca de 70% dos QTLs identificados para PG colocalizaram-se com os QTLs identificados para E_{USO} . Esse resultado era esperado, uma vez que a variável E_{USO} tem relação direta com a produtividade de grãos.

A maior parte dos QTLs foi mapeada na população proveniente do retrocruzamento com parental eficiente (L3), tendo somente dois QTLs sido mapeados na população proveniente do retrocruzamento com parental ineficiente (L22). Não foram observados regiões de sobreposição entre os QTLs identificados para as duas populações. As estimativas de grau médio de dominância mostraram que houve predomínio de dominância parcial a dominância completa no controle genético para produtividade de grãos avaliada em condições de baixo P. Esse resultado corrobora o encontrado para análise clássica do delineamento III, mostrado no capítulo II.

Observou-se que os QTLs Q_{PG-7} e Q_{PG-9} apresentaram efeito aditivo positivo e de alta magnitude (Tabela 2). Portanto, QTLs provenientes do parental eficiente contribuíram de maneira significativa para aumentar a produtividade de grãos sob baixo P. As estimativas dos efeitos de dominância foram todas positivas, indicando que a dominância agiu no sentido de aumentar a produtividade de grãos em baixo P.

Para a produtividade de grãos avaliada no ambiente com alta disponibilidade de P, verificou-se que a proporção da variação fenotípica explicada por QTL, individualmente, variou de 6,63% a 14,54% (Tabela 2). Observou-se que 7 dos 13 QTLs identificados para PG em alto P colocalizaram-se com QTLs identificados para PG no ambiente sob baixo P. Esse resultado indica esses QTLs se expressaram tanto nos ambientes de baixo P como nos de alto P, ou seja, foram estáveis. Verificou-se que esses QTLs estáveis foram identificados nos cromossomos 1, 2, 4 e 5 e 7, nas mesmas posições, ou posições muito próximas, em que também foram mapeados QTLs para E_{USO} e E_{AQ} . Li et al. (2010) mapearam QTLs para a produção de grãos em milho em condições de alto e baixo P. Os autores identificaram 13 QTLs que explicaram entre

8% a 12% da variação fenotípica e verificaram que 3 deles foram consistentes nos diferentes ambientes de avaliação. Os autores reportaram que os três QTLs estáveis foram localizados nos cromossomo 1, 5 e 9, sendo flanqueados pelos marcadores microssatélites *umc2215–bnlg1429*, *umc1464–umc1829* e *umc1645–bnlg1839*, respectivamente. Contudo, nenhum deles se colocizou com os QTLs encontrados neste trabalho.

A maioria dos QTLs para PG avaliada em alto P foram mapeados na população proveniente do retrocruzamento com parental eficiente (L3); somente dois foram mapeados na população proveniente do retrocruzamento com parental ineficiente (L22). Não foram observados regiões de sobreposição entre os QTLs identificados para as duas populações. As estimativas de grau médio de dominância mostraram que houve predomínio de dominância completa a sobredominância no controle genético para produtividade de grãos avaliada em condições de alto P. Esse resultado mostra que os efeitos de dominância foram mais importantes no ambiente sob alto P.

Os QTLs Q_{PGAP-7} e Q_{PGAP-8} apresentaram efeito aditivo de sinal positivo e de alta magnitude (Tabela 2). Portanto, alelos provenientes do parental eficiente contribuíram de maneira significativa para aumentar a produtividade de grãos sob alto P. As estimativas dos efeitos de dominância foram todas positivas, indicando que a dominância agiu no sentido de aumentar a produtividade de grãos em alto P.

