

**CONTROLE GENÉTICO DO
FLORESCIMENTO EM MILHO**

JOSÉ LUIS LIMA

2006

JOSÉ LUIS LIMA

CONTROLE GENÉTICO DO FLORESCIMENTO EM MILHO

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

Orientador

Prof. Dr. João Cândido de Souza

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL
2006

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

Lima, José Luis

Controle genético do florescimento em milho / José Luis Lima. -- Lavras :
UFLA, 2006.

p. 56. : il.

Orientador: João Candido de Souza.

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. *Zea mays* L. 2. Estádios de desenvolvimento. 3. Componentes genéticos. 4.
Herdabilidade. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-633.1523

JOSE LUIS LIMA

CONTROLE GENÉTICO DO FLORESCIMENTO EM MILHO

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

APROVADA em 20 de novembro de 2006.

Dr. Cleso Antônio Patto Pacheco

EMBRAPA

Prof. Dr. Renzo Garcia Von Pinho

UFLA

Prof. Dr. João Cândido de Souza

UFLA

(Orientador)

LAVRAS

MINAS GERAIS - BRASIL

A Deus,

Por tudo de bom que tem me proporcionado,

OFEREÇO

“A crença num futuro compartilhado exige que se rejeite a alegação fundamentalista radical de que se possui a verdade inteira, dando preferência à idéia de que a vida é uma viagem em busca da verdade e que todos nós temos algo a contribuir para ela.”

(Laércio Zambolim)

Aos meus pais, Aurélio e Penha, minha irmã Gisele e a todos os meus familiares pelo apoio e incentivo,

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por Tudo!

Aos meus pais, Aurélio Luis Lima e Penha Auxiliadora Meneghelli Lima; minha irmã Gisele, e ao futuro cunhado, Tarcisio, pelo incentivo e apoio nos momentos difíceis. Sem vocês não teria chegado até aqui.

A todos os meus demais familiares, em especial aos meus avós, Mário Lima e Lucia Lani Lima, “in memóriam”, Francisco Meneghelli e Virgínia Gom Meneghelli; aos tios Aumilsoares, Vantuir, Adelmo, Alencar e Vitor; às tias Eva Maria, Lucinha, Nila, Mercês e Penha. Ainda, em especial ao tio Antonio Meneghelli, tia Solange Meneghelli e a todos os demais aqui não citados, mas que de, uma forma direta ou indireta, me apoiaram.

Ao professor João Candido de Souza, pela orientação, pela amizade, convivência e pelos ensinamentos transmitidos.

Aos membros da banca, Dr. Cleso Antônio Patto Pacheco e Professor Renzo Garcia Von Pinho, pelas valiosas sugestões para o enriquecimento deste trabalho.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA), ao Departamento de Biologia e, em especial, ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade de realização do Mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro ao longo do curso.

Ao professor Magno Antonio Patto Ramalho, pelas valiosas sugestões dadas na realização deste trabalho e aos demais professores do curso, César Brasil, João Bosco, Elaine Aparecida, Flávia Maria Avelar Gonçalves e à pesquisadora Ângela de Fátima Barbosa Abreu, pela convivência, amizade e pelos ensinamentos transmitidos durante a pós-graduação.

A minha família de Lavras, Dona Emilia, José e Rômulo, por me acolherem em sua casa, pela convivência e amizade.

Aos meus grandes amigos Juarez e José Ângelo, pela amizade sincera, companheirismo, paciência, agradável convivência durante todo o curso e, pelas valiosas contribuições na realização deste trabalho.

A minha amiga, Flavinha, e grande companheira durante os momentos difíceis na realização do mestrado, principalmente durante o processo de mudança de nível para o doutorado, muito obrigado.

Aos demais colegas do GEN: Alex, Vanessa, Aisy, Adriano, Diego, Josiane, Matheus, César Augusto, Marcelo (Jacaré), Flávio, Airton, Rafael, Helton, Livia, Francine, Marciane, Deine, Fabrício, Graciele, Eduardo e Quelen, meus sinceros agradecimentos.

Aos funcionários de campo, Leonardo e Lindolfo, pela convivência diária, amizade e auxílio nos trabalhos de campo.

Aos funcionários do DBI, Zélia, Rafaela, Ironcina e Rosângela.

À secretária de pós-graduação, Elaine Ribeiro, pela amizade, convivência e companheirismo durante todo o curso.

Enfim, a todos, meu MUITO OBRIGADO!!!

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	3
2.1 Estádios fenológicos da planta de milho.....	3
2.2 Biologia floral do milho.....	8
2.3 Influência dos fatores ambientais no desenvolvimento da planta de milho .	14
2.3.1 Temperatura.....	14
2.3.2 Umidade.....	18
2.4 Algumas alternativas utilizadas no estudo de controle genético.....	22
2.5 Controle genético do florescimento em milho.....	23
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	27
3.1 Local.....	27
3.2 Material experimental.....	27
3.3 Obtenção das gerações.....	27
3.4 Condução e avaliação do experimento.....	28
3.5 Estimativas dos componentes de média.....	31
3.6 Estimativas dos componentes de variância.....	33
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	37
5 CONCLUSÕES.....	47
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48

RESUMO

LIMA, José Luis. **Controle genético do florescimento em milho**. 2006. 56 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.*

O presente trabalho teve como objetivo estudar o controle genético do florescimento em milho. Foram utilizadas duas linhagens do programa de melhoramento de milho do Departamento de Biologia (DBI) da Universidade Federal de Lavras (UFLA). A partir dessas duas linhagens, foram obtidas as populações F_1 , F_2 , RC_1 e RC_2 . O delineamento experimental utilizado foi em blocos casualizados com duas repetições, conduzido na área experimental do DBI/UFLA, na safra 2005/06. Foram avaliadas 32 plantas do pai 1 (P_1), 27 plantas do pai 2 (P_2), 17 plantas da F_1 , 172 plantas da F_2 , 130 plantas do RC_1 e 185 plantas do RC_2 . As avaliações foram realizadas ao nível de plantas por parcela, em que foram obtidos os valores de graus-dia compreendidos entre a semeadura e o início do florescimento. Foram utilizados os componentes de média e de variância. Todos os modelos avaliados dos componentes de média apresentaram valores de R^2 próximos de 100%. Dessa forma, considerou-se o modelo simplificado, denominado aditivo dominante. Também pelos componentes de variância, o modelo envolvendo a variância aditiva, variância de dominância e variância ambiental foi suficiente para explicar o controle genético do florescimento em milho. Os resultados obtidos evidenciaram a presença de efeitos gênicos de dominância. A estimativa da herdabilidade no sentido restrito foi de 48,81%, indicando que a seleção com base no fenótipo pode ser eficiente, entretanto, apresenta considerável influência de fatores ambientais, correspondendo a 31,39% da variação total. O controle genético do florescimento na linhagens avaliadas, provavelmente, é um caráter oligogênico, sendo estimado um número médio de 9 genes. O ganho de seleção padronizada foi estimado de 5,01% para o primeiro ciclo de seleção na população F_2 .

* Comitê Orientador: João Cândido de Souza – UFLA (Orientador), Magno Antonio Patto Ramalho – UFLA (Co-Orientador).

ABSTRACT

LIMA, Jose Luis **Genetic control of maize flowering**. 2006. 56 p. Dissertation (Master in Genetics and Plant Breeding) – Federal University of Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil.*

The aim of this work was to study the genetic control of maize flowering. Two inbred lines of the maize breeding program of Biology Department (DBI) of the Federal University of Lavras (UFLA) were used. The two lines were crossed to obtain F_1 , F_2 , RC_1 e RC_2 populations. The experimental design was randomized complete blocks with two replications, led in the experimental area of DBI/UFLA, in the growing season of 2005/06. Thirty two seeds of parent 1 (P_1), 27 of parent 2 (P_2), 17 of F_1 , 172 of F_2 , 130 of RC_1 and 185 of RC_2 were sown. The plants of each plot were evaluated, using day-degrees between the sown and flowering. In this study we used means and variance components. All models of means components had R^2 values near 100% and the simple model, called additive dominant was considered. Also for the variance components the model involving the additive variance, dominance variance and environmental variance was enough to explain the genetic control of maize flowering. The results showed the presence of dominant gene effects. The heritability was 48.81%, showing that selection based on phenotype should be efficient, however, there was environmental factors, which accounted for 31.39% of the total variation. Maize flowering showed be an oligogenic character, controlled by 9 genes. The selection gain was estimated to be 5.01% for the first selection cycle in the F_2 population.

* Guidance Committee: João Candido de Souza– UFLA (Major Professor), Magno Antonio Patto Ramalho – UFLA (Co-Adviser).

1 INTRODUÇÃO

O milho tem sido cultivado em quase todo o território brasileiro. A semeadura ocorre em praticamente todos os dias do ano e nas mais diferentes condições ambientais e de manejo. Assim, para atender às necessidades dos produtores, têm sido desenvolvidas cultivares com diferentes ciclos, as quais são classificadas em três categorias principais: superprecoce, precoces e tardias (Sangoi et al., 2002).

Nestas condições, entre os diversos caracteres que estão envolvidos na escolha de uma cultivar de milho, o ciclo é de fundamental importância. Há condições em que cultivares mais tardias são as preferidas, entretanto, há várias outras em que quanto mais precoce melhor.

Embora a duração do ciclo de uma planta de milho tenha importância enorme e os melhoristas dediquem sua atenção na seleção, estudos a respeito do controle genético deste caráter não são frequentes. As informações existentes são, na maioria, obtidas em clima temperado (Hallauer & Miranda Filho, 1982; Hallauer, 1965). Sob condições tropicais, as informações são mais restritas. Em trabalho conduzido em Minas Gerais, Lopes et al. (1995) realizaram cruzamentos dialélicos com apenas quatro linhagens e concluíram que o caráter é controlado por poucos genes e, no seu controle, ocorre interação alélica aditiva e também dominante.

Na avaliação do ciclo de uma planta, é considerado como referência o número de dias da semeadura ou emergência até o início do aparecimento da inflorescência masculina e ou feminina. Como esse tempo é dependente de uma série de fatores ambientais, principalmente a temperatura, a opção que tem sido utilizada para tornar os dados comparáveis é obter a exigência térmica, ou seja, o número de graus-dia total, da semeadura ao início do florescimento (Russell &

Stuber, 1985). Inclusive, na descrição das cultivares, em muitas situações, é colocado o número de graus-dia para o início do florescimento.

Visando obter informações a respeito dos mecanismos genéticos envolvidos na soma térmica acumulada do plantio ao início do florescimento médio das plantas de milho, foi realizado o presente trabalho.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Estádios fenológicos da planta de milho

Fenologia é o ramo da ecologia que estuda os fenômenos periódicos dos seres vivos e suas relações com as condições do ambiente, tais como temperatura, luz, umidade etc. Os estádios fenológicos surgiram pela necessidade de detalhar, de maneira clara e objetiva, as etapas de desenvolvimento das plantas, permitindo melhor descrição do ciclo (Bergamaschi, 2006). Assim, o uso de uma escala baseada nas mudanças morfológicas da planta e nos eventos fisiológicos que se sucedem no ciclo de vida do milho oferece maior segurança e precisão nas ações de manejo da cultura (Fancelli, 2002).

O ciclo de vida da planta de milho pode ser dividido em uma série de estádios fenológicos (Fancelli, 2002). Em cada estágio são identificadas mudanças que os caracterizam, mas, de modo geral, pode ser dividido em duas grandes fases: vegetativa e reprodutiva (McSteen et al., 2000). A duração das fases e dos estádios de desenvolvimentos da cultura está apresentada respectivamente, nas Tabelas 1 e 2. Em cada estágio, são identificadas mudanças que os caracterizam e que são controladas por estímulos hormonais e induzidas por fatores ambientais (McSteen et al., 2000).

