

NELSON KOBAL  
Engenheiro-Agrônomo  
Assistente da Cadeira de Citologia e  
Genética Geral e da Seção Anexa  
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"  
Universidade de São Paulo

ESTUDOS SÔBRE A GENÉTICA DE COLORAÇÃO NO ENDOSPERMA  
DAS SEMENTES DE MILHO

Tese para Doutorado apresentada à  
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"  
em

30 de Outubro de 1950

40

PROF. JOSÉ DE MELLO MORAES

M. Kobal

ESTUDOS SÔBRE A GENÉTICA DE COLORAÇÃO NO ENDOSPERMA  
DAS SEMENTES DE MILHO

N.KOBAL

Assistente da Secção de Genética  
Escola S.A. "Luiz de Queiroz"  
Universidade de São Paulo

I - INTRODUÇÃO

Apesar de tratar-se de uma das primeiras relações genéticas conhecidas em milho, a coloração do endosperma nas sementes dessa planta, até hoje não tem sua base hereditária suficientemente elucidada.

Nos Estados da América do Norte, o tipo predominante é o dente amarelo, e poucas complicações surgem quando do cruzamento de variedades ou linhagens autofecundadas para a obtenção de híbridos.

Em nosso país, porém, o mercado exige predominantemