



*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro de Pesquisa Agropecuária de Clima Temperado
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

ISSN 1678-2518

Dezembro, 2005

Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 24

Estudos Genéticos em Milho sobre o Caráter Tolerância ao Encharcamento do Solo

Sérgio Delmar dos Anjos e Silva
José Fernandes Barbosa Neto
Claudia Fernanda Lemons e Silva

Pelotas, RS
2005

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Clima Temperado

Endereço: BR 392 Km 78

Caixa Postal 403, CEP 96001-970 - Pelotas, RS

Fone: (53) 3275-8199

Fax: (53) 3275-8219 - 3275-8221

Home page: www.cpact.embrapa.br

E-mail: sac@cpact.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Walkyria Bueno Scivittaro

Secretária-Executiva: Joseane M. Lopes Garcia

Membros: Cláudio Alberto Souza da Silva, Lígia Margareth Cantarelli Pegoraro, Isabel Helena Vernetti Azambuja, Cláudio José da Silva Freire, Luís Antônio Suita de Castro

Suplentes: Daniela Lopes Leite e Luís Eduardo Corrêa Antunes

Revisores de texto: Sadi Macedo Sapper/Ana Luiza Barragana Viegas

Normalização bibliográfica: Regina das Graças Vasconcelos dos Santos

Editoração eletrônica: Oscar Castro

1a edição

1a impressão (2005): 30 exemplares

Todos os direitos reservados

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

SILVA, Sérgio Delmar dos Anjos e.

Estudos genéticos em milho sobre o caráter tolerância ao encharcamento do solo / Sérgio Delmar dos Anjos e Silva, José Fernandes Barbosa Neto, Claudia Fernanda Lemons e Silva. -- Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2005.

24 p. -- (Embrapa Clima Temperado. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 24).

ISSN 1678-2518

1. Milho - *Zea mays* - Encharcamento - Herdabilidade - Efeito genético. I. NETO, José Fernandes Barbosa. II. SILVA, Claudia Fernanda Lemons e. III. Título. IV. Série.

CDD 633.15

Sumário

Resumo	5
Abstract	7
Introdução	8
Material e Métodos	9
Resultados e Discussão	12
Conclusão	22
Referências Bibliográficas	23

Estudos Genéticos em Milho sobre o Caráter Tolerância ao Encharcamento do Solo

*Sérgio Delmar dos Anjos e Silva
José Fernandes Barbosa Neto
Claudia Fernanda Lemons e Silva*

Resumo

O milho poderá ser uma excelente alternativa para rotação de culturas em áreas de terras baixas no sul do Brasil. Entretanto, existem poucos estudos a respeito da herança da tolerância ao encharcamento nessa espécie. O objetivo do trabalho foi o de determinar essa herança baseado na matéria seca da raiz e da parte aérea de plantas jovens de milho. Linhagens de milho foram cruzadas para formar três populações nas gerações F_1 , F_2 e retrocruzamentos. A tolerância foi avaliada durante dois anos em casa de vegetação. O comportamento das gerações demonstrou a presença de heterose. As variâncias das gerações segregantes foram superiores às das gerações fixas, indicando variabilidade genética para ambos os caracteres avaliados. A distribuição da F_2 sugeriu que a tolerância ao encharcamento é governada por vários genes que atuam de forma complementar.

¹ Eng. Agrôn. Dr. Embrapa Clima Temperado.
E-mail: sergio@cpact.embrapa.br

² Eng. Agrôn. PhD Prof. Faculdade de Agronomia - UFRGS.
E-mail: barbosa@ufrgs.com.br

³ Eng. Agrôn. Dr. Prof. Dep. Matemática e Estatística - UFPel.
E-mail: lemonsc@terra.com.br

A herdabilidade estimada sugere que a seleção fenotípica possa ser realizada com sucesso para ambos os caracteres avaliados.

Palavras chave: encharcamento, *Zea mays*, herdabilidade, efeitos genéticos

Genetic Studies in Maize on the Character Flooding Tolerance

Abstract

Corn could be an alternative for crop rotation in flooded areas in southern Brazil. There are, however, few studies on the genetic basis of tolerance to flooding in corn. The objective of this study was to determine the inheritance of this tolerance based on plant and root dry matter of young corn plants. Corn lines were crossed to form three populations in F_1 , F_2 , and backcross generations. Tolerance to flooding was assessed over two years in a greenhouse. The performance of the generations showed the presence of heterosis. The variances in the segregant generations were always higher than those from fixed generations, indicating genetic variability for plant and root dry matter. The distribution of the F_2 suggested that tolerance to flooding is controlled by many genes, which act in a complementary way. The heritability estimates suggest that both traits can be selected phenotypically with a high probability of success.

Key words: *flooding, Zea mays, heritability, genetic effects*

Introdução

Os solos de várzea do Sul do Brasil ocupam uma área aproximada de 6.800.000 ha e são cultivados, preferencialmente, com arroz irrigado. Segundo Klamt et al. (1985), a característica dominante nestes solos é a má drenagem ou hidromorfismo. Outro aspecto relevante que caracteriza estes solos é a fertilidade natural de média a baixa, o que contribui negativamente para a introdução de culturas de sequeiro nessas áreas (Gomes et al., 1992). Por outro lado, a necessidade de diversificação de culturas, a extensão geográfica ocupada pelas várzeas, sua localização e importância econômica, a infra-estrutura já instalada de irrigação, a facilidade de escoamento das safras e a integração entre lavoura e pecuária são fatores que estão exigindo o melhor aproveitamento dessas áreas (Winkler, 1986).

A introdução de culturas de sequeiro em áreas com solos de várzea é problemática, uma vez que estas espécies têm seu desenvolvimento e produção prejudicados em solos mal drenados (Silva, 1986). A principal causa deste prejuízo é a falta de oxigênio livre no solo. No entanto, as espécies vegetais diferem quanto à resposta ao encharcamento do solo. A tolerância pode variar de somente poucas horas a muitos dias ou semanas, dependendo da espécie, dos órgãos diretamente afetados, do estágio de desenvolvimento e de condições externas de temperatura (Vartapetian & Jackson, 1997).

Conforme Schild et al. (1999), o milho é muito sensível em condições de saturação de água no solo, onde o dano causado aumenta diretamente com a duração do encharcamento. Assim sendo, para que a cultura do milho seja uma alternativa para rotação de culturas em áreas de várzea, é indispensável o

desenvolvimento de genótipos tolerantes ao encharcamento do solo. No entanto, este caráter é de difícil avaliação a campo, devido a grande variação de ambiente. Da mesma forma, o caráter tolerância à anoxia é complexo, estando relacionado com a ação coordenada de adaptações morfológicas, anatômicas e bioquímicas (Bucher & Kuhlemeier, 1993). De maneira geral, caracteres complexos apresentam baixa herdabilidade e são difíceis de selecionar diretamente. Uma metodologia que tem alcançado êxito é a da seleção indireta (Van Oosterom & Ceccarelli, 1993; McNeal et al., 1978), a qual consiste na seleção para um caráter que está associado com o caráter a ser melhorado. Esta metodologia é vantajosa quando a herdabilidade do caráter indireto e a correlação com o caráter alvo são elevadas.

As matérias secas de raiz e de parte aérea de planta são caracteres de fácil avaliação e demonstram correlação com a tolerância ao encharcamento (Dias-Filho, 2002; Lizaso et al., 2001; Vitorino et al., 2001; Dias-Filho & Carvalho, 2000; Silva, 1999). Neste sentido, o objetivo desse trabalho foi determinar a herança desses caracteres em populações segregantes de milho.

Material e Métodos

Neste trabalho foram utilizadas três linhagens de milho do programa de melhoramento para tolerância ao encharcamento da Embrapa Clima Temperado (Pelotas, RS). Estas linhagens foram previamente selecionadas por apresentarem comportamento diferenciado quanto à tolerância ao encharcamento, sendo a linhagem tolerante denominada R2 e as linhagens sensíveis ao encharcamento do solo denominadas S5 e S6.

No ano agrícola 1998/99 foram realizados cruzamentos para a obtenção de três populações na geração F_1 (R2 x S5, R2 x S6 e S5 x S6) no campo experimental da Embrapa Clima Temperado. No ano agrícola 1999/2000 os genitores e a F_1 foram semeados

no campo experimental da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul para a obtenção da F_2 e dos retrocruzamentos RC_1F_1 (RC_1) e RC_2F_1 (RC_2), onde a linhagem foi utilizada como genitor feminino e o F_1 como genitor masculino.

A avaliação da tolerância ao encharcamento foi realizada através de experimentos conduzidos em casa de vegetação na Embrapa Clima Temperado nos anos de 2000 e 2001. O delineamento experimental foi completamente casualizado com duas repetições. Foram avaliadas 15 plantas de cada geração fixa (pais e F_1), 150 plantas da geração F_2 e 45 plantas de cada retrocruzamento. Os genótipos foram semeados em copos plásticos de 200ml perfurados na base e preenchidos com solo corrigido e adubado. Os copos foram colocados em tanques de madeira, revestidos com lona plástica para evitar o vazamento de água. Um dia antes da semeadura foi colocada uma lâmina de água de 4cm nos tanques. Nessas condições, a semeadura foi realizada com uma semente por copo, com o embrião voltado para cima, a uma profundidade de 2cm, aproximadamente. Após 11 dias da emergência das plantas, foi feita a primeira inundação com uma lâmina de 1cm de água acima do nível dos copos, a qual foi mantida por quatro dias. Depois deste período de inundação, a água foi drenada da caixa e as plantas mantidas com uma lâmina de 4cm de água por 10 dias. Em seguida, foi feita a segunda inundação. Após quatro dias de inundação, foi retirado o excesso de água e, ao final de sete dias, foi colhido o experimento.

As características avaliadas no experimento foram matéria seca da raiz (MSR) e matéria seca da parte aérea (MSP) da planta. Na colheita as raízes e a parte aérea de cada planta de cada repetição foram colhidas separadamente. Após a lavagem, o material foi colocado em estufa a 60°C por cinco dias e, em seguida, foi realizada a pesagem.

Os dados foram submetidos à análise de variância considerando o modelo

$$X_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + (\gamma/\beta)_{jk} + \varepsilon_{ijkl}$$

onde: X_{ijkl} = valor observado para os caracteres MSR e MSP, μ = média geral do experimento, α_i = efeito do ano i , β_j = efeito da população j , $(\alpha\beta)_{ij}$ = efeito da interação ano x população, $(\gamma/\beta)_{jk}$ = efeito da geração k dentro da população j e ε_{ijkl} = erro experimental $\sim N(0, \sigma^2)$. Para o estudo da herança dos caracteres avaliados e obtenção das estimativas dos efeitos gênicos, foram analisadas as distribuições de frequências e obtidas as estimativas de médias e variâncias, assim como, de herdabilidade no sentido amplo e restrito. As distribuições de frequências foram obtidas pelo agrupamento de dados em classes, sendo os intervalos de classe estabelecidos arbitrariamente.

As variâncias foram estimadas com base nas fórmulas

$$VP = VF_2,$$

$$VE = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3,$$

$$VG = VP - VE,$$

$$VA = 2VF_2 - (VRC_1F_1 + VRC_2F_1),$$

onde: VP_1 , VP_2 , VF_1 , VF_2 , VRC_1F_1 e VRC_2F_1 representam as variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1F_1 e RC_2F_1 , respectivamente (Mather & Jinks, 1982; Allard, 1999).

As estimativas de herdabilidade nos sentidos amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2) foram calculadas segundo o modelo proposto por Allard (1999):

$$h_a^2 = (VF_2 - VE)/VF_2 \text{ e } h_r^2 = [2VF_2 - (VRC_1F_1 + VRC_2F_1)]/VF_2.$$

Os parâmetros genéticos média (m), aditividade (a) e dominância (d) foram estimados para cada cruzamento através da análise de média de gerações, utilizando o método dos quadrados mínimos esperados (Mather & Jinks, 1982). A estimativa foi seguida de teste de escala conjunto, comparando

as médias observadas com as esperadas pelo teste de qui-quadrado (χ^2).

Resultados e Discussão

O comportamento das plantas foi variável conforme o ano de execução do experimento. Em 2000, o crescimento das plantas foi maior, resultando em aumento na produção de matéria seca de raiz e de parte aérea (Tabela 1). Por outro lado, em 2001, foi observado um menor desenvolvimento, com as variáveis analisadas apresentando valores mais reduzidos. O comportamento diferencial de ano para ano pode ser explicado pelas variações de ambiente, principalmente em relação à temperatura, que foi mais elevada no experimento conduzido em 2001. Este fator é prejudicial às plantas em condição de estresse por encharcamento (Lemke-Keyes & Sachs, 1989; Lizaso et al., 2001). Outro fator que pode ter influenciado na redução destas variáveis em 2001 foi o emprego de solo sem esterco, o que pode ter resultado em plantas menos vigorosas e mais sensíveis ao estresse.

Tabela 1. Médias das linhagens genitoras para os caracteres matéria seca da parte aérea (MSP) e matéria seca da raiz (MSR) e média geral do experimento conduzido em casa de vegetação, nos anos de 2000 e 2001, Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. UFRGS, 2003.

Genótipo	MSP(mg)		MSR(mg)	
	2000	2001	2000	2001
R2	869,23 a	657,31 a	333,08 a	285,77 a
S5	406,15 c	224,12 c	180,38 c	81,37 c
S6	680,37 b	382,57 b	264,81 b	158,86 b
Média geral	825,24 A	609,24 B	341,82 A	264,28 B

Médias seguidas de mesma letra minúscula, na coluna, ou de mesma letra maiúscula, na linha, não diferem entre si pelo teste de Duncan ($\alpha = 0,05$).

A interação genótipo x ambiente detectada impediu a análise conjunta dos anos, sem, no entanto, alterar a ordem de comportamento dos genitores nos dois anos. Os genitores manifestaram comportamentos bem diferenciados nos dois anos (Tabela 1). A linhagem R2 foi o genótipo com maior produção de matéria seca, tanto da raiz, quanto da parte aérea, confirmando a tolerância ao estresse, a linhagem S6 apresentou desempenho intermediário e a linhagem S5 demonstrou o pior comportamento com o encharcamento do solo, revelando maior sensibilidade a esse fator.