As fases vegetativa (V) e reprodutiva (R) são divididas em estádios (Tabela 2). A fase vegetativa inicia-se com a emergência e é denominado de VE. Os demais estádios vegetativos são designados numericamente como V1, V2, etc., até V(n), em que n representa o último estágio foliar antes do pendoamento (VT). Cada estágio vegetativo é caracterizado pelo número de folhas completamente expandidas (V1 a V18) (Ritchie et al., 2003).

TABELA 1. Fases de desenvolvimento de uma planta de milho (Adaptado de Paterniani & Viégas, citados em Malavolta e Dantas, 1987).

Semanas após semeadura	Dias	Estádios de desenvolvimento
1-2	7 - 14	• Germinação e emergência
3	21	• Surgimento das raízes primárias Possui de 5 a 6 folhas não desenroladas
4	28	• Surgimento das raízes nodais Início do desenvolvimento da inflorescência masculina e feminina
5	35	Início da formação da espiga
6-7	42 - 49	• Possui 85% das folhas formadas e desenroladas Entre 3 ^a a 4 ^a folhas mais velhas
8	56	• Emergência da inflorescência masculina e feminino
8,5-11	59 - 77	• Aparecimento dos cabelos
12-15	84 - 105	• Cessa o crescimento vegetativo Inicia-se o crescimento da espiga Acúmulo de amido
16	112	• Processo de maturação

Em condições normais de campo, as sementes de milho plantadas absorvem água, intumescem e começam a germinar. A radícula é a primeira a apresentar alongação, seguida pelo coleótilo com a plúmula fechada e as três ou quatro raízes seminais laterais (Silva et al., 2006). O estágio VE (germinação e emergência) é atingido pela rápida alongação do mesocótilo, o qual empurra o coleótilo em crescimento para a superfície do solo. O sistema radicular nodular, que corresponde ao sistema radicular definitivo do milho, é iniciado em torno do

estádio VE e o alongamento das raízes inicia-se no estágio V1, indo até o R3. Um conjunto de raízes nodulares surge em cada nó do colmo, até um total de 7 a 10 nós. O ponto de crescimento da planta de milho, nesse estágio, está localizado a cerca de 2,5 a 4,0 cm abaixo da superfície do solo e, logo acima encontra-se o mesocótilo (Silva et al., 2006).

O estágio de três folhas completamente desenvolvidas (V3) ocorre aproximadamente duas semanas após o plantio. O ponto de crescimento encontra-se abaixo do solo, possuindo pouco alongamento do colmo. Os pêlos radiculares estão crescendo a partir das raízes nodulares e o crescimento do sistema radicular seminal cessou. Todas as folhas e as inflorescências que a planta produzirá serão iniciadas nesta fase (Ritchie et al., 2003; Silva et al., 2006).

TABELA 2. Estádio vegetativo e reprodutivos de uma planta de milho

Estádios vegetativos	Estádios reprodutivos
VE- emergência	R1- florescimento
V1- primeira folha	R2- grão leitoso
V2- segunda folha	R3- grão pastoso
V3- terceira folha	R4- grão farináceo
V6- sexta folha	R5- grão farináceo-duro
V9- nona folha	R6- maturidade fisiológica
V12- décima segunda folha	
V15- décima quinta folha	
V18- décima oitava folha	
VT- pendoamento	

Fonte: adaptado de Ritchie et al. (2003).

No estágio V6, a região de crescimento encontra-se acima da superfície do solo e o colmo inicia um período de alongamento acelerado. Abaixo da superfície do solo, o sistema radicular nodular é o principal em funcionamento (Ritchie et al., 2003).

As inflorescências são facilmente visíveis no estágio V9, em que ocorre alta taxa de crescimento das inflorescências. Após o estágio V10, o tempo de aparição entre um estágio foliar e outro vai encurtando e a planta de milho inicia rápido e contínuo crescimento, com acumulação de nutrientes e massa seca, que continuarão até os estádios reprodutivos (Silva et al., 2006).

O número de óvulos em cada espiga, assim como o tamanho da espiga, é definido em V12. Pode-se considerar que, nesta fase, ocorre o período mais crítico para a produção. No estágio V12, a planta atinge cerca de 85% a 90% da área foliar e observa-se o início de desenvolvimento da raízes adventícias.

A planta de milho V15 encontra-se a, aproximadamente, 10-12 dias do florescimento, sendo o período mais importante e crucial para o desenvolvimento da planta, em termos de fixação do rendimento. Nesse estágio, os estilos-estigmas iniciam o seu crescimento nas espigas. Por volta do estágio V17, as espigas são visíveis no caule, assim como a extremidade do pendão (Silva et al., 2006).

No estágio V18 é possível observar os estilos-estigmas, os quais se encontram no interior da espiga. Nesse estágio, as raízes adventícias ou de sustentação estão em crescimento. Elas ajudam a dar suporte para a planta e a explorar as camadas superficiais do solo, em busca de água e nutrientes durante os estádios reprodutivos (Silva et al., 2006; Ritchie et al., 2003).

O estágio VT inicia-se quando o último ramo do pendão está completamente visível e os estilos-estigmas ainda não emergiram. O estágio VT começa, aproximadamente, de dois a três dias antes da emergência do cabelo. O

tempo decorrente entre VT e R1 pode variar consideravelmente, dependendo do genótipo e das condições ambientais (Silva et al., 2006).

Terminado a fase vegetativa, inicia-se a fase reprodutiva, da mesma forma que a fase vegetativa é dividida em vários estádios, os quais dizem respeito basicamente, ao desenvolvimento do grão e de suas partes, iniciando com o estádio R1 (florescimento) e encerrando com o R6 (ponto de maturação fisiológica) (Magalhães et al., 1994).

O estádio R1 começa quando qualquer estilo-estigma é visível fora da palha e ocorre a polinização. A liberação do grão de pólen pode iniciar ao amanhecer, estendendo-se até o meio-dia; em condições favoráveis, o grão de pólen pode permanecer viável por até 24 horas. Um grão de pólen leva cerca de 24 horas para descer o estilo-estigma até o óvulo, fertilizando-o, sendo essencial para a formação do grão (Silva et al., 2006; Ritchie et al., 2003).

Os grãos no estádio R2 são brancos externamente e com aspecto de uma bolha d'água. Apesar do embrião se desenvolver vagarosamente neste estádio, a radícula, o coleóptilo e as primeiras folhas embrionárias já estão formadas; a espiga está próxima de seu tamanho total ou já o atingiu e os estilos-estigmas, que já realizaram sua função, começam a secar e cair (Silva et al., 2006; Ritchie et al., 2003).

O estádio R3 inicia-se normalmente, de 18 a 22 após o florescimento, quando, os grãos apresentam coloração externa amarela e o fluido interno leitoso, devido ao acúmulo de amido. Nessa fase, o embrião cresce rapidamente e os grãos apresentam rápida acumulação de massa seca. Tal incremento ocorre devido à translocação dos fotoassimilados presentes nas folhas e no colmo para a espiga e grãos em formação (Silva et al., 2006).

Os grãos continuam se desenvolvendo rapidamente devido ao acúmulo de amido no endosperma, fazendo com que o fluido interno leitoso fique mais espesso, atingindo uma consistência de grãos farináceos, denominado estádio R4

que, normalmente, ocorre de 24 a 28 dias após o florescimento. Alguns dias antes do estágio R5, os grãos começam a ficar farináceo-duros.

No estágio R5, todos os grãos encontram-se farináceo-duros e inicia-se o processo de secagem, começando na ponta, onde uma camada branca e dura de amido se forma. Após o estágio R5, os grãos atingem seu máximo peso seco ou máximo acúmulo de matéria seca, o que, normalmente, ocorre de 55 a 65 dias após o florescimento, sendo denominado de estágio R6, correspondendo ao ponto de maturidade fisiológica. É formada uma camada preta de abscisão no grão, promovendo a paralisação total do acúmulo de massa seca nos grãos, iniciando o processo de senescência natural das folhas das plantas (Silva et al., 2006; Ritchie et al., 2003).

2.2 Biologia floral do milho

O milho (*Zea mays* L. spp *mays*) é uma espécie monóica (Figura 1), isto é, apresenta os órgãos masculinos e femininos separados, porém, na mesma planta (Goodman & Smith, 1987). Entretanto, ocorre certa autofecundação natural, sendo normalmente inferior a 5%. Este fato caracteriza o milho como uma espécie alógama, ou seja, de polinização cruzada.

Além da monoecia, a alogamia é favorecida por um mecanismo denominado de protandria que corresponde à deiscência das anteras e à dispersão de grãos de pólen dois a três dias antes da emissão dos estilos-estigmas. Este mecanismo ocorre na quase totalidade dos genótipos de milho disponíveis no mercado (Fancelli, 2002).

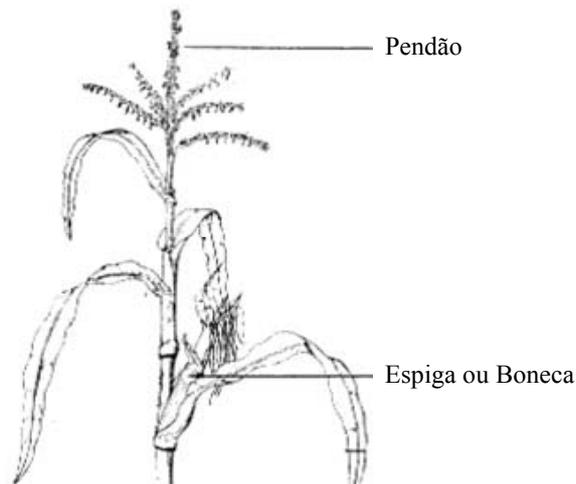


FIGURA 1. Inflorescência masculina e feminina em milho (Disponível em: <http://www.gramene.org/zea/maize_anatomy_and_taxonomy>).

A inflorescência masculina (Figura 2), chamada de pendão ou flecha, sendo do tipo panícula. Tal inflorescência é constituída de um eixo central, denominado ráquis, do qual surgem várias ramificações laterais (ramificações secundárias). De cada ramificação lateral podem surgir várias outras ramificações, denominadas terciárias. Ao longo das ramificações estão localizadas as espiguetas, dispostas aos pares, sendo uma sésil e outra pedunculada; os pares de espiguetas são arranjadas alternadamente (Viana et al., 1999).

As espiguetas possuem duas glumas, uma superior e outra inferior, que são brácteas protetoras. Internamente estão as flores, que consistem da lema e da pálea (brácteas florais), envolvendo três estames, duas lodículas e um pistilo abortado (McSteen et al., 2000).

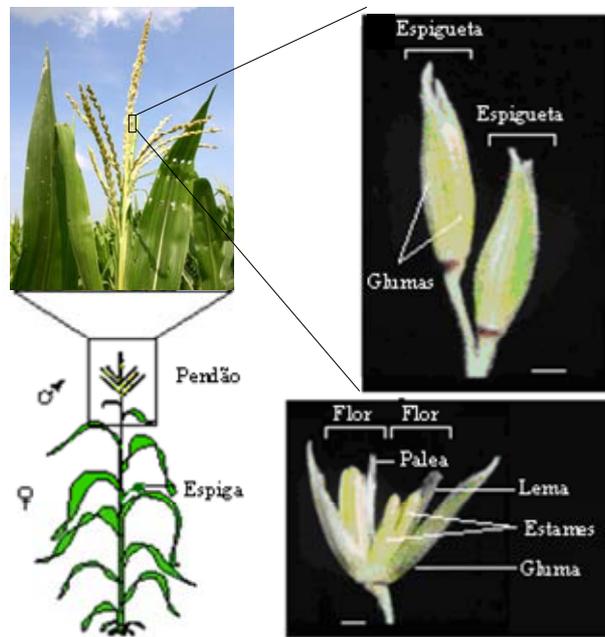


FIGURA 2. Inflorescência masculina e suas partes (Adaptado de McSteen et al., 2000).

Os grãos de pólen são produzidos na parte superior dos estames, em uma estrutura chamada antera, a partir de células especializadas denominadas microsporócitos (células meióticas). Cada microsporócito sofre duas divisões celulares; após a segunda divisão, origina quatro micrósporos, os quais, por diferenciação, irão produzir os grãos de pólen, constituindo uma estrutura celular especializada com três núcleos, um vegetativo e dois reprodutivos ou gaméticos (Ramalho et al., 2004).