TABELA 2 QTLs mapeados para produtividade de grãos (PG). Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (LR), ação gênica aditiva (\hat{a}), dominante (\hat{d}), grau médio de dominância ($G\hat{M}D$) e proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL (\hat{R}_F^2)

QTL	RC ^a	CR ^b	cM ^c	Marcador	Localização física em		LR	\hat{a}	\hat{d}	$G\hat{M}D$	Tipo ^d	R ²
						milhões de pb						
<i>Q_{PGBP-1}</i>	L3	1	83,81	PZB00648-5	14,8989-27,5038	15,39	-256	262	1,02	DC	6,37	
<i>Q_{PGBP-2}</i>	L3	1	249,71	glb1_2	255,5780-258,4954	16,14	-359	368	1,03	DC	12,60	
<i>Q_{PGBP-3}</i>	L3	1	256,71	PZA1921-20	258,4954-261,3139	25,23	-326	315	0,97	DC	9,93	
<i>Q_{PGBP-4}</i>	L3	1	269,91	PZB00008-1	263,6380-275,0767	19,56	-332	238	0,72	DP	8,86	
<i>Q_{PGBP-5}</i>	L3	2	12,61	PZA02378-8	28,3217-40,9680	20,56	-364	258	0,71	DP	10,56	
<i>Q_{PGBP-6}</i>	L3	3	80,41	PZA02645-2	97,4417-144,4662	17,93	-169	380	2,24	SD	6,45	
<i>Q_{PGBP-7}</i>	L22	4	95,51	PZA02289-2	180,3157-184,3739	30,85	416	310	0,74	DP	14,13	
<i>Q_{PGBP-8}</i>	L3	5	122,61	PZA00067-10	112,1799-158,0324	22,31	-331	307	0,93	DC	9,99	
<i>Q_{PGBP-9}</i>	L22	5	169,01	PZA02209-2	179,4026-180,6035	16,71	408	169	0,41	DP	11,56	
<i>Q_{PGBP-10}</i>	L3	7	24,41	PHM15501-9	22,0027-46,2382	25,92	-382	254	0,67	DP	11,39	
<i>Q_{PGAP-1}</i>	L3	1	249,71	glb1_2	255,5780-258,4954	24,76	-473	711	1,50	SD	10,77	
<i>Q_{PGAP-2}</i>	L3	1	256,71	PZA1921_20	258,4954-261,3139	29,82	-402	871	2,17	SD	12,23	

Tabela 2 continuação

QTL	RC ^a	CR ^b	cM ^c	Marcador	Localização física em		LR	\hat{a}	\hat{d}	$G\hat{M}D$	Tipo ^d	R ²
					milhões de pb							
<i>Q_{PGAP-3}</i>	L3	1	269,91	PZB00008-1	263,6380-275,0767		23,16	-543	568	1,04	DC	10,32
<i>Q_{PGAP-4}</i>	L3	1	293,01	PZB00114-1	275,0767-282,0440		23.24	-417	806	1,93	SD	11,27
<i>Q_{PGAP-5}</i>	L3	2	12,91	PHM10404-8	35,0408-186,5122		18.25	-427	617	1,45	SD	8,42
<i>Q_{PGAP-6}</i>	L3	2	76,21	PZA02077-1	206,8812-220,3973		21.27	-545	619	1,14	DC	11,05
<i>Q_{PGAP-7}</i>	L22	3	147,01	umc2266	174,5507-178,2297		24.87	683	337	0,49	DP	11,83
<i>Q_{PGAP-8}</i>	L22	4	95,51	PZA02289-2	180,3157-184,3739		34.65	711	529	0,74	DP	14,57
<i>Q_{PGAP-9}</i>	L3	5	127,61	PZA01796-1	158,5994-164,2302		31.36	-675	747	1,11	DC	16,60
<i>Q_{PGAP-10}</i>	L3	7	26,41	PZA01230-1	36,3930-68,0511		16.39	-284	653	2,30	SD	6,63
<i>Q_{PGAP-11}</i>	L3	8	40,41	PHM9695-8	11,6203-21,8595		17.86	-516	638	1,24	DC	10,60
<i>Q_{PGAP-12}</i>	L3	8	79,41	PHM934-19	100,5645-133,7751		19.36	-350	693	1,98	SD	8,19
<i>Q_{PGAP-13}</i>	L3	8	126,41	PZA01857-1	155,4840-159,8979		22.46	-512	659	1,29	SD	10,82

^a Retrocruzamento em que o QTL foi identificado; ^b cromossomo no qual está localizado o QTL; ^c posição do marcador, em centimorgans; ^d tipo de interação alélica. A: aditiva; DP: dominância parcial; DC: dominância completa; SD: sobredominância. *Q_{PGBP}*: QTL mapeado em ambiente sob baixo P; *Q_{PGAP}*: QTL mapeado em ambiente sob alto P.