O comportamento médio da geração F_1 para o caráter matéria seca de planta foi superior ao dos genitores nas três populações estudadas, sugerindo a presença de ação gênica de dominância na manifestação do caráter, no sentido da tolerância (Tabela 2). As variâncias das gerações segregantes foram sempre mais elevadas do que aquelas observadas nas gerações fixas (Tabela 2), indicando a presença de variabilidade genética para matéria seca de raiz nos cruzamentos analisados. De maneira geral, as variâncias observadas nos pais e na geração F_1 foram reduzidas, sugerindo que o ambiente teve manifestação similar em todas as gerações. Os resultados de média e variância obtidos para a variável matéria seca da raiz foram semelhantes (Tabela 3), indicando também a presença de variabilidade genética e ação gênica de dominância nos três cruzamentos.

A análise de distribuição de frequências da população R2 x S5 demonstrou o comportamento diferencial dos genitores para a variável matéria seca de planta (Figura 1), indicando diferença para tolerância ao encharcamento. Os indivíduos da geração F_1 ficaram localizados em classes iguais ou superiores ao pai tolerante, sugerindo a presença de dominância para o sentido de incrementar o caráter. Na geração F_2 foram observadas variação contínua e segregação transgressiva em relação aos genitores. Esses resultados indicam que o caráter é determinado por muitos genes, os quais atuam de forma complementar entre os pais. Nesta geração também foi verificado um deslocamento no sentido de maior conteúdo de matéria seca, confirmando a ação

gênica de dominância.

Para a população R2 x S6 houve uma pequena sobreposição das curvas dos genitores, sugerindo que a linhagem S6, de comportamento intermediário, também possui genes para tolerância ao encharcamento (Figura 1). A geração F₁ confirmou a presença de dominância no sentido da tolerância e a geração F₂ manifestou comportamento similar à população R2 x S5. No ano de 2001, a geração F₁ apresentou valores bem superiores quando comparada às demais gerações, atingindo valores acima do maior indivíduo da F₂, esse comportamento pode ser atribuído a efeitos da interação genótipo x ambiente. A população S5 x S6 representou o cruzamento entre duas linhagens sensíveis ao encharcamento, sendo que o comportamento de todas as gerações confirmou os resultados anteriores e demonstrou que as linhagens possuem genes diferenciados para o caráter (Figura 1).

Para a variável MSR, as distribuições de frequências para as três populações apresentaram comportamento similar aos verificados para MSP (Figura 2), indicando a presença de variabilidade genética entre os pais e ação gênica de dominância. No entanto, é importante destacar que este comportamento similar, observado entre as duas variáveis medidas, não significa, necessariamente, que os mesmos genes estão envolvidos em sua manifestação. Neste sentido, Ellis et al. (1999) demonstraram a existência de mecanismos adaptativos distintos para sobrevivência sobre hipoxia em raiz e parte aérea, indicando que o processo de fermentação alcoólica era essencial para as raízes, mas não para parte aérea. Da mesma forma, esses autores sugeriram que o hormônio ABA induzia tolerância somente em raízes.

Esses resultados indicam que os genótipos estudados apresentam mais de um gene segregando para tolerância ao encharcamento, sendo que a ação gênica de dominância e a complementaridade dos genes foram aspectos importantes na manifestação do caráter. A literatura não apresenta dados referentes ao comportamento genético para os caracteres MSP e MSR em plantas cultivadas em condições de estresse

anaeróbico. Entretanto, avaliando genótipos de milho para tolerância ao estresse anaeróbico, com base na sobrevivência de plantas, Sachs et al. (1996) encontraram que o tipo de ação gênica predominante tem sido a dominância, com poucos genes envolvidos na manifestação do caráter. Esse resultado está de acordo com Boru et al. (2001) e Setter et al. (1997).

Tabela 2. Médias e variâncias da variável matéria seca da parte aérea (mg/planta) para os pais e as gerações F₁, F₂, RC₁ e RC₂ em três populações de milho avaliadas para tolerância ao encharcamento do solo, nos anos de 2000 e 2001. Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. UFRGS, 2003.

Gera- ção	R2 x S5			R2 x S6			S5 x S6					
	Média(mg)		Variância	Média(mg)		Variância	Média(mg)		Variância			
	2000	2001	2000	2000	2001	2000	2001	2000	2001			
P ₁	885,8	685,7	4.026,5	2.641,8	855,0	624,2	4.826,9	7.299,2	435,4	222,6	2.626,9	5.073,8
P ₂	876,9	225,8	4.706,4	4.042,8	657,7	483,3	2.135,9	4.551,5	701,4	330,0	4.167,0	6.454,5
F ₁	1.007,3	718,8	5.078,1	7.518,3	1.023,0	1.630,4	5.201,1	7.529,4	782,4	621,7	4.199,0	7.571,0
F ₂	875,8	657,0	30.701,3	68.386,9	822,8	722,7	55.942,9	56.896,9	747,0	550,0	34.494,2	38.379,1
RC ₁	1.205,4	1.221,2	11.026,9	32.144,3	1.202,3	628,9	16.552,6	31.047,5	727,1	454,0	15.745,1	27.093,9
RC ₂	763,1	683,1	23.973,1	62.009,2	1.091,4	480,6	17.490,1	23.680,9	855,7	530,5	19.118,7	17.154,0

Tabela 3. Médias e variâncias da variável matéria seca da raiz (mg/planta) para os pais e as gerações F₁, F₂, RC₁ e RC₂ em três populações de milho avaliadas para tolerância ao encharcamento do solo nos anos de 2000 e 2001. Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. UFRGS, 2003.