Por ocasião da antese, após a abertura das espiguetas, as anteras sofrem ruptura de uma de suas extremidades, a fim de permitir a saída dos grãos de pólen. A liberação de pólen inicia-se no eixo principal do pendão, de cima para baixo. As ramificações começam a liberar pólen logo após o eixo principal. Essa

liberação pode permanecer por um período de dois a quatorze dias, porém, na maioria dos genótipos, ocorre com maior frequência de cinco a oito dias após o início da antese, com um máximo no terceiro dia (Viana et al., 1999).

Em um pendão existem milhares de anteras e cada antera é capaz de produzir, em média, 400 grãos de pólen. Kiesselbalch (1980) comenta que, na cultivar Nebraska White Price, são produzidos 25 milhões de grãos de pólen por pendão, quantidade várias vezes superior à necessária para fertilizar todos os óvulos de uma espiga. Um pendão desta cultivar produz pólen para fertilizar todos os óvulos de todas as plantas de um hectare, considerando uma densidade de 50.000 ha⁻¹.

A inflorescência feminina (Figura 3) é chamada de boneca ou espiga, a qual surge por diferenciação das gemas existentes nas axilas foliares do colmo (nos nós). A espiga é uma estrutura semelhante a um ramo lateral, com internódios mais curtos, de onde se originam as bainhas foliares (palha) e, à medida que essas surgem, uma se sobrepõe em relação às outras, envolvendo fortemente as inflorescências (Goodman & Smith, 1987).

Além da palha, as espigas são constituídas de sabugo e flores femininas. As flores femininas, ou espiguetas, são envolvidas parcialmente pelas glumas e compreendem internamente uma flor envolvida parcialmente pela lema e pálea. Cada espiguetas possui duas flores, uma pedicelada e outra séssil, mas apenas a flor superior de cada espiguetas é funcional, pois a inferior, geralmente, encontra-se atrofiada.

As espiguetas são dispostas aos pares, formando um espiral em torno do sabugo, com um alinhamento em fileiras longitudinais, fazendo com que o número de fileiras de grãos presentes na espiga, normalmente, seja um número par. Apresenta um pistilo funcional com ovário basal, único e estilo longo, podendo chegar a 45 cm de comprimento, permitindo a sua exposição através das palhas, para polinização. O conjunto formado pelos estilos-estigmas é

denominado de cabelo ou barba da espiga (Goodman & Smith, 1987). O ovário situa-se na parte basal da flor, sendo constituído da parede do ovário e do óvulo, situado internamente. O óvulo é constituído pelo funículo, integumentos, micrópila, nucela e saco embrionário. O saco embrionário é originado a partir da célula-mãe, denominada megasporócito.

Este megasporócito sofre divisão meiótica. Na primeira divisão, originam-se duas células, uma das quais irá se degenerar, formando o corpúsculo primário e a outra formará o megasporócito primário. Após a segunda divisão, serão produzidas quatro células com metade do número de cromossomos, entretanto, apenas uma delas será viável, pois as outras três células irão se degenerar. A célula viável é denominada de megásporo, que sofrerá três endomitoses, isto é, três divisões mitóticas consecutivas, sem a ocorrência de citocinese, sendo obtida no final, uma célula com oito núcleos (Ramalho et al., 2004).

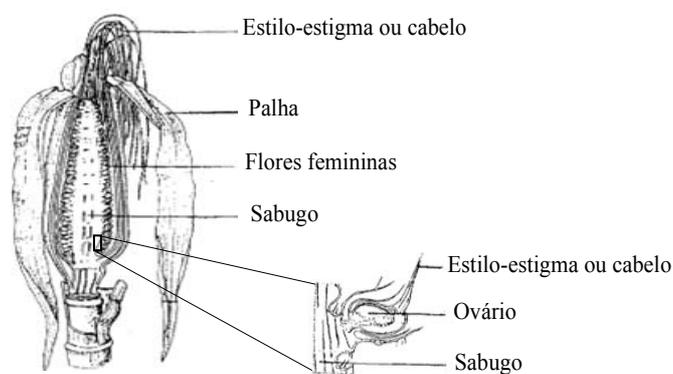


FIGURA 3. Inflorescência feminina e suas partes (Disponível em: http://www.gramene.org/zea/maize_anatomy_and_taxonomy).

Os núcleos encontram-se dentro do saco embrionário; três deles permanecerão em um dos pólos, próximo à micrópila, dois são as sinérgidas, que se degeneram e o terceiro é a oosfera. Três outros núcleos posicionam-se no pólo oposto à oosfera, formando a antípoda e os outros dois núcleos fundem-se na posição mediana da célula, dando origem ao núcleo polar (Ramalho et al., 2004).

Com o surgimento das inflorescências masculinas e femininas, diz-se que terminou a fase vegetativa e inicia-se, então, a fase reprodutiva que, normalmente, ocorre de 50 a 100 dias depois do plantio (EMBRAPA, 1996). Após o aparecimento das inflorescências ocorrem a polinização e a fertilização. Os grãos de pólen desprendem-se das anteras e são levados pelo vento até o estilo-estigma de outra planta, que estão receptivos imediatamente após a sua emergência.

A partir do momento em que o grão de pólen cai no estigma, ele adere aos pêlos do mesmo e às substâncias viscosas existentes. Em seguida, por estímulos hormonais e nutricionais, inicia-se a germinação com a emissão do tubo polínico, que penetra no interior do estilo-estigma. O tubo polínico leva, em sua extremidade, três núcleos, sendo um vegetativo, responsável pelo crescimento do mesmo e dois reprodutivos, que entram em ação no processo de fertilização (Chag & Neuffer, 1992).

O tubo polínico continua seu desenvolvimento, passando pela micrópila até atingir o saco embrionário. Então, a sua extremidade é rompida, liberando os dois núcleos reprodutivos; um deles funde-se à oosfera para formar o zigoto e o outro se funde aos núcleos polares, dando origem a uma estrutura triploide, que formará o endosperma, ocorrendo o fenômeno da dupla fertilização (Viet et al., 1993).

2.3 Influência dos fatores ambientais no desenvolvimento da planta de milho

2.3.1 Temperatura

A duração de cada estágio de desenvolvimento da planta de milho está associada ao fotoperíodo, à disponibilidade de água no solo e à temperatura. Este último é considerado um dos elementos climáticos de maior importância no crescimento e no desenvolvimento da planta, por influenciar vários processos, como crescimento do sistema radicular, absorção de água, fotossíntese, respiração e transpiração (Barbano et al., 2003; Coelho & Dale, 1980; Lozada & Angelocci, 1999).

Pode-se entender, dessa forma, que a temperatura do ar afeta o tempo cronológico dos estágios de desenvolvimento da planta de milho, sendo uma das causas de variação do número de dias no ciclo vegetativo, quando os genótipos são submetidos a diferentes condições ambientais (Berlato et al., 1984). Temperaturas baixas provocam um alongamento do ciclo e temperaturas mais elevadas determinam uma redução no ciclo da cultura, mas, com uma significativa redução na produtividade de grãos. Dessa forma, o conhecimento das exigências térmicas, desde o plantio até o ponto de maturação fisiológica, é de fundamental importância para a previsão da duração do ciclo da cultura (Gadioli et al., 2000).

Para estudos fenológicos das cultivares de milho, a duração, em dias, de cada estágio, tem se mostrado uma medida inconsistente. Isso se deve ao fato de que a duração de cada estágio de desenvolvimento da planta está associada às variações das condições ambientais e não ao número de dias. Além disso, a influência da temperatura sobre o crescimento e o desenvolvimento da planta de milho possui uma relação direta com o estágio de desenvolvimento. Para cada

processo fisiológico há uma temperatura mínima e uma máxima, abaixo e acima das quais os processos fisiológicos não se realizam e também uma temperatura ótima, sob a qual se observa maior eficiência da planta na produção de fotoassimilados (Ferraz, 1966). A temperatura ótima para a planta de milho gira em torno de 25°C a 30°C, dependendo do estágio de desenvolvimento em que a planta se encontra.

Segundo Barbano et al. (2003), Barbano et al. (2001), Gadiolo et al. (2000) e Monteith & Elston (1996), a temperatura do ar tem sido um dos elementos que apresentam maior eficiência para prever os eventos fenológicos e, para seu estudo, tem sido empregada a determinação da soma térmica de que a planta necessita para completar parte ou todo o seu ciclo.

A primeira tentativa de relacionar a fenologia das plantas com índices bioclimáticos baseados na temperatura do ar foi realizada por Reamuner, em 1735, (citado por Souza 1989), o qual chegou à conclusão de que as plantas só iriam completar seu ciclo vegetativo quando obtivessem uma determinada soma térmica, sendo esta específica para cada cultivar, independente do local onde fosse cultivada (Souza, 1989).

A soma térmica é uma medida amplamente utilizada na literatura para avaliar a duração dos diferentes estágios de desenvolvimento das plantas de milho e também empregada para classificar as cultivares quanto ao seu ciclo de vida. Ela é utilizada como sinônimo de graus-dia, unidades calóricas e acúmulo térmico, sendo definida como o acúmulo diário de energia acima da temperatura mínima e abaixo da máxima exigida pela planta, durante o período de avaliação. A temperatura mínima tolerada por uma planta de milho é de 10°C sendo chamada de temperatura limite inferior e a temperatura máxima é de 30°C, denominada de temperatura limite superior (Souza, 1989).

Os valores de graus-dia ou unidades calóricas são obtidos somando-se as unidades diárias de calor dentro de cada estágio de desenvolvimento da planta

do qual se quer obter a estimativa. O método baseia-se na premissa de que uma planta necessita de certa quantidade de energia para completar determinada fase fenológica ou, até mesmo, o seu ciclo total. Além disso, pressupõe uma relação linear entre o acréscimo de temperatura e o desenvolvimento vegetativo (Brunini et al., 1976; Dwyer & Stewart, 1986).

Dessa forma, os híbridos comerciais de milho são classificados quanto à duração da fase vegetativa. Esta classificação é baseada na exigência térmica de cada cultivar para alcançar o pendoamento-espigamento, pois corresponde ao período em que mais varia entre as cultivares. Segundo Fancelli & Dourado-Neto (2000), cultivares que necessitam de 780 a 830 unidades calóricas (UC) para atingir o florescimento são consideradas superprecoce; de 831 a 890 UC, precoces e de 891 a 1.200 UC, tardias.

Os estudos das condições climáticas permitem relacioná-las com a duração dos estádios fenológicos e a influência destes na produtividade das plantas cultivadas. Essa informação é de grande importância no processo de otimização e redução de riscos climáticos, uma vez que o conhecimento das exigências térmicas de uma cultura contribui para a previsão do ciclo da planta em função dos fatores ambientais.

Desta forma, os estádios fenológicos da cultura do milho podem ser previstos por meio do conhecimento prévio da série histórica de temperatura da localidade e da soma calórica requerida pelo material genético para atingir o ponto de maturidade fisiológica, sendo de grande interesse prático, no sentido de facilitar a adaptação das cultivares às diversas regiões (Gadioli et al., 2000). Isso possibilita a escolha adequada de genótipos em função das condições climáticas favoráveis, procurando otimizar o desempenho fisiológico, minimizando custos e maximizando rendimento de grãos. Possibilita também a escolha adequada da época de semeadura, de modo a aumentar a probabilidade de fazer coincidir os

períodos críticos da planta com as melhores condições climáticas (Berlato et al., 1984).

Nos últimos anos, um dos principais desafios da pesquisa tem sido o estudo dos fatores ambientais no desenvolvimento e na produtividade do milho no cultivo da safrinha. Estes estudos vêm sendo realizados devido à grande importância que a cultura tem assumido nesse período de plantio, o qual é realizado nos meses de janeiro a fevereiro, quase sempre depois da colheita da soja.