4 CONCLUSÕES

Foram identificados, no total, 24 QTLs para eficiência no uso de P e seus componentes em milho cultivado sob baixo P.

Há QTLs identificados para eficiência de aquisição que estão colocalizados com os QTLs identificados para eficiência no uso de P.

Os efeitos aditivos e de dominância são importantes para os índices de eficiência ao P.

As estimativas do grau médio de dominância dos QTLs indicaram que há predomínio dos efeitos de dominância completa no controle genético para os índices de eficiência ao P.

Foram identificados 10 e 13 QTLs para produtividade de grãos, avaliada em baixo e alto P, respectivamente.

Há QTLs estáveis para produtividade de grãos que se expressam tanto nos ambientes sob baixo P como nos ambientes sob alto P.

REFERÊNCIAS

- BELICUAS, P. R. **Estudo da herança dos caracteres *stay-green*, produção e seus componentes em milho utilizando o delineamento III e mapeamento de QTL.** 2009. 97 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2009.
- BERNARDO, R. Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 5, p. 1649-1664, Sept./Oct. 2008.
- BRADY, S. M. et al. Combining expression and comparative evolutionary analysis: the COBRA gene family. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 143, n. 1, p. 172-187, Jan. 2007.
- CHEN, J. et al. Identification of QTLs for biomass production in maize (*Zea mays* L.) under different phosphorus levels at two sites. **Frontiers of Agriculture in China**, New York, v. 5, n. 2, p. 152-161, 2011.
- _____. Identification of QTLs for phosphorus utilization efficiency in maize (*Zea mays* L.) across P levels. **Euphytica**, Amsterdam, v. 167, n. 2, p. 245-252, Feb. 2009.
- CHEN, J. Y. et al. QTL mapping of phosphorus efficiency and relative biologic characteristics in maize (*Zea mays* L.) at two sites. **Plant and Soil**, The Hague, v. 313, n. 1/2, p. 251-266, Apr. 2008.
- FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética.** Brasília: EMBRAPA/CENARGEM, 1996. 220 p.
- GARCIA, A. A. F. et al. Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. **Genetics**, Austin, v. 180, n. 3, p. 1707-1724, Sept. 2008.
- HOLM, S. A simple sequentially rejective multiple teste procedure. **Scandinavian Journal of Statistical**, Stockholm, v. 6, p. 65-70, 1979.
- JANSEN, R. C.; STAM, P. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. **Genetics**, Baltimore, v. 136, n. 4, p. 1447-1455, Aug. 1994.
- KAO, C. H.; ZENG, Z. B.; TEASDALE, R. D. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 152, n. 3, p. 1203-1216, July 1999.
- KOSAMBI, D. D. The estimation of map distances from recombination values. **Annals of Eugenic**, London, v. 12, p. 172-175, 1944.

LANDER, E. S.; BOTSTEIN, D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics**, Baltimore, v. 121, n. 1, p. 185-199, Mar. 1989.

LEDEAUX, J. R.; GRAHAM, G. I.; STUBER, C. W. Stability of QTL involved in heterosis in maize when mapped under several stress conditions. **Maydica**, Bergamo, v. 51, n. 1, p. 151-167, 2006.

LI, M. et al. Mapping QTLs for grain yield and yield components under high and low phosphorus treatments in maize (*Zea mays* L.). **Plant Science**, Shannon, v. 178, n. 5, p. 454-462, May 2010.

LINCOLN, S. E.; DALY, M. J.; LANDER, E. S. **Constructing genetic maps with Mapmaker Exp 3.0**. 3rd ed. Cambridge: Whitehead Institute for Biometrical Research, 1992. 230 p.

LU, Y. et al. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 120, n. 1, p. 93-115, Jan. 2009.

MACKAY, T. F. C. The genetic architecture of quantitative traits. **Annual Reviews Genetic**, Palo Alto, v. 35, p. 303-339, 2001.