Gera- ção	R2 x S5			R2 x S6			S5 x S6					
	Média(mg)		Variância	Média(mg)		Variância	Média(mg)		Variância			
	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001		
P ₁	304,2	285,0	1.972,0	1.580,8	357,9	286,7	1.556,6	3.224,2	227,7	90,7	1.019,2	1.122,5
P ₂	133,1	70,8	1.023,1	999,3	264,6	150,8	1.426,9	1.226,5	265,0	163,0	1.242,3	1.767,6
F ₁	328,0	362,5	1.788,6	3.673,3	376,5	501,7	2.360,8	4.524,2	356,2	295,0	1.314,8	1.756,5
F ₂	401,3	284,6	8.882,1	13.486,4	316,1	303,7	11.397,9	13.743,2	265,5	261,7	7.713,5	9.406,8
RC ₁	641,5	411,2	7.197,4	11.369,3	606,9	318,4	9.973,1	8.446,2	332,1	208,0	3.741,2	6.987,8
RC ₂	453,8	227,6	3.175,6	5.368,9	445,4	224,9	3.124,9	7.300,5	414,3	262,7	6.226,4	4.752,1

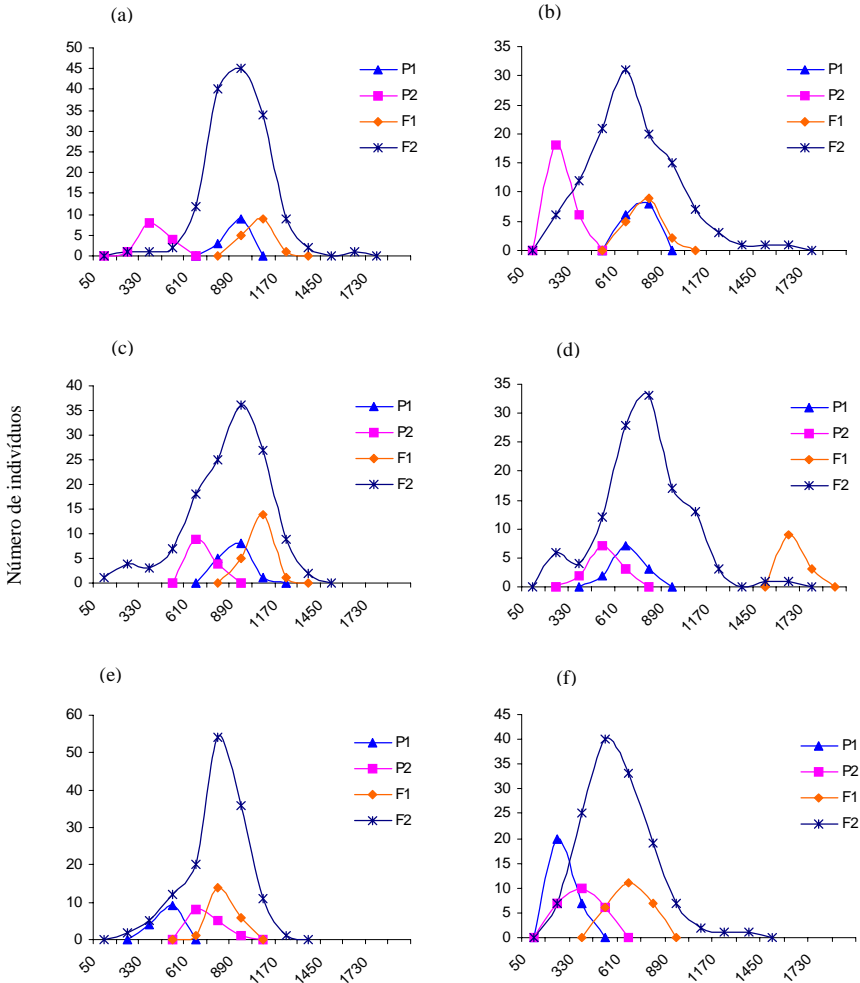


Figura 1. Distribuições de freqüências para matéria seca da parte aérea (mg) nas gerações P_1 , P_2 , F_1 e F_2 dos cruzamentos R2 x S5 (a e b), R2 x S6 (c e d) e S5 x S6 (e e f) nos anos 2000 (a, c e e) e 2001 (b, d e f). UFRGS, 2003.