Nessa época de plantio, a cultura, inicialmente, é submetida a condições de excesso de chuvas e temperaturas elevadas, seguida de períodos prolongados de falta de água e de temperaturas baixas. Assim, a cultura pode sofrer restrições ao desenvolvimento vegetativo em função da região geográfica e época de semeadura (Duarte et al., 2005).

O agricultor deve estar ciente de que o sucesso na produtividade de milho está relacionado com a época de plantio, sendo de grande importância conhecer os fatores ambientais de risco que tendem a minimizá-la. Dessa forma, quanto mais eficiente for o planejamento das atividades relacionadas com a produção, maior será o sucesso com a cultura. Entretanto, é difícil estabelecer a época de plantio para uma dada região sem um conhecimento prévio das cultivares a serem plantadas e das condições ambientais do local onde se pretende desenvolvê-las (Sans et al., 2006).

Objetivando estabelecer a época e os locais adequados para o plantio de milho, o Brasil vem sendo dividido em diferentes regiões, utilizando estudos de zoneamento agrícola, onde se procura estratificar o país em unidades mais homogêneas em termos de clima, solo, relevo e vegetações naturais, indicando as épocas e os locais aptos e inaptos para o cultivo do milho (EMBRAPA, 1997; EMBRAPA, 1996).

Segundo Cruz et al. (2006), o Brasil é dividido em quatro grandes macrorregiões homogêneas de cultivo do milho, as quais diferenciam-se por fatores como altitude, latitude e clima. São elas:

1- Região subtropical, formado pelo Rio Grande do Sul, Santa Catarina, e sul do Paraná;

2- Região de transição, formada pelo norte e oeste do Paraná, sul de São Paulo, sul do Mato Grosso do Sul e sul de Minas Gerais;

3- Região tropical, formada pelas regiões centro e norte de São Paulo, Minas Gerais, Tocantins, norte do Mato Grosso do Sul, Mato Grosso oeste da Bahia, parte dos estados do Manaus e do Piauí, Rio de Janeiro e Espírito Santos;

4- Região Nordeste.

2.3.2 Umidade

A água é um dos elementos fundamentais no crescimento, desenvolvimento e reprodução das plantas, pois participa de praticamente todos os processos metabólicos. Inicialmente, a deficiência hídrica pode afetar a germinação das sementes, comprometendo o estabelecimento da cultura e o estande final. Posteriormente, o estresse hídrico poderá retardar ou, até mesmo, paralisar o crescimento vegetativo, bem como atrasar o desenvolvimento reprodutivo das plantas (Fancelli, 2002).

O efeito da falta de água associado à produção de grãos é particularmente importante em três estádios de desenvolvimento da planta de milho: na emergência das plântulas, no florescimento e na formação dos grãos. O efeito mais pronunciado do déficit hídrico na produção de grãos ocorre no período de quinze dias antes e quinze dias após o florescimento, o qual é denominado de período crítico da cultura (Durães et al., 2004).

A definição da produtividade de grãos de milho é um processo seqüencial, no qual é determinado, primeiramente, o número de espigas por plantas; em seguida, o número de grãos por espiga e, por último, a massa de grãos. Assim, a deficiência hídrica durante a sucessão desses estádios torna-se fator limitante para a obtenção do máximo da produtividade (Durães et al., 2004; Edmeades et al., 2000).

Resultados apresentados por Andrade & Brito (2000) mostram a produção de 23 genótipos de milho, em condições de estresse e sem estresse hídrico no florescimento. Ficou evidenciado que as cultivares avaliadas apresentaram significativa redução na produção quando submetidos à condição de estresse hídrico no florescimento. Alguns desses genótipos demonstram tolerância ao estresse hídrico no florescimento.

A taxa de consumo de água pela planta de milho é função de fatores ambientais associados ao genótipo, ao estágio de desenvolvimento e ao ciclo da planta. As culturas exigem uma precipitação mínima, ao longo de seu ciclo de desenvolvimento, de 350 a 500 mm, com um consumo diário de 3 mm por dia até o estágio de sete folhas, podendo chegar a 10 mm por dia, durante o florescimento (Durães et al., 2004).

Alguns estudos têm demonstrado que dois dias de estresse hídrico no período crítico podem reduzir em até 20% a produtividade e que, se este estresse permanecer por quatro a oito dias, poderá reduzir a produtividade em até 50% (Durães et al., 2004).

Em milho, o estresse hídrico, antes e durante o florescimento, causa retardamento no florescimento feminino, uma vez que o surgimento do estilo-estigma na boneca necessita de um tempo maior, em comparação ao início da liberação de pólen, devido a efeitos de competição de fitormônio e carboidratos. Por conseqüência, ocorre um aumento no intervalo entre o florescimento masculino e o feminino (Betrán et al., 2003).

O intervalo entre o florescimento masculino e o feminino é uma característica relativamente simples de ser avaliada no campo e tem-se mostrado altamente correlacionado com a produtividade de grãos sob condições de estresse hídrico (Bolanos & Edmeades, 1993; Durães et al., 2004; Struik & Makonnen, 1992).

Cárcova et al. (2000) observaram que o maior sincronismo de florescimento foi responsável por um aumento no número de grãos por espiga da ordem de 8% a 32%, dependendo do híbrido. Os resultados são concordantes com os obtidos por Freier et al. (1984), os quais concluíram que o maior sincronismo de florescimento pode promover aumentos significativos na produção de grãos.

Uma das características que se têm levado em consideração, nos vários trabalhos realizados visando tolerância à seca, é o intervalo entre o florescimento masculino e o feminino (Monneveux et al., 2006).

A fertilização tardia conduz a uma redução na produção de grãos devido ao aborto dos grãos de pólen e do óvulo (Cárcova et al., 2000). Em condições de estresse hídrico, os abortos das inflorescências femininas ocorrem devido a polinização incompleta da espiga. Mesmo em condições hídricas ideais, genótipos com grande intervalo entre o florescimento masculino e feminino apresentam produção inferior aos genótipos com maior sincronismo de florescimento. Assim, redução na produção pode estar relacionada com a falta de pólen, pois, a máxima liberação ocorre três dias após o início da antese (Cárcova & Otegui, 2001; Hall et al., 1981).

O aborto das inflorescências femininas na espiga ocorre, normalmente, durante a segunda e a terceira semana após o surgimento do estilo-estigma. Este aborto está relacionado com um aumento da taxa metabólica, provocando um gasto de energia considerável para a planta, resultando na redução da produção de grãos (Cárcova & Otegui, 2001).

O aumento no intervalo entre a liberação de pólen e a emergência do estilo-estigma, em condições de estresse, está relacionado com o surgimento de outras espigas laterais, reduzindo a produção de grãos por espiga. Dessa forma, o aumento no número de aborto das inflorescências femininas não pode ser associado diretamente ao efeito negativo do assincronismo de florescimento, mas, sim, à polinização deficiente (Cárcova & Otequi, 2001).

Em condição de estresse hídrico, pode-se pensar que a germinação do grão de pólen poderia ser dificultada, ou até mesmo ocorrer seu aborto, devido à dessecação. Entretanto, em um trabalho realizado por Westgate & Boyer (1986) concluiu-se que a dessecação do grão de pólen não é um fator limitante na produção de grãos de milho e que o desenvolvimento da inflorescência feminina é mais afetado por condições de déficit hídrico, devido à redução na taxa fotossintética e, conseqüentemente, no desenvolvimento das espigas (Westgate & Boyer, 1986).

A falta de sincronismo entre o florescimento masculino e o feminino pode estar associada à alta densidade de plantio, sendo considerada um dos fatores responsáveis pela esterilidade, pois reduz de forma acentuada a taxa de crescimento das gemas laterais, em comparação com o ponto de crescimento da planta. A utilização de altas densidades de plantio estimula uma dominância apical de natureza hormonal do pendão sobre as espigas, suprimindo o desenvolvimento das gemas axilares femininas. Isso aumenta a defasagem temporal entre o pendão e a espiga superior (Sangoi & Salvador, 1996; Sangoi & Salvador, 1997; Sangoi et al., 2001).

O aumento desse intervalo altera a taxa de transporte de fitormônios e carboidratos dentro da planta. Assim, as espigas iniciam seu desenvolvimento tardiamente, recebendo menores quantidades dessas substâncias. Desse modo, as espigas têm menor possibilidade de se tornarem funcionais e produzirem grãos, em decorrência da menor capacidade competitiva por fotoassimilados com as

demais estruturas da planta (Sangoi, 2001). O aumento na densidade de plantio ocasiona uma redução no número de grãos por plantas, devido, principalmente, ao aborto de inflorescências femininas (Otegui, 1997).

2.4 Algumas alternativas utilizadas no estudo de controle genético

Vários métodos foram desenvolvidos para o estudo de controle genético, dependendo da natureza do caráter, isto é, se são qualitativos ou quantitativos, e de acordo com a espécie estudada (autógama ou alógama). Os detalhes das metodologias utilizadas são encontrados em vários livros-texto (Cruz et al., 2004; Falconer, 1981; Mather & Jinks, 1984; Ramalho et al., 1993).

No caso do milho, têm-se utilizado com maior frequência os cruzamentos dialélicos e o método de Mather (1949). Os cruzamentos dialélicos consistem no cruzamento de n indivíduos dois a dois. Para análise das tabelas dialélicas, existem vários métodos, como o método de Griffing (1956), o método de Gardner & Eberhart (1966) e o método de Jinks & Hayman (1953). O método de Jinks & Hayman (1953) tem sido utilizado para o estudo de controle genético, o qual permite estimar a presença dos efeitos genéticos aditivos e dominantes, os componentes da variância genética e parâmetros genéticos, como as herdabilidades e o grau médio de dominância. Contudo, este método apresenta algumas restrições, como: o caráter deve apresentar ausência de epistasia, ausência de alelismo múltiplo, distribuição independente dos genes e o efeito dos tratamentos deve ser aleatório (Otubo, 1994).

No método de Mather (1949), são utilizadas as linhagens parentais contrastantes fenotipicamente para o caráter considerado. São, então, obtidas as gerações F_1 , F_2 e os retrocruzamentos, as quais são simultaneamente avaliadas com as linhagens. Outros tipos de populações também podem ser empregadas. Torna-se necessário avaliar um maior número de indivíduos nas gerações

segregantes, em torno de 100 a 200 plantas na geração F_2 ; de 50 a 150 plantas nos retrocruzamentos e, nas gerações dos pais e da F_1 , em torno de 20 a 40 plantas, pois, não se observam grandes variações dentro dessas.

Para análise dos dados, foi proposto, inicialmente por Mather (1949), um teste de escala, onde são testados alguns contrastes, como, por exemplo, se a relação entre as gerações dependia somente de efeitos aditivos e dominantes. Posteriormente, Cavalli (1952) propôs o teste de escala conjunta, na qual se testam todos os contrastes de uma só vez, permitindo, assim, estimar os componentes de média com maior precisão. Os dados obtidos com estas gerações permitem estimar os componentes de média, componentes de variância, herdabilidades, grau médio de dominância e o ganho com a seleção, utilizando o método dos quadrados mínimos.

2.5 Controle genético do florescimento em milho

Alguns trabalhos foram realizados com o objetivo de investigar o controle genético do florescimento na cultura do milho. Tais estudos têm sido importante na escolha de genitores para a produção de sementes híbridas, no desenvolvimento de cultivares de maturação precoce para uso em sistema rotacional e na introdução e na utilização de germoplasmas não adaptados (Koester et al., 1993; Lopes et al., 1995).

Para realizar o estudo de controle genético do florescimento em milho, deve ser entendido que o ciclo da cultura pode ser dividido em duas fases. A primeira, correspondendo ao período do plantio ao florescimento, denominada fase vegetativa e a segunda, do florescimento ao ponto de maturação fisiológica, denominada fase reprodutiva. Os estudos que avaliam as fases de desenvolvimento do milho têm demonstrado que o período que mais varia entre

as cultivares é a fase vegetativa, a qual pode ser medida de duas maneiras distintas. Na primeira, quando se deseja realizar a comparação entre diferentes genótipos dentro de um ambiente específico, utiliza-se o número de dias necessário para liberação de pólen, a qual promove uma simples e adequada medida dos dados de florescimento. Porém, torna-se inadequada para comparação em ambientes com diferentes condições de temperatura. Assim, uma segunda medida que pode ser empregada corresponde à soma térmica, o que a torna uma medida mais informativa e segura do tempo necessário para o florescimento (Russell & Stuber, 1985).