MELCHINGER, A. E. et al. Quantitative genetic theory to elucidate the role of epistasis in the manifestation of heterosis. **Genetics**, Austin, v. 117, n. 3, p. 1815-1825, Nov. 2007.

MOLL, R. H.; KAMPRATH, E. J.; JACKSON, W. A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. **Agronomy Journal**, Madison, v. 74, n. 3, p. 562-564, Mar. 1981.

SAGHAI-MAROOF, M. A. et al. Ribosomal DNA spacerlength polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, London, v. 81, n. 24, p. 8014-8018, Dec. 1984.

SCHUSTER, I.; CRUZ, C. D. **Estatística genômica aplicada a populações de cruzamentos controlados**. Viçosa, MG: UFV, 2004. 568 p.

SILVA, F. C. da. **Manual de análises químicas de solos plantas e fertilizantes**. Brasília: EMBRAPA Comunicação para Transferência de Tecnologia; Rio de Janeiro: EMBRAPA Solos; Campinas: EMBRAPA Informática Agropecuária, 1999. 370 p.

STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE. **SAS procedures guide**. Version

8. Cary, 1999. Disponível em: <<http://www.uc.edu/sashtml/>>. Acesso em: 10 fev. 2012.

STUBER, C. W.; ESWARDS, M. D.; WENDEL, J. F. Molecular marker-facilities investigations of quantitative trait loci in maize: II., factors influencing yield and its components traits. **Crop Science**, Madison, v. 27, n. 4, p. 639-648, Aug. 1987.

THODAY, J. M. Location of polygenes. **Nature**, London, v. 70, n. 191, p. 368, 1961.

WANG, S.; BASTENANDZ, C. J.; ZENG, B. **WindowsQTLCartographer 2.5**. Raleigh: North Carolina State University, 2011. Disponível em: <<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>>. Acesso em: 10 dez. 2011.

WEN, T. J. et al. The *roothairless1* gene of maize encodes a homolog of *sec3*, which is involved in polar exocytosis. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 138, n. 3, p. 1637-1643, July 2005.

ZENG, Z. B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 136, n. 4, p. 1457-1468, Apr. 1994.

ZHANG, D. et al. Detection of quantitative trait loci for phosphorus deficiency tolerance at soybean seedling stage. **Euphytica**, Wageningen, v. 167, n. 3, p. 313-322, 2009.

ZHU, J. et al. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 113, n. 1, p. 1-10, Jan. 2006.

ZHU, J.; KAEPLER, S. M.; LYNCH, J. P. Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. **Plant and Soil**, The Hague, v. 270, n. 1, p. 299-310, Mar. 2005.

ANEXOS

TABELA 1A Nome dos marcadores moleculares utilizados para a confecção do mapa genético da população de 140 RILs derivadas do cruzamento entre L3 e L22. Posição nos cromossomos (Cr), em centimorgans (cM) e posição física dos marcadores, em milhões de pares de base (pb).

Cr	Marcador	Nome	Posição, em cM	Posição, em milhões de pb
1	1	umc1354	0,000	1862367
1	2	umc1292	11,805	5383706
1	3	PHM4997-11	25,196	6230096
1	4	umc1106	27,628	6512821
1	5	bnlg1014	30,692	6916793
1	6	umc1071	36,386	7822522
1	7	umc1269	38,928	7958821
1	8	PZA00181-2	43,491	8366411
1	9	PZA00447-8	47,832	9024005
1	10	PZA00566-5	55,001	9691660
1	11	umc2224	62,752	12125158
1	12	PH1653-32	68,254	14898823
1	13	PZB00648-5	73,797	17595139
1	14	bnlg1083	86,503	27503755
1	15	umc1073	94,963	32940689
1	16	bnlg1484	99,002	34967368
1	17	umc1397	105,865	39179921
1	18	PHM2177-85	110,619	41232121