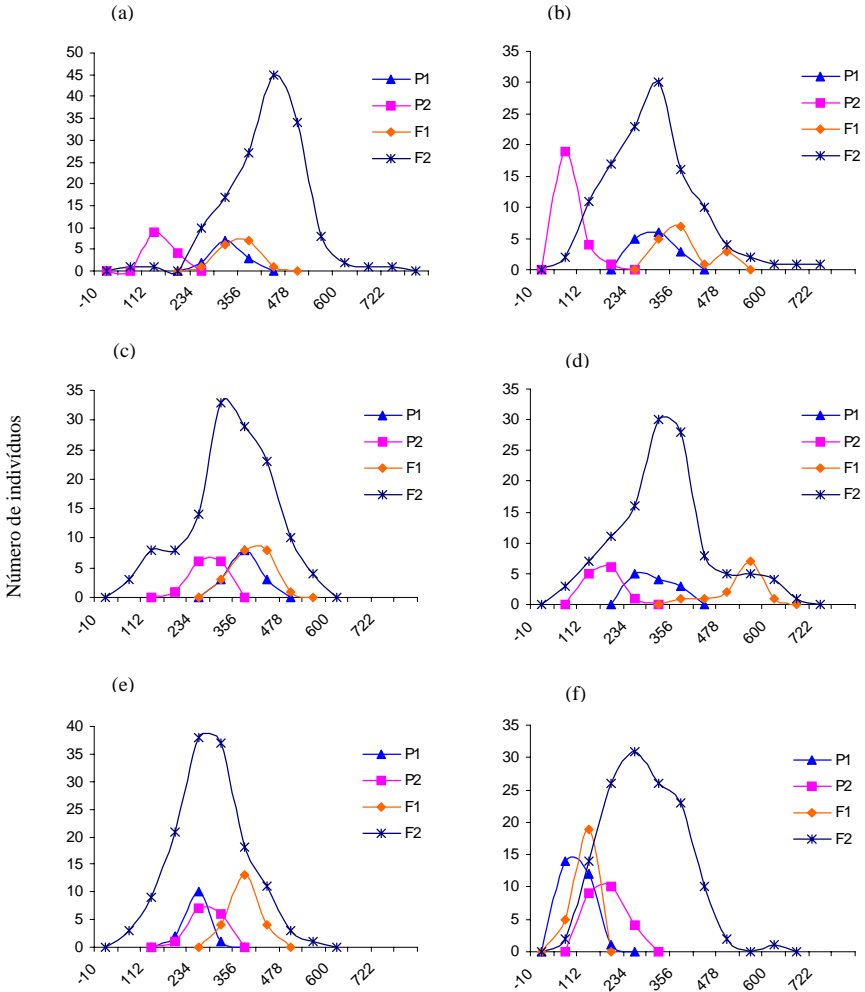


Figura 2. Distribuições de freqüências para matéria seca da raiz (mg) nas gerações P_1 , P_2 , F_1 e F_2 dos cruzamentos R2 x S5 (a e b), R2 x S6 (c e d) e S5 x S6 (e e f) nos anos 2000 (a, c e e) e 2001 (b, d e f). UFRGS, 2003.

As estimativas de variância revelaram que as variâncias genéticas foram altas para todos os cruzamentos estudados (Tabela 4), refletindo um alto grau de determinação genética para ambos os caracteres avaliados, conforme as estimativas de herdabilidade no sentido amplo. A variância aditiva, estimada a partir da relação da variância da geração F_2 e dos retrocruzamentos, também foi elevada em todos os cruzamentos, sendo superestimada para a variável MSP no cruzamento R2 x S6 (Tabela 4). As estimativas de herdabilidade no sentido restrito também foram elevadas, sendo que esses valores podem estar inflacionados devido a não avaliação da interação genótipo x ambiente. No entanto, em ambos os anos as estimativas foram altas, superiores a 0,70, sugerindo que os caracteres MSP e MSR podem ser selecionados fenotipicamente com grande probabilidade de sucesso (Tabela 4). No caso do cruzamento R2 x S6, a herdabilidade no sentido restrito foi superior à unidade, este fato pode ser devido à interação genótipo x ambiente, a qual pode causar resposta diferenciada na geração F_2 e nos retrocruzamentos, por interações não alélicas ou por erros de amostragem (Ketata et al., 1976). Cruz (2001) também encontrou estimativa de herdabilidade no sentido restrito superior a unidade no estudo da tolerância ao frio na fase de germinação do arroz. Na literatura, dados de estimativa de herdabilidade para matéria seca da parte aérea e da raiz em condição de estresse são escassos. Silva et al. (2001), trabalhando com cinco populações de milho para tolerância ao encharcamento, encontraram estimativas de herdabilidade para MSP variando de 0,55 a 0,91mg e para MSR, de 0,78 a 0,95mg.