Como visto, o florescimento é consequência de uma transição da fase vegetativa para reprodutiva, a qual é resultante da ação de efeitos ambientais e sinais internos promovidos por genes. Segundo Colasanti et al. (1998), em milho, tal transição é realizada pelo gene indeterminado 1 (id1), localizado no cromossomo 1, próximo ao gene Bz2, que condiciona o coloração dos grãos. Usando tecnologia de marcadores moleculares, Koester et al. (1993) identificaram que o número de dias necessários para atingir o florescimento é controlado por locos de caráter quantitativo (*Quantitative Trait Loci, QTL*), situado no cromossomo 1, próximo ao centrômero. Uma outra região, que possui grande influência na expressão do caráter, encontrada por esses autores, corresponde a uma região específica do cromossomo 8, a qual contém um elemento de resposta ao fotoperíodo.

Avaliando o número de dias necessários para atingir o florescimento em quatro linhagens de milho, Lopes et al. (1995) concluíram que o caráter é controlado por, pelo menos, três genes ou blocos gênicos. Hallauer (1965) obteve em seu trabalho, que estão envolvidos de dois a quatro genes na expressão do tempo necessário para atingir o florescimento. Já no trabalho de Giesbrecht (1960), foram encontrados valores variando de dois a dezenove genes.

Em termos de efeitos gênicos envolvidos na expressão do caráter, Hallauer (1965) afirma que o caráter possui maior importância de efeitos gênicos aditivos e que a dominância possui valor igual a zero ou valor positivo muito pequeno. Resultados semelhantes foram encontrados por Giesbrecht (1960), que chegou à conclusão de que o efeito aditivo é mais importante do que o efeito da dominância parcial na expressão do tempo para o florescimento. Tais resultados são discordantes dos obtidos por Mohamed (1959), que afirma a ocorrência de dominância completa no controle do caráter.

Rood & Major (1981) concluíram que o modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar a herança do tempo de florescimento em milho e que o caráter é controlado por genes com efeitos de dominância parcial e sobredominância. É discutível a existência de sobredominância (Crow, 2000). O fato de as linhagens não serem completamente contrastantes poderia levar à conclusão de que o caráter possui efeito gênico de sobredominância. Em milho, as linhagens que possuem os alelos dominantes condicionam florescimento precoce, enquanto as linhagens com maior frequência de alelos recessivos condicionam florescimento tardio (Lopes et al., 1995).

Os resultados obtidos por Ajala (1992) mostram que tanto a ação gênica aditiva como a não aditiva foram importantes no controle genético do tempo para explicar o caráter florescimento em milho. Assim, todos esses resultados indicam que o florescimento, em milho, é um caráter quantitativo, ou seja, apresenta distribuição contínua.

As estimativas da herdabilidade no sentido restrito obtidas por Lopes et al. (1995), foram relativamente baixa (37,67%), concluindo assim, que a seleção com base no fenótipo poderia ser pouco eficaz. Este resultado está de acordo com os obtidos por Rood & Major (1981) e Warner (1952), os quais indicam que a seleção fenotípica é pouco eficiente nas condições em que foi realizado o estudo.

Giesbrecht (1960) estudou a herdabilidade do tempo de florescimento em dois anos e obteve estimativa variando de -26,6% a 75,9%. Jones (1952) obteve estimativas da herdabilidade, no intervalo de 11% a 48%. Os resultados encontrados são muito divergentes, e podem ser explicados considerando que o caráter é controlado por um grande número de genes ou blocos gênicos e que sofre grande influência do ambiente. Além disso, as estimativas da herdabilidade são influenciadas pelo método empregado e pelo material genético utilizado, entre outras.

Apesar da complexidade da herança no tempo de florescimento em milho, o desenvolvimento de cultivares com maturação precoce tem assumido grande importância nos programas de melhoramento de milho no mundo, sendo o emprego da seleção recorrente uma boa alternativa (Ajala, 1992). Tem-se observado, geralmente, que a seleção para esta característica é mais eficiente do que para a produção de grãos (Hallauer, 1965).

Conforme apresentado, há grande controvérsia nos resultados obtidos a respeito do controle genético envolvido na expressão do caráter florescimento em milho. Tal fato pode estar associado à grande diversidade genética presente dos genótipos utilizados nos vários estudos de avaliações e ao fato de ocorrer uma significativa influência do ambiente na expressão do tempo necessário para atingir o florescimento em milho.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local

O experimento foi conduzido na área experimental do Departamento de Biologia (DBI), da Universidade Federal de Lavras (UFLA), no município de Lavras, localizado na região Sul de Minas Gerais. O local apresenta altitude de 910 metros e coordenadas geográficas de 21^o58' de latitude Sul e 45^o22' de longitude Oeste.

3.2 Material experimental

Para o estudo do controle genético do caráter florescimento em milho, foram utilizadas duas linhagens do programa de melhoramento de milho do DBI/UFLA. Tais linhagens foram escolhidas por diferirem no tempo do florescimento.

3.3 Obtenção das gerações

Empregando-se os procedimentos de polinização controlada, descrita por Viana et al. (1999), foi obtida, na safra 2003/04, a geração F₁ e no ano seguinte, correspondendo à safra 2004/2005, a geração F₂ e os retrocruzamentos, RC₁ (F₁ x P₁) e RC₂ (F₁ x P₂).

3.4 Condução e avaliação do experimento

O delineamento experimental empregado foi o de blocos casualizado, com duas repetições. O plantio foi realizado no dia 8 de novembro de 2005, correspondendo à safra 2005/06. As parcelas foram constituídas de três linhas de quatro metros de comprimento para as linhagens, duas linhas de quatro metros de comprimento na geração F_1 e oito linhas de quatro metros de comprimento nas gerações F_2 , RC_1 e RC_2 . As linhas foram espaçadas de 50 cm. Foram semeadas 72 sementes do genitor 1 e do genitor 2; 48 sementes da população F_1 e 192 sementes da população F_2 e dos retrocruzamentos. Em todas as populações foi empregada uma densidade equivalente a 60.000 plantas por hectare.

O período compreendido entre a semeadura e o início do florescimento foi obtido inicialmente em dias para o florescimento masculino e o feminino, separadamente. Considerou-se a data de florescimento masculino quando as anteras iniciavam a liberação de pólen e o florescimento feminino, quando as bonecas apresentavam os primeiros estilos-estigmas visíveis. Foram obtidos valores individuais para cada planta dentro de cada população. Posteriormente, foi calculada a média do florescimento masculino e feminino.

O número de dias médios para cada planta atingir florescimento foi transformado para graus-dia. Para realizar tal transformação, foram obtidos valores diários de temperatura máxima e mínima do ar, os quais foram cedidos gentilmente pela estação climatológica da Universidade Federal de Lavras. Utilizando-se a expressão apresentada por Silva et al. (2001), foi obtido o valor de graus-dia total para cada planta avaliada dentro de cada população.

$$GD = \sum_{i=1}^n \left(\frac{T \max + T \min}{2} - Tb \right)$$

em que:

GD : valor de graus-dia para cada planta atingir o florescimento;

T_{max} : temperatura máxima diária do ar ($^{\circ}C$), em que temperaturas iguais ou maiores que $30^{\circ}C$ foram consideradas iguais a $30^{\circ}C$;

T_{min} : temperatura mínima diária do ar ($^{\circ}C$), em que temperaturas mínimas iguais ou menores que $10^{\circ}C$ foram consideradas $10^{\circ}C$;

T_b : temperatura base da cultura ($^{\circ}C$), sendo a temperatura base adotada para a cultura do milho de $10^{\circ}C$, segundo recomendação feita por Mota (1979) e utilizada por Silva et al (2001).

Esses valores foram submetidos à análise da variância (Tabela 3), utilizando-se o seguinte modelo estatístico:

$$Y_{ijk} = m + t_i + b_j + e_{(ij)} + p_{(k)ij}$$

em que:

Y_{ijk} : valor observado na planta k, do tratamento i, no bloco j;

m: média geral;

t_i : efeito do tratamento i, com i variando 1 a 6;

b_j : efeito do bloco j, com j variando de 1 a 2;

$e_{(ij)}$: erro experimental associado à observação Y_{ijk} ;

$p_{(k)ij}$: efeito da planta k dentro do bloco j que recebeu o tratamento i;

TABELA 3. Esquema da análise de variância adotada na avaliação do caráter florescimento em milho, com informação ao nível de plantas por parcela, Lavras, MG, 2005/06.

FV	GL	QM
Blocos	(r - 1)	
Tratamento	(t - 1)	Q _t
Erro	(r - 1)(t - 1)	Q _e
Dentro		Variâncias
Dentro P₁	gl ₁	$\sigma_{P_1}^2$
Dentro P₂	gl ₂	$\sigma_{P_2}^2$
Dentro F₁	gl ₃	$\sigma_{F_1}^2$
Dentro F₂	gl ₄	$\sigma_{F_2}^2$
Dentro RC₁	gl ₅	$\sigma_{RC_1}^2$
Dentro RC₂	gl ₆	$\sigma_{RC_2}^2$

em que:

r e t: número de repetições e tratamentos, respectivamente;

$\sigma_{P_1}^2$ e $\sigma_{P_2}^2$: variância fenotípica entre plantas dentro do pai 1 e 2, respectivamente;

$\sigma_{F_1}^2$, $\sigma_{F_2}^2$, $\sigma_{RC_1}^2$ e $\sigma_{RC_2}^2$: variância fenotípica entre plantas, dentro das populações F₁, F₂, RC₁ e RC₂, respectivamente;

gl₁, gl₂, gl₃, gl₄, gl₅ e gl₆: graus de liberdades associados aos pais 1 e 2 e as gerações F₁, F₂, RC₁ e RC₂, respectivamente.

3.5 Estimativas dos componentes de média

Foram obtidas as estimativas dos componentes de média, empregando-se o método dos quadrados mínimos ponderados (Rowe & Alexandre, 1980; Mather e Jinks, 1984). Conforme a seguinte expressão:

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

em que:

$\hat{\beta}$: vetor dos parâmetros;

$$\hat{\beta} = \begin{pmatrix} \hat{m} \\ \hat{a} \\ \hat{d} \\ \hat{i} \\ \hat{j} \\ \hat{l} \end{pmatrix}$$

C : matriz do modelo;

$$C = \begin{array}{c} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \begin{array}{cccccc} m & a & d & i & j & l \\ \hline P_1 & 1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ P_2 & 1 & -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ F_1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ F_2 & 1 & 0 & 1/2 & 0 & 0 & 1/4 \\ RC_1 & 1 & 1/2 & 1/2 & 1/4 & 1/4 & 1/4 \\ RC_2 & 1 & -1/2 & 1/2 & 1/4 & -1/4 & 1/4 \end{array}$$

N : matriz do número de plantas avaliadas;

$$N = \begin{vmatrix} n_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & n_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & n_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & n_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & n_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_6 \end{vmatrix}$$

Sendo n_1, n_2, n_3, n_4, n_5 e n_6 o número de plantas do pai 1, pai 2, F_1, F_2, RC_1 e RC_2 , respectivamente.

S : matriz das variâncias associadas às gerações;

$$S = \begin{vmatrix} \sigma_{P_1}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_{P_2}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_{F_1}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{F_2}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_{RC_1}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_{RC_2}^2 \end{vmatrix}$$

Y : vetor dos valores médios observados;

$$Y = \begin{vmatrix} \bar{P}_1 \\ \bar{P}_2 \\ \bar{F}_1 \\ \bar{F}_2 \\ \overline{RC_1} \\ \overline{RC_2} \end{vmatrix}$$

Em que, $\overline{P}_1, \overline{P}_2, \overline{F}_1, \overline{F}_2, \overline{RC}_1$ e \overline{RC}_2 correspondem à média do pai 1, pai 2, F₁, F₂, RC₁ e RC₂, respectivamente.