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
1	19	PZA03742-1	114,527	44535423
1	20	PHM12323-17	124,830	53357797
1	21	PHM15742-6	126,711	56666110
1	22	PZB01062-3	130,287	56846728
1	23	PZA01315-1	132,589	60230382
1	24	bnlg1811	138,456	69658190
1	25	PHM4695-5	156,751	143891365
1	26	PHM2187-34	160,277	157176065
1	27	PZA02135-2x	164,094	166550294
1	28	umc1601	168,768	166628367
1	29	an1-5	170,689	175504926
1	30	PHM1968-22	175,877	183647544
1	31	bnlg1598	178,379	187763349
1	32	PZA00619-3	188,287	195425179
1	33	umc1335	189,567	196926411
1	34	PHM14614-22	196,522	205581478
1	35	PHM5480-17	199,234	212557676
1	36	PZA01963-15	200,525	212557676
1	37	PHM12693-8	215,289	223488426
1	38	PZA03301-2	234,722	240574247
1	39	kip1-3	246,706	255577993
1	40	glb1-2	249,660	257415499
1	41	PZA01588	252,473	258495441
1	42	PZA1921-20	256,662	261313627
1	43	PZA01921-19	259,566	261313982

Tabela 1 A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
1	44	PZA00356-8	263,574	263637986
1	45	PZB00008-1	269,867	268371949
1	46	PZA00030-11	279,111	275076662
1	47	PZB00114-1	282,979	275983631
1	48	PZA03020-8	297,309	282044048
1	49	PHM3563-17	301,297	284043921
1	50	PZA03037-2	307,286	285977386
2	1	bnlg381	0,000	28321707
2	2	PZA02378-7	6,557	35040818
2	3	PHM10404-8	12,850	40967991
2	4	PZA03529-1	36,227	186512251
2	5	PZA02890-4	41,183	187225134
2	6	PHM3055-9	46,361	192602324
2	7	PZA00824-2	49,004	193996904
2	8	PZA00803-3	53,920	196001003
2	9	PZA02731-1	59,756	197109533
2	10	bnlg198	61,597	197796170
2	11	PZA01885-2	72,674	206881202
2	12	PZA02077-1	75,136	206554635
2	13	PZA01991-3	90,590	220397345
2	14	PZA01352-5	96,427	226450168
2	15	PZA03577-1	113,120	233876337
3	1	PZA00309-1	0,000	1240310
3	2	PZA02090-1	21,278	4138512
3	3	PZA03527-1	33,294	5748473

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
3	4	PHM15475-27	40,167	7218902
3	5	bnlg1904	46,938	10184480
3	6	PZA00508-2	49,641	11895613
3	7	PZA00297-2	73,675	39992968
3	8	PHM5502-31	75,777	67284067
3	9	PZA02742-1	77,367	97441783
3	10	PZA02645-2	79,418	101980017
3	11	PZB02044-1	85,326	144466243
3	12	PZB02179-1	94,601	157640380
3	13	PHM9914-11	97,393	159996138
3	14	PZA00186-4	104,165	165800340
3	15	PZA02402-1	113,844	169771952
3	16	PZA00783-1	119,154	171821889
3	17	PZA02212-1	124,342	174550726
3	18	umc2266	138,034	176430504
3	19	PZA01962-12	153,488	178229838
3	20	PZA03735-1	156,522	180533618
3	21	umc1659	169,667	201170088
3	22	PZA00538-15	181,355	206889707
3	23	GC4-Pup1	188,595	-
3	24	PHM3352-21	198,993	208711875
3	25	PZB01457-1	210,935	212725801
3	26	PZA01154-1	220,967	216028207
3	27	PZA00219-7	230,004	219309085
3	28	PZA01688-3	242,031	223670423

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
4	1	PHM259-11	0,000	14326091
4	2	umc2281	3,496	17263310
4	3	PZA02457-1	11,627	29031200
4	4	PHM15427-11	14,731	33862684
4	5	PHM5572-19	16,802	35384118
4	6	PZA03385-1	18,392	37067373
4	7	phi026	20,804	36718061
4	8	PZA01751-2	23,186	37185517
4	9	PZA00311-5	25,337	-
4	10	bt2-7	27,138	66290994
4	11	PHM3587-6	29,891	59448994
4	12	PZB00093-7	33,688	122795990
4	13	PZA03409-1	36,893	128632208
4	14	PZA03116-1	73,322	166002318
4	15	PHM14618-11	92,454	180315663
4	16	PZA02289-2	94,525	180316143
4	17	PZA01954-1	101,449	184373943
4	18	umc1086	109,037	193910337
4	19	PHM4348-16	113,448	197459875
4	20	PZA01810-2	119,112	203767481
4	21	PZA02421-1	122,729	205427981
4	22	PHM4117-14	127,584	215393158
4	23	PZA00636-7	128,814	226884613
4	24	PZA02585-2	136,750	239453847
4	25	PZA03322-5	143,572	242019440