As estimativas dos efeitos gênicos pelo modelo de três parâmetros (Mather & Jinks, 1982) foram adequadas para o cruzamento S5 x S6, nos dois anos de avaliação, tanto para MSP como para MSR (Tabela 5).

Tabela 4. Variância fenotípica (VP), variância genética (VG), variância aditiva (VA), herdabilidade ampla (h_a^2) e herdabilidade restrita (h_r^2) para os caracteres matéria seca da parte aérea (MSP) e matéria seca da raiz (MSR) estimadas em três cruzamentos de milho nos anos de 2000 e 2001. Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. UFRGS, 2003.

Parâ- m etro	R2 x S5				R2 x S6				S5 x S6			
	M SP		M SR		M SP		M SR		M SP		M SR	
	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001
VP	30.701,3	68.386,9	8.882,1	13.486,4	55.942,9	56.896,9	11.397,9	13.743,2	34.494,2	38.379,1	77.13,5	9.406,8
VG	26.097,6	63.652,6	7.287,6	11.401,9	51.888,2	50.436,8	9.616,5	10.751,6	30.829,9	32.012,7	65.21,4	7.857,9
VA	26.402,5	42.620,2	7.391,2	10.234,6	77.843,1	59.065,3	9.697,9	11.739,7	34.124,7	32.510,4	54.59,4	7.073,7
h_a^2	0,85	0,93	0,82	0,85	0,93	0,89	0,84	0,78	0,89	0,83	0,85	0,84
h_r^2	0,86	0,62	0,83	0,76	1,39	1,04	0,85	0,85	0,99	0,85	0,71	0,75

Tabela 5. Média (m), aditividade (a), dominância (d) e valor de χ^2 para os caracteres matéria seca da parte aérea (MSP) e matéria seca da raiz (MSR) estimadas em três cruzamentos de milho, nos anos de 2000 e 2001. Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. UFRGS, 2003.

Parâ- m etro	M SP															
	R2 x S5				R2 x S6				R2 x S5				S5 x S6			
	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001
[m]	653,39	466,73	777,11	500,19	579,03	284,17	252,82	180,90	327,51	209,86	251,64	131,29				
[a]	271,72	236,79	107,35	68,34	-134,28	-56,87	91,07	109,65	44,37	66,01	-20,95	-38,51				
[d]	408,59	317,75	307,02	987,67	230,28	357,47	161,34	196,06	100,90	250,90	116,45	173,1				
χ^2	5,13	8,29 *	6,68	19,83 *	1,42	0,38	24,51 *	0,61	8,70 *	1,60	2,12	0,43				

* Valores significativos para o teste qui-quadrado, ao nível $\alpha = 0,05$.

Nos demais cruzamentos o modelo não foi adequado para os dados de MSP em 2001 e MSR em 2000. Este comportamento pode estar relacionado com a interação genótipo x ambiente, que em condições de estresse é mais pronunciada. Os resultados desta análise confirmaram as observações realizadas nas distribuições de frequência, demonstrando a participação efetiva dos efeitos de dominância (Tabela 5).

A menor magnitude para os efeitos aditivos, em todas as populações, deve ser interpretada como um sinal de dispersão de genes relacionados à manifestação da MSP e MSR nos genitores, fazendo com que as estimativas do efeito de aditividade ficassem menores (Tabela 5). Esta hipótese de dispersão de genes entre os pais pode ser apoiada pela elevada variância aditiva observada nos cruzamentos, a qual não é afetada pela presença de genes que aumentam ou diminuem o caráter. O sinal associado às estimativas de aditividade e dominância indica o genitor que concentra o maior número de genes para o incremento do caráter, sendo convencionado o sinal positivo para o P_1 e o negativo para o P_2 (Falconer, 1989). Assim, o sinal positivo de aditividade nos cruzamentos R2 x S5 e R2 x S6 indica que a linhagem tolerante R2 apresenta o maior número de genes para tolerância ao encharcamento do solo.

Conclusões

Os caracteres avaliados, MSP e MSR, são governados por mais de um gene, que atuam de forma complementar entre os genitores estudados.

A herdabilidade de ambos os caracteres é elevada e sugere possibilidade de sucesso através da seleção fenotípica.

A ação gênica de dominância revelou uma grande participação na manifestação de ambos os caracteres.

Referências bibliográficas

ALLARD, R.W. **Principles of plant breeding**. 2. ed. New York: J. Wiley, 1999. 254 p.

BORU, G.; VAN GINKEL, M.; KRONSTAD, W.E.; BOERSMA, L. Expression and inheritance of tolerance to waterlogging stress in wheat. **Euphytica**, Wageningen, v. 117, p. 91-98, 2001.

BUCHER, M.; KUHLEMEIER, C. Long term anoxia tolerance. **Plant Physiology**, Rockville, v. 101, p. 441-448, 1993.

DIAS-FILHO, M.B. Tolerance to flooding in *Brachiaria brizantha* accessions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 4, p. 439-447, 2002.