Para resolver o presente sistema, foi utilizando o aplicativo computacional Mapgen (Ferreira & Zambalde, 1997).

3.6 Estimativas dos componentes de variância

Estimaram-se também os componentes da variância, utilizando-se o método dos quadrados mínimos ponderados iterativo, utilizando a seguinte expressão:

$$\hat{\beta} = (C'NC)^{-1}(C'NY)$$

em que:

$\hat{\beta}$: é o vetor dos parâmetros;

$$\hat{\beta} = \begin{vmatrix} \hat{\sigma}_A^2 \\ \hat{\sigma}_D^2 \\ \hat{\sigma}_e^2 \end{vmatrix}$$

C : é a matriz do modelo;

$$C = \begin{array}{c} P_1 \\ P_2 \\ F_1 \\ F_2 \\ RC'_s \end{array} \begin{vmatrix} \sigma_A^2 & \sigma_D^2 & \sigma_e^2 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \\ 1 & 2 & 2 \end{vmatrix}$$

N : matriz dos graus de liberdades associados a cada população;

$$N = \begin{vmatrix} gl_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & gl_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & gl_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & gl_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & gl_5 + gl_6 \end{vmatrix}$$

Y : vetor das variâncias observadas dentro de cada população;

$$Y = \begin{vmatrix} \sigma_{P_1} \\ \sigma_{P_2} \\ \sigma_{F_1} \\ \sigma_{F_2} \\ \sigma_{RC'_s} \end{vmatrix}$$

O sistema foi resolvido utilizando o programa computacional Mapgen (Ferreira & Zambalde, 1997).

Foram obtidas as estimativas da herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) e restrito (\hat{h}_r^2), com os respectivos erros associados, utilizando-se as expressões apresentadas por Ramalho et al (1993):

$$\hat{h}_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2}{\hat{\sigma}_{F_2}^2}$$

$$\hat{h}_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{F_2}^2}$$

$$s(\hat{h}_a^2) = \left\{ \left(\frac{2}{9} \right) \left[\left(\frac{1}{(\sigma_{F_2}^2)^2} \right) \left(\frac{(\sigma_{P_1}^2)^2}{n_1 + 2} + \frac{(\sigma_{P_2}^2)^2}{n_2 + 2} + \frac{(\sigma_{F_1}^2)^2}{n_2 + 2} \right) + \left(\frac{1}{n_4 + 2} \right) (3 - \hat{h}_a^2) \right] \right\}^{\frac{1}{2}}$$

$$s(\hat{h}_r^2) = \left\{ 2 \left[\left(\frac{1}{(\sigma_{F_2}^2)^2} \right) \left(\frac{(\sigma_{RC_1}^2)^2}{n_5 + 2} + \frac{(\sigma_{RC_2}^2)^2}{n_6 + 2} \right) + \left(\frac{1}{n_4 + 2} \right) (2 - \hat{h}_r^2) \right] \right\}^{\frac{1}{2}}$$

Foi estimado o grau médio de dominância $\left(\hat{gmd} \right)$, de acordo com Ramalho et al (1993), utilizando-se a seguinte expressão:

$$\hat{gmd} = \sqrt{\frac{2\hat{\sigma}_D^2}{\hat{\sigma}_A^2}}$$

Estimou-se o número de genes (k) envolvidos controle do caráter, pela expressão proposta por Burton (1951), utilizando-se a seguinte expressão:

$$k = \frac{\frac{1}{4} \left(\frac{3}{4} - \mu + \mu^2 \right) D^2}{\sigma_{F_2}^2 - \sigma_e^2}$$

em que:

$$\mu = \frac{\left(\frac{4.\overline{F_2} - 3.\overline{P_1} - \overline{P_2}}{2} \right)}{\overline{P_2} - \overline{P_1}}$$

$$D = \overline{P_2} - \overline{P_1}$$

$\overline{P_1}$, $\overline{P_2}$ e $\overline{F_2}$ corresponde à média do pai 1, pai 2 e da geração F_2 , respectivamente.

Foi estimado o ganho com a seleção, adotando-se a seguinte expressão.

$$GS = i \cdot \hat{h}_r^2 \cdot \sqrt{\sigma_{F_2}^2}$$

em que:

i : é a intensidade de seleção padronizada;

$\sigma_{F_2}^2$: variância fenotípica entre plantas da geração F_2 .

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

O número de indivíduos empregados em cada população e as suas respectivas médias em graus-dia encontram-se na Tabela 4. O número de indivíduos utilizados para representar cada população foi de acordo com o que é utilizado em trabalhos dessa natureza (Aguiar, 1999; Martins Filho, 2002).

Analisando-se as médias dos genitores (Tabela 4), pode-se observar que o pai 1 foi o mais precoce, com uma exigência térmica de 924,13 graus-dia, acumulados no período compreendido entre a semeadura e o início do florescimento.

A diferença entre as médias dos dois genitores foi de 86,36 graus-dia. Este valor é equivalente a uma diferença de tempo para atingir o florescimento de, aproximadamente, 7 dias. Comparando-se com as linhagens utilizadas para investigar o controle genético do florescimento de milho em outros trabalhos, pode-se considerar uma diferença expressiva. No trabalho de Lopes et al. (1995), as linhagens diferiam entre 5 a 10 dias no tempo para o florescimento e no trabalho de Hallauer (1965) diferiam em torno de 10 dias.

TABELA 4. Número de indivíduos avaliados em cada população, com as médias em graus-dia, obtidos na safra 2005/06, em Lavras, MG.

População	Número de indivíduos	Média
P₁	32	924,13
P₂	27	1010,49
F₁	17	838,29
F₂	172	849,67
RC₁	130	865,85
RC₂	185	877,08

É questionável que as médias da F_1 e das gerações segregantes tenham sido inferiores a ambos os genitores (Tabela 4). Uma das explicações é que as linhagens demoraram um pouco mais para emergir, sementes com menor vigor, e isso contribuiu para o aumento na exigência calórica até o início do florescimento. Questionando-se este fato, verificou-se que esta diferença está associada diretamente aos efeitos da depressão por endogamia. Segundo Hallauer (1990), tal fenômeno é responsável por um aumento no ciclo vegetativo da planta de milho, na ordem de 6,8%. Outra possível explicação é a ocorrência de dominância no sentido de reduzir o tempo necessário para o início do florescimento, como será comentado posteriormente. Isso também pode ter ocorrido pelo fato de as linhagens não serem completamente contrastantes.

O resumo da análise de variância para o caráter florescimento em milho encontra-se na Tabela 5. Pode-se verificar que o efeito da fonte de variação tratamento foi significativo ($P < 0,05$), de acordo com o teste de F, indicando que houve diferenças nas exigências térmicas entre as diferentes populações avaliadas para atingir o florescimento. A significância da fonte de variação tratamento pode ser confirmada pelos valores médios de graus-dia para as diferentes populações apresentados na Tabela 4.

É oportuno comentar o valor do coeficiente de variação (CV), o qual, segundo Pimentel Gomes (1990), mede a precisão experimental. I. No presente trabalho, a estimativa do coeficiente de variação foi de 4,99% (Tabela 5), valor esse semelhante aos obtidos por Araújo (2002) e Bignotto (2002), quando avaliaram também o florescimento em milho. Deve-se considerar que o valor do CV é dependente do caráter avaliado, da média observada do caráter no experimento, do delineamento experimental utilizado e do erro experimental.

TABELA 5. Resumo da análise de variância para o caráter florescimento em milho (graus-dia), com informação ao nível de plantas por parcela, avaliado na safra 2005/06, em Lavras, MG.

FV	GL	SQ	QM
Blocos	1	35134,45	
Tratamentos	5	734208,31	146841,7*
Erro	5	84150,77	16830,15
Dentro	551	1045338,8	1897,16
Dentro P₁	30	20589,6	686,32
Dentro P₂	25	19583,25	783,33
Dentro F₁	15	13747,5	916,5
Dentro F₂	170	418174,5	2459,85
Dentro RC₁	128	255732,48	1997,91
Dentro RC₂	183	314964,96	1721,12
Total	562	1898832,4	
CV(%)	4,99		
Média	872,78		

*significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F.

Em termos de variância, as quais correspondem aos quadrados médios dentro das populações (Tabela 5), pode-se observar que as gerações dos genitores (P₁ e P₂) e da F₁ apresentaram os menores valores. Esses menores valores ocorrem devido ao fato de as variações entre plantas dentro dessas gerações serem somente ambientais (σ_e^2). Isso ocorre porque as plantas dentro das respectivas gerações possuem o mesmo genótipo. Logo, qualquer variação que ocorra entre as plantas é de natureza ambiental. As demais gerações (F₂, RC₁ e RC₂) são denominadas segregantes, apresentando os maiores valores de variância. Neste caso, além da variância ambiental (σ_e^2), também está presente a variância genética (Ramalho et al., 2004).

Foram avaliados vários modelos dos componentes de média, os quais são apresentados na Tabela 6, sendo constituídos dos seguintes parâmetros: m , que corresponde à média geral; a , efeito aditivo; d , efeito de dominância; i , interação aditiva x aditiva; j , interação aditiva x dominante e l , interação dominante x dominante.

Veja, contudo, que, em todas as situações, o ajustamento do modelo pode ser considerado muito bom, com R^2 superior a 99%. Nessa situação, a melhor opção é utilizar o modelo mais simples, isto é, sem os componentes da interação.

O modelo mais simplificado adotado para as interpretações dos resultados foi o m, a e d , denominado modelo aditivo dominante. Veja que tanto o efeito aditivo como o de dominância foi no sentido de reduzir o número de graus-dia. Isto é, eles contribuem para reduzir o ciclo das plantas. Observe também que a magnitude do componente de dominância \hat{d} foi quase 5 vezes o do efeito aditivo (Tabela 7).

TABELA 6. Modelos dos componentes de média avaliados no estudo do controle genético do florescimento em milho.

Modelos	R²(%)
m, a, d	99,98
m, a, d, i	99,98
m, a, d, i, j	99,99
m, a, i, j	99,99
m, a, d, i, j, l	100,00

Este resultado está de acordo com os encontrados por Rood & Major (1981) que concluíram que o modelo aditivo dominante era suficiente para explicar a herança do tempo de florescimento em milho e que o caráter é controlado por genes com efeitos aditivos e de dominância.

Deve ser levado em consideração que o emprego dos componentes de média possui alguns pontos negativos, dentre esse, os efeitos, tanto aditivos (\hat{a}) quanto os de dominância (\hat{d}), podem se anular. Assim, em determinados genótipos envolvendo vários alelos, alguns podem assumir valores positivos e outros negativos; com isso, o valor médio de \hat{a} poderá ser muito pequeno, igual a zero ou até mesmo negativo. O valor médio de \hat{d} corresponde à soma algébrica dos efeitos de todos os locos heterozigóticos. Da mesma forma, o valor de \hat{a} também poderá ser pequeno, ou até mesmo igual a zero, mesmo quando cada um dos genes, individualmente, mostre dominância completa. Isso ocorre simplesmente porque, sendo dominante em direção oposta, os seus efeitos são mutuamente cancelados (Ramalho et al., 1993).

TABELA 7. Resultado do teste de escala conjunta para o caráter florescimento em milho envolvendo os parâmetros m , a e d , seus respectivos erros padrões, valor do R^2 e o teste de significância t.