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
4	26	PHM4125-11	147,018	242313290
4	27	PZA01905-12	162,614	244087450
5	1	PZA00818-1	0,000	1047009
5	2	PZA00191-5	6,842	2123914
5	3	PHM5359-10	13,542	3376550
5	4	PHM3762-18	24,389	5917407
5	5	PZA02462-1	29,184	6820571
5	6	PZB00054-3	32,368	7086096
5	7	PZB00094-1	38,235	7946002
5	8	PZA00865-1	40,527	9279777
5	9	bnlg1879	61,709	14177634
5	10	PZA02113-1	75,617	30239292
5	11	PZA00981-3	78,741	37030384
5	12	PZA01530-1	80,812	37794716
5	13	PZA02207-1	84,811	49203492
5	14	PHM2769-43	89,747	57831576
5	15	PZA02525-1	92,339	69392049
5	16	PHM5798-39	97,285	71095193
5	17	PZA01303-1	98,866	72408251
5	18	bnlg1902	104,652	79660504
5	19	PZA00273-5	109,204	83357444
5	20	PZA00643-13	116,741	91096945
5	21	PZA02164-16	119,092	112179855
5	22	PZA00067-10	122,618	145121179
5	23	PZA01608-1	125,100	158599491

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
5	24	PZA01796-1	127,612	160321846
5	25	PZA00148-3	130,164	164230168
5	26	PZA02981-2	134,213	166468431
5	27	ae1-7	137,026	167873309
5	28	umc1221	138,326	168079082
5	29	umc2111	144,173	169045100
5	30	umc1822	152,777	173568578
5	31	PH13696-9	157,007	175367030
5	32	umc1155	164,155	179402585
5	33	PZA02209-2	168,980	180428220
5	34	PHM5296-6	172,024	180603557
5	35	PHM7908-25	184,837	191075472
5	36	PZB00765	198,046	202174585
5	37	PHM3512-186	202,468	203434263
5	38	PZA00980-1	206,014	203778507
5	39	PZA02015-11	211,465	207464707
5	40	PZA03339-2	224,278	210890886
6	1	umc2310	0,000	661868
6	2	bnlg426	16,794	16247673
6	3	PZA03047-12	21,286	20837504
6	4	PZA00440-15	24,591	22403926
6	5	PZA03120-1	27,685	57774238
6	6	PZA00543-12	33,015	80534129
6	7	PZA03069-8	34,436	81808446
6	8	PZA00214-1	42,126	91704092

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
6	9	PZA00942-2	48,551	102566000
6	10	lac1-3	71,289	120230802
6	11	PHM13020-10	74,714	124020185
6	12	PZA01884-1	79,327	132316835
6	13	PZA02187-1	88,726	139106115
6	14	PZA02478-7	89,526	141111650
6	15	mmc0241	92,711	145482042
6	16	PHM11985-27	96,931	147389036
6	17	PZA02436-1	102,008	149251173
6	18	PHM5794-13	115,722	156740198
6	19	PHM597-18	120,728	157943848
6	20	PHM16607-11	129,116	160156483
6	21	PZB01569-7	133,568	160749024
6	22	PZA02141-1	144,268	164999362
6	23	umc1653	152,677	166227872
6	24	PZA00910-1	155,209	166688213
6	25	PHM5529-7	159,368	167120728
6	26	PHM4468-13	161,059	167527305
7	1	PHM3078-12	0,000	5963009
7	2	phi112	12,334	10068500
7	3	PZA00256-27	16,262	17397414
7	4	PZA03344-2	21,188	22002659
7	5	PHM15501-9	23,380	32876504
7	6	PZA01230-1	25,361	46238189
7	7	PHM4818-15	27,552	68051404