DIAS-FILHO, M.B.; CARVALHO, C.J.R. Physiological and morphological responses of *Brachiaria spp.* to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 10, p. 1959-1966, 2000.

ELLIS, M.H.; DENNIS, E.S.; PEACOCK, W.J. Arabidopsis roots and shoots have different mechanisms for hypoxic stress tolerance. **Plant Physiology**, Rockville, v. 119, p. 57-64, 1999.

GOMES, A. da S.; CUNHA, N.G.; PAULETTO, E.A. et al. Solos de várzeas. Uso e Manejo: problema físico e perspectiva de solução. In: FEDERACITE. **Solos e Irrigação**. Porto Alegre: Ed. da UFRGS : FEDERACITE, 1992. p. 64-79.

KETATA, H.; EDWARDS, L.H.; SMITH, E.L. Inheritance of eight agronomic characters in a winter wheat cross. **Crop Science**, Madison, v. 16, n. 1-2, p. 19-22, 1976.

KLAMT, E.; KAMPF, N.; SCHNEIDER, P. **Solos de várzea no estado do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Departamento de Solos da UFRGS, 1985. 42 p. (Boletim Técnico de Solos, 4).

LEMKE-KEYES, C.A.; SACHS, M.M. Genetic variation for seedling tolerance to anaerobic stress in maize germoplasm. **Maydica**, Bergamo, v. 34, p. 329-337, 1989.

LIZASO, J.I.; M ELENDEZ, L.M.; RAMIREZ, R. Early flooding of two cultivars of tropical maize. I. shoot and root growth. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 24, n. 7, p. 979-995, 2001.

MATHER, K.; JINKS, J.L. **Biometrical genetics**. 3.ed. London: Chapman and Hall, 1982. 396 p.

MCNEAL, F.H.; QUALSET, C.O.; BALDRIGDE, D.E.; STEWART, V.R. Selection for yield and yield components in wheat. **Crop Science**, Madison, v. 18, p. 795-799, 1978.

SACHS, M.M.; SUBBAIAH, C.C.; SAAB, I.N. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 47, n. 294, p. 1-15, 1996.

SCHILD, L.N.; PARFITT, J.M.B.; PORTO, M.P.; SILVA, C.A.S. Comportamento do milho, em planossolo, sob condições de excesso hídrico. I - Desempenho agrônômico **Agropecuária Clima Temperado**, Pelotas, v. 2, n. 1, p. 97-109, 1999.

SETTER, T.L.; ELLIS, M.; LOURENCE, E.V. et al. Physiology and genetics of submergence tolerance of rice. **Annals of Botany**, London, v. 79, p. 67-77, 1997.

SILVA, A.R. da Tolerância ao encharcamento. In: SIMPÓSIO SOBRE ALTERNATIVAS AO SISTEMA TRADICIONAL DE UTILIZAÇÃO DAS VÁRZEAS DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL, 1984, Porto Alegre. **Trabalhos apresentados...** Brasília: PRO-VÁRZEAS: PROFIR, 1986. p. 166-181.

SILVA, S.D.A.; BARBOSA NETO, J.F.; SILVA, C.F.L e et al. Herança do caráter tolerância ao encharcamento do solo em milho. In: REUNIÃO TÉCNICA ANUAL DO MILHO, 46; REUNIÃO TÉCNICA ANUAL DO SORGO, 29, 2001, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: FEPAGRO/EMATER, 2001. 1 CD-ROM.

VAN OOSTEROM, E.J.; CECCARELLI, S. Indirect selection for grain yield of barley in harsh mediterranean environments. **Crop Science**, Madison, v. 33, p. 1127-1131, 1993.

VAN TOAI, T.T.; FAUSEY, N.R.; McDONALD, Jr., M.B. Alcohol desidrogenase and pyruvate decarboxylase activities in flood tolerant and susceptible corn seeds during flooding. **Agronomy Journal**, Madison, v. 77, p. 753-757, 1985.

VARTAPETIAN, B.B.; JACKSON, M.B. Plant Adaptations to Anaerobic stress. **Annals of Botany**, London, v. 79, p. 3-20, 1997.

VITORINO, P.G.; ALVES, J.D.; MAGALHÃES, P.C. et al. Flooding tolerance and cell wall alterations I maize mesocotyl during hypoxia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 8, p. 1027-1035, 2001.

WINKLER, E.I. Sistema de produção de milho (*Zea mayz* L.) em várzeas irrigáveis do Rio Grande do Sul - 1976 a 1982. In: SIMPÓSIO SOBRE ALTERNATIVAS AO SISTEMA TRADICIONAL DE UTILIZAÇÃO DAS VÁRZEAS DO RIO GRANDE DO SUL, 1984, Porto Alegre. **Trabalhos apresentados...** Brasília: PRO-VÁRZEAS: PROFIR, 1986. p. 202-215.