Parâmetros	Estimativa	Erro padrão	Prob.> T
m	954,491	14,963	0,00
a	-30,478	14,5807	0,12
d	-166,577	35,798	0,018
R^2	99,98		

Pelos motivos comentados a respeito dos componentes de média e pela complexidade das informações, torna-se necessário proceder ao estudo combinado dos componentes de médias e variância, o que proporciona conhecimentos mais detalhados do fenômeno estudado (Cruz et al., 2004). Todavia, os componentes de variância apresentam a desvantagem de os erros associados às estimativas serem muito maiores do que os erros associados às estimativas dos componentes de média. Isso ocorre porque a variância é o somatório dos desvios em relação à média elevada ao quadrado; assim, os erros também são elevados ao quadrado. Mas, apresenta a vantagem de permitir estimar a herdabilidade no sentido amplo e restrito e o ganho com a seleção (Ramalho et al., 1993).

As estimativas dos componentes de variância estão apresentadas na Tabela 8. O modelo proposto constitui-se da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) e da variância do erro ($\hat{\sigma}_e^2$). É necessário salientar que os dados se ajustaram ao modelo considerado. Tal fato foi evidenciado pelo valor do R^2 , que foi praticamente de 100%. Dessa forma, o ajustamento do modelo indicou que a variação do caráter florescimento em milho foi explicada pela variância dos efeitos aditivos, dominantes e ambientais.

Pode-se observar que os limites de cada parâmetro (\pm erro padrão) não abrangeram valores negativos, indicando que os mesmos não devem assumir valores iguais a zero. A estimativa da variância de dominância (486,91) foi relativamente inferior à variância aditiva (1200,66). Provavelmente, o real valor da variância de dominância deve ser maior. Segundo Bernardo (2002), o método dos quadrados mínimos tende a minimizar a variância de dominância, sendo praticamente impossível identificar o seu verdadeiro valor; assim, como observado, a variância aditiva será maior que a de dominância. Ainda, em termos de variância, verificou-se, por meio da variância ambiental, que o ambiente exerce considerável influência na expressão do caráter florescimento

em milho (772,27), correspondendo a 31,39% da variação total (Tabela 8). Os componentes de variância indicam que o caráter é controlado por genes de efeitos aditivos e de dominância. Esses resultados são semelhantes aos obtidos por Lopes et al. (1995) e Mohamed (1959), que concluíram que tanto os efeitos aditivos quanto os de dominância estão presentes no controle genético do florescimento em milho.

Foram estimadas as herdabilidades (\hat{h}_a^2 e \hat{h}_r^2), as quais são apresentadas na Tabela 8. Observa-se que a herdabilidade no sentido amplo foi de 68,61%, com erro padrão associado à estimativa relativamente pequeno. A herdabilidade no sentido restrito foi de 48,81, sendo inferior ao da herdabilidade no sentido amplo, evidenciando também a existência de dominância na expressão do caráter.

TABELA 8. Estimativa dos componentes de variância e seus respectivos erros padrões, valor do R^2 (%) e o teste de significância t, herdabilidade no sentido amplo e restrito obtido para o caráter florescimento em milho.

Parâmetros	Estimativa	Erro padrão	Prob.> T
σ_A^2	1200,66	± 428,91	0,218
σ_D^2	486,91	± 294,57	0,346
σ_e^2	772,27	± 88,35	0,072
h_a^2	68,61	9,80	
h_r^2	48,81	20,30	
$R^2(\%)$	99,82		

O valor da herdabilidade no sentido restrito obtido no presente trabalho é considerado alto, quando comparado com resultados da literatura, indicando que a seleção com base no fenótipo pode ser eficiente. Hallauer & Miranda Filho (1982) relatam a herdabilidade média obtida em vários experimentos, a qual foi de 57,9%. Todavia, Lopes et al (1995) obtiveram estimativa da herdabilidade no sentido restrito para o presente caráter, de 37,67% e concluíram que a seleção com base no fenótipo seria pouco eficiente nas condições em que foi realizado o experimento. Resultados semelhantes aos obtidos de Lopes et al. (1995) foram encontrados por Rood & Major (1981) e Warner (1962). Deve ser considerado que, no presente trabalho, a estimativa da herdabilidade foi ao nível de indivíduos e foram utilizados valores de graus-dias para se obter as estimativas da herdabilidade. Dessa forma, torna-se de difícil comparação com os resultados encontrados na literatura.

Além dos resultados apresentados, a dominância também ficou evidenciada pela distribuição assimétrica das plantas da população F_2 (Figura 4). Em que se observa maior frequência de plantas abaixo da média da população, de 849,67 (Tabela 4), indicando que a dominância é no sentido de reduzir o tempo entre a semeadura e o início do florescimento. Segundo alguns autores, a distribuição assimétrica de indivíduos observados na geração F_2 é um forte indício da presença de dominância na expressão do caráter avaliado (Cruz et al., 2004; Falconer, 1981; Ramalho et al., 2004;).

A distribuição simétrica, tipo normal é observada quando os genes que controlam o caráter manifestam ausência de dominância. Ao contrário, têm-se distribuições assimétricas, principalmente nos casos em que estão envolvidos poucos genes e estes manifestam qualquer grau de dominância. Entretanto, esta assimetria será dificilmente detectada quando o caráter estiver sob o controle de vários genes e fortemente influenciado por fatores ambientais (Cruz et al., 2004).

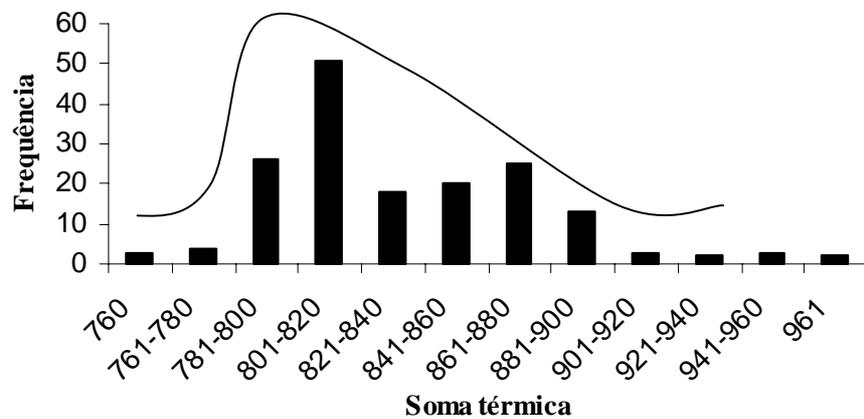


FIGURA 4. Distribuição de frequência dos indivíduos avaliados na população F₂.

A estimativa do grau médio de dominância foi de 0,90. De acordo com Ramalho et al. (1993), esse valor é indicativo de dominância parcial., no caso considerado, no sentido de reduzir o tempo entre a sementeira e o início do florescimento. Também pelo grau médio de dominância, ficou evidenciada a participação de efeitos de dominância na expressão do caráter.

O número de genes envolvidos no controle genético do florescimento em milho foi estimado por meio da expressão de Burton (1951), identificando, aproximadamente, 9 genes. Esse resultado indica que o caráter apresenta controle oligogênico, concordando com os resultados obtidos por Lopes et al. (1995), verificaram que o florescimento em milho é controlado por pelo menos três genes ou blocos gênicos. Koiester et al. (1993) obtiveram resultados de 2 a 4 genes e Giesbrecht (1960) verificou que estão envolvidos de 2 a 19 genes.

Deve-se comentar que uma das contribuições da genética quantitativa ao melhoramento de plantas é possibilitar que os melhoristas estimem o progresso com a seleção, antes mesmo que ele seja realizado (Ramalho et al., 1993). Com

esse intuito, foi obtida sua estimativa. Considerando que a seleção fosse realizada na geração F_2 , e com uma intensidade de seleção de 10% ($i = 1,76$), foi obtido ganho estimado de 42,60 graus-dia para o primeiro ciclo de seleção. Isso corresponde a, aproximadamente, 3,36 dias, ou seja, 5,01% de ganho por ciclo, podendo ser no sentido de reduzir ou aumentar o período entre a semeadura e o início do florescimento. Tal ganho seria em torno de 4 vezes superior aos obtidos nos trabalhos de Troyer (1990), Troyer (1985) e Troyer & Lankins (1984).

5 CONCLUSÕES

- No estudo do controle genético do florescimento em milho ficou evidenciada a presença de efeitos gênicos aditivos e de dominância.
- O número de genes estimado revela que o controle genético do florescimento em milho é oligogênico.
- A estimativa da herdabilidade no sentido restrito indica que a seleção com base no fenótipo pode ser eficiente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR, A. M. **Controle genético do ‘stay green’ no feijoeiro** (*Phaseolus vulgaris* L.). 1999. 55 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

AJALA, S. O. Combining ability for maturity and agronomic traits in some tropical maize (*Zea mays* L.) populations. **Tropical Agriculture**, Trinidad, v. 69, n. 1, p. 29-33, Jan. 1992.

ANDRADE, C. L. T.; BRITO, R. A. L. Embrapa milho e sorgo sistema de produção, irrigação, 2000. Disponível em: <<http://www.cnpms.embrapa.br/publicações/milho/iviabili.htm>>. Acesso em: 15 set. 2006.

ARAÚJO, P. A. **Avaliação de famílias de meio irmão de milho em diferentes espaçamentos entre linhas**. 2002. 57 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

BARBANO, M. T.; SAWAZAKI, E.; BRUNINI, O.; GALLO, P. B.; PAULO, E. M. Temperatura base e soma térmica para cultivares de milho de pipoca (*Zea mays* L.) no sub-período emergência florescimento masculino. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 11, n. 1, p. 79-84, jan./jun. 2003.

BARBANO, M. T.; DUARTE, A. P.; BRUNINI, O.; RECO, P. C.; PATERNIANI, A. G. Z.; KANTHACK, R. A. Temperatura-base e acúmulo térmico no subperíodo semeadura-florescimento masculino em cultivares de milho no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 9, n. 2, p. 261-268, jul./dez. 2001.

BERGAMASCHI, H. Fenologia, 2006. Disponível em: <<http://www.ufrgs.br/agropfagram/disciplinas/502/fenolog.doc>>. Acesso em: 20 set. 2006.

BERLATO, M. A.; MATZENAUER, R.; SUTILLI, V. R. Relação entre temperatura e o aparecimento de fases fenológicas do milho (*Zea mays* L.). **Agronomia Sulriograndese**, Porto Alegre, v. 20, n. 1, p. 111-132, 1984.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**, Woodbury, Minnesota, 2002. 368 p.

BETRÁN, F. J.; BECK, D.; BÄNZIGER, M.; EDMEADES, G. O. Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 83, n. 1, p. 51-65, June 2003.

BIGNOTTO, E. A. **Seleção gamética por meio da posição de semente na espiga de milho**. 2002. 58 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

BOLANOS, J.; EDMEADES, G. O. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Response in reproductive behavior. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 31, n. 3/4, p. 253-268, Jan. 1993.

BRUNINI, O.; LISBÃO, R. S.; BERNARDI, J.B. Temperatura-Base para alface “Withe Boston”, em um Sistema de Unidades Térmicas. **Bragantia**, Campinas, v. 35, n. 19, p. 214-219, jul. 1976.

BURTON, G. W. Quantitative inheritance in pearl millet (*Penisetum glaucum*). **Agronomy Journal**, Madison. V. 43, n. 9 p. 409-417, Sept. 1951.

CÁRCOVA, J.; OTEGUI, M. Ear temperature and timing effects on maize kernel set. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 4, p. 1809-1815, July/Aug. 2001.

CÁRCOVA, J.; URIBELARREA, M.; BORRÁS, L.; OTEGUI, M. E.; WESTGATE, M. E. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 4, p. 1056-1061, July/Aug. 2000.

CAVALLI, L. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: REEVE, E. C. R.; WADDINGTON, C. H. (Ed.). **Quantitative Inheritance**. London: HMSO, 1952. p. 135-144.

CHANG, M. T.; NEUFFER, M. G. Position of the vegetative and sperm cells of germinating pollen grain in maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 37, n. 3, p. 233-234, Mar. 1992.

COELHO, D. T.; DALE, R. F. An energy-crop growth variable and temperature function for predicting corn growth and development: planting to silking. **Agronomy Journal**, Madison, v. 72, n. 3, p. 503-510, May/June 1980.