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
7	8	PZA02018-1	32,407	86401923
7	9	PZA01690-7	46,229	123122705
7	10	PZA03166-1	66,290	137632654
7	11	PZA00405-6	69,706	138551416
7	12	phi114	84,003	149709593
7	13	PZA00795-1	103,482	159417489
7	14	PHM3435-6	108,145	160099445
7	15	PHM7898-10	115,938	161993743
7	16	PZA01533-2	118,560	162381818
7	17	PZA01414-1	121,544	163380515
7	18	PZA00695-3	129,664	165518207
8	1	PZA02174-2	0,000	4101256
8	2	PZA01623-3	9,970	5112203
8	3	PZA00368-1	12,031	5632308
8	4	PZA01601-1	19,824	8404207
8	5	PZA01691-1	31,217	11620274
8	6	PHM9695-8	32,337	12401723
8	7	PHM1978-111x	51,273	21859513
8	8	PHM2350-17	53,515	23985819
8	9	PHM4552-6	57,886	67931578
8	10	PZA02683-1	64,596	90837982
8	11	PHM3978-104	67,569	99959088
8	12	PZA03135-1	69,260	100564485
8	13	PHM934-19	75,421	116786833
8	14	PHM448-23	81,420	133775120

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
8	15	PZA02011-1	90,240	140212456
8	16	GC1-Pup1	106,956	-
8	17	PZA00951-1	121,645	154672041
8	18	PHM15278-6	122,565	155484031
8	19	PZA01857-1	124,376	156100505
8	20	PZA00706-16	132,025	159897914
8	21	PHM1834-47	139,520	162446230
8	22	PZA02746-2	143,982	163067200
8	23	PZA01316-1	152,257	164369718
8	24	PHM4786-9	157,385	164795880
8	25	PZA00904-1	159,496	165809816
8	26	PZA00760-1	185,295	171099906
9	1	PZA00860-1	0,000	18684111
9	2	wx1-1	4,401	23215033
9	3	PZA01791-2	10,796	77467426
9	4	PZA01062-1	13,238	88057320
9	5	PZA00225-8	26,640	104537847
9	6	PHM13183-12	28,831	104710976
9	7	PZB01358-1	34,060	106774837
9	8	PZA00015-5	38,522	109909820
9	9	PZA02325-4	49,327	117870773
9	10	PZA00060-2	53,981	124619423
9	11	PZA01096-1	68,451	133450713
9	12	PZA02235	73,448	132119630
9	13	PZD00055-1	86,208	142271281

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
9	14	PZA00323-3	89,021	142499873
9	15	PZA01715-1	90,101	142948545
9	16	PZA02381-1	95,411	144723067
9	17	PZA00708-3	103,963	147381231
9	18	PHM1911-173	108,597	148570003
9	19	PZA03573-1	126,053	150138200
10	1	mmc0501	0,000	5836169
10	2	PHM2828-83	8,347	6121374
10	3	PZB01301-5	15,271	9748559
10	4	PHM15331-16	21,026	10432605
10	5	PZA00463-3	24,230	13546326
10	6	PHM1812-32	29,217	47708135
10	7	PHM1155-14	31,078	62063210
10	8	PZA02941-7	32,168	71120345
10	9	PHM2770-19	33,258	72565410
10	10	PZA01877-2	37,932	77492186
10	11	PZA00814-1	44,225	87194491
10	12	umc1077	52,592	102559822
10	13	PZA01292-1	61,484	109633741
10	14	PHM13687-14	66,249	117796822
10	15	PZA02219-2	69,986	118308828
10	16	PZA01141-1	72,719	120539983
10	17	umc2221	86,799	127514254
10	18	umc2043	92,717	134551649
10	19	PZA01456-2	103,470	135928293

Tabela 1A continuação

Cr	marcador	nome	posição em cM	posição milhões de pb
10	20	PHM18513-156	104,380	136530988
10	21	PZA02663-1	107,634	137627429
10	22	PZA03607-1	126,330	141828531
10	23	PZA00007-1	134,255	144172316