COLASANTI, J.; YUAN, Z.; SUNDAREAN, V. The indeterminate gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize. **Cell**, Cambridge, v. 93, n. 4, p. 593-603, May 1998.

CROW, J. F. The rise and fall of overdominance. **Plant Breeding Reviews**, New York, v. 17, p. 225-267, 2000.

CRUZ, J. C.; FILHO, I. A. P.; CORREA, L. A.; PERREIRA, F. T. F.; OLIVEIRA, M. R. **Embrapa milho e sorgo sistema de produção, 1**, cultivares, 2006. Disponível em: <<http://sistemasdeprodução.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Milho/CultivadoMilho/cultivares.htm>>. Acesso em: 20 set. 2006.

CRUZ, C. D.; REGAZZE, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3. ed. Viçosa: UFV, 2004. v. 1.

DUARTE, A. P. Milho safrinha: características e sistema de produção. In: _____. **Tecnologia de produção do milho**. Viçosa: UFV, 2005. p. 109-138.

DURÃES, F. O. M.; RUSSELL, W. K.; SHANAHAN, J. F.; MAGALHÃES, P. C. Assessing the contribution of chlorophyll fluorescence parameters for studying environmental stress tolerance in maize. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT BREEDING, 2003, Mexico. **Proceedings...** Mexico: CIMMYT, p. 38-39.

DWYER, L. M.; STEWART, D. T. Leaf area development in field-grow maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 78, n. 2, p. 334-343, Mar./Apr. 1986.

EDMEADES, G. O.; BOLANOS, J.; ELINGE, A.; RIBAUT, J. M.; BÄNZIGER, M.; WESTGATE, M. E.; The role and regulation of the anthesis-silking interval in maize. In: WESTGATE, M. E.; BOOTE, K. J. (Ed.). **Physiology and modeling Kernel set in Maize**. Madison, WI: CSSA, 2000. p. 43-73. (CSSA Special Publication, 29).

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Recomendações técnicas para o cultivo do milho**. 2. Ed. Brasília, 1996. p. 204.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Milho**: informações técnicas. Dourados, 1997. 222 p. (EMBRAPA-CPAO. Circular Técnica, 5).

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

FANCELLI, A. L. **Ecofisiologia e fenologia**. (CAD - Cursos de Atualização à Distância. Tecnologia da produção de milho. Modulo1. Piracicaba: Aldeia Norte, 2002. 51 p.

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

FERRAZ, E. C. Fisiologia. In: KRUG, C. A. **Cultura e adubação do milho**. São Paulo: Instituto Brasileiro da Patassa, 1966. p. 369 -380.

FERREIRA, D. F.; ZAMBALDE, A. L. Simplificação das análises de algumas técnicas especiais da experimentação agropecuária no Mapgen e softwares correlatos. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE INFORMÁTICA APLICADA A AGROPECUÁRIA E AGROINDÚSTRIA, 1., 1997, Belo Horizonte, MG. **Anais...** Belo Horizonte, 1997. p. 285-291.

FREIER, G.; VILELLA, F.; HALL, A. J. Within-ear pollination synchrony and kernel set in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 29, p. 317-324, 1984.

GADIOLI, J. L.; DOURADO-NETO, D.; GARCIA, A. G.; BASANTA, M. D. V. Temperatura do ar, rendimento de grãos de milho e caracterização fenológica associada à soma calórica. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 57, n. 3, p. 377-383, jul./set. 2000.

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

GIESBRECHT, J. The inheritance of maturity in maize. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 9, n. 3, p. 675-677, 1960.

GOODMAN, M. M.; SMITH, J. S. C. Botânica. In PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. (Ed.). **Melhoramento e produção do milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v. 1, p. 39-78.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Science**, Victoria, v. 9, n. 3, p. 463-493, 1956.

HALL, A. J.; LEMCOFF, J.; TRÁPANI, N. Water stress before and during flowering in maize and its effects on yield, its components, and their determinants. **Maydica**, Bergamo, v. 26, n. 1, p. 19-38, 1981.

HALLAUER, A. R.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2. ed. Ames: Iowa State University Press, 1982. 468 p.

HALLAUER, A. R. Inheritance of flowering in maize. **Genetics**, v. 52, n. 1, p. 129-137, July 1965.

HALLAUER, A. R. Method's use in developing maize inbreeds. **Maydica**, Bergamo, v. 35, n. 1, p. 1-16, Jan./Apr. 1990.

JINKS, J. L.; HAYMAN, B. I. The analysis of diallel crosses. **Maize Genetics Cooperation Newsletter**, Ithaca, v. 27, n. 1, p. 48-54, 1953.

JONES, C. M. **An inheritance study of corn maturity**. Thesis (Ph. D.) - Michigan State University Library, East Lansing, Michigan. (Abstract in Plant Breeding Abstracts, v. 25, n. 987, p. 176, 1952.

KIESSELBACH, T. A. **The structure and reproduction of corn**. 2. ed. Lincoln: University of Nebraska, 1980. 96 p.

KOESTER, R. P.; SISCO, P. H.; STUBER, C. W. Identification of Quantitative Trait Loci Controlling Days to Flowering and Plant Height in Two Near Isogenics Lines of Maize. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 6, p. 1209-1216, Nov./Dec. 1993.

LOPES, U. V.; GALVÃO, J. D.; CRUZ, C. D. Inheritance of the flowering time in maize. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 30, n. 10, p. 1267-1271, out. 1995.

LOZADA, B. I.; ANGELOCCI, L. R. Efeito da temperatura do ar e da disponibilidade hídrica do solo na duração de subperíodos e na produtividade de um híbrido de milho. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 7, n. 1, p. 37-43, jan./jun. 1999.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M.; PAIVA, E. **Fisiologia da planta de milho**. Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS, 1994. 27 p. (EMBRAPA-CNPMS. Circular Técnica, 20).

- MALAVOLTA, E.; DANTAS, J. P. Nutrição e adubação do milho. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. **Melhoramento e produção de milho**. Campinas: Fundação Cargil, 1987. Cap. 13, p. 541-590.
- MARTINS FILHO, S.; GRAVINA, G, de A.; SEDIYAMA, C. S. Controle genético da resistência da soja à raça 4 de *Cercospora sojina*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 12, p. 1727-1733, dez. 2002.
- MATHER, K. **Biometrical genetics**. London: Methuen and Company, 1949.
- MATHER, K.; JINKS, L. L. **Introdução à genética biométrica**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242 p.
- MCSTEEN, P.; LAUDENCIA-CHINGCUANCO, D.; COLASANTI, J. A floret by any other name: control of meristem identity in maize. **Trends in Plant Science**, London, v. 5, n. 2, p. 61-66, Feb. 2000.
- MOHAMED. A. H. Inheritance of quantitative characters in Zea mays. I. Estimation of the number of genes controlling the time of maturing. **Genetics**, Baltimore, v. 11, p. 713-724, 1959.
- MONNEVEUX, P.; SÁNCHEZ, C.; BECK, D.; EDMEADES, G. O. Drought tolerance improvement in tropical maize source populations: evidence of progress. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 1, p. 180-191, Jan./Feb. 2006.
- MONTEITH, J. L.; ELSTON, J. Climatic constraints on crop production. In: FOWDEN, L.; MANSFIELD, T.; STODDART, J. (Ed.). **Plant adaptation to environmental stress**. London: Chapman & Hall, 1996. p. 3-18.
- MOTA, F. S. da. **Meteorologia agrícola**. 4. ed. São Paulo: Nobel, 1979. p. 376.
- OTEGUI, M. E. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: II. Plant population effects. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 2, p. 448-455, Mar./Apr. 1997.
- OTUBO, S. T. **Controle genético da tolerância do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) á baixas temperaturas na fase de germinação**. 1994. 50 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- PIMENTEL GOMES, F. **Curso de estatística experimental**. Piracicaba: Nobel, 1990. 468 p

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. A. B. P. **Genética na agropecuária**. 3. ed. Lavras: UFLA, 2004. 472 p.

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

RITCHIE, S. W.; HANWAY, J. J.; BENSON, G. O. Como a planta de milho de milho se desenvolve. **Arquivo do Agrônomo Potafos**, Piracicaba, n. 103, p. 1-20, set. 2003.

ROOD, S. B.; MAJOR, D. J. Inheritance of tillering and flowering-time in early maturing maize. **Euphytica**, Wageningen, v. 30, p. 327-334, 1981.

ROWE, K. E.; ALEXANDER, W. L. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling test. **Crop Science**, Madison, v. 20, n. 1, p. 109-110, Jan./Feb. 1980.

RUSSELL, W. K.; STUBER, C. W. Genotype x photoperiod and genotype x temperature interactions for maturity in maize. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 152-158, 1985.

SANGOI, L. Understanding plant density effects on maize growth and development: an important issue to maximize grain yield. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 31, n. 1, p. 159-168, jan./fev. 2001.

SANGOI, L. ALMEIDA, M. L.; SILVA, P. R. F. da; ARGENTA, G. Base morfológica para maior tolerância dos híbridos modernos de milho a altas densidades de plantas. **Bragantia**, Campinas, v. 61, n. 2, p. 101-110, 2002.

SANGOI, L.; SALVADOR, R. J. Dry matter production and partitioning of maize hybrids and dwarf lines at four plant populations. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 27, n. 1, p. 1-6, jan./mar. 1997.

SANGOI, L.; SALVADOR, R. J. Agronomic performance of male-sterile and fertile maize genotypes at two plant populations. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 26, n. 3, p. 377-388, jul./set. 1996.

SANS, L. M. A.; MORAIS, A. V. C.; GUIMARAIS, D. P. **Embrapa milho e sorgo sistema de produção, zoneamento agrícola**. 2006. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Milho/CultivadoMilho/zoneamen.htm>>. Acesso em: 20 set. 2006

SILVA, W. J.; SANS, L. M. A.; MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M. Exigências climáticas do milho em sistema plantio direto. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 27, n. 233, p. 14-25, jul./ago. 2006

SILVA, W. C. M.; RICIERI, R. P.; AMORIM, R. C. F.; GRIGOLETO, M. W.; DALLACORT, R. Temperatura do ar e a duração dos estádios fenológicos do milho. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE BIOMETEOROLOGIA, 2001, Maringá. **Anais eletrônicos...** Disponível em: <<http://www.md.cefetpr.br/grigoletto/artigo1.pdf>. > Acesso em: 25 set. 2006

SOUZA, J. L. **Avaliação agroclimática de quatro microrregiões do Estado de Minas Gerais para alguns cultivares de Feijão (*Phaseolus vulgaris*)**. 1989. 70 p. Dissertação (Mestrado em Agrometeorologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

STRUIK, P. C.; MAKONNEN, T. Effects of timing, intensity and duration of pollination on kernel set and yield in maize (*Zea mays* L.) under temperate conditions. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, Wageningen, v. 40, n. 4, p. 409-429, Dec. 1992.

TROYER, A. F. Selection for early flowering in corn: three adapted synthetics. **Crop Science**, Madison, v. 13, p. 896-900, 1990.

TROYER, A. F. Selection for early flowering in corn: 18 adapted F₂ populations. **Crop Science**, Madison, v. 26, n. 2, p. 283-285, Mar./Apr. 1986.

TROYER, A. F.; LARKINS, J. R. Selection for early flowering in corn: 10 late synthetics. **Crop Science**, Madison, v. 25, n. 4, p. 695-697, July/Aug. 1985.

VIANA, F. M. S.; SILVEIRA, M. G.; PACHECO, C. A. P.; CRUZ, C. D.; CARVALHO, C. R. Hibridação em milho. In: BORÉM, A. **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa: UFV, 1999. p. 401-426.

VIET, B.; SCHMIDT, R. J.; HAKE, S.; YANOFSKY, M. F. Maize floral development: new genes and old mutants. **The Plant Cell**, Rockville, v. 5, n. 10, p. 1205-1215, Oct. 1993.

WARNER, J. N. A method of estimating heritability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 44, p. 427-430, 1952.

WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. **Crop Science**, Madison, v. 26, n. 5, p. 951-956, Sept./Oct. 1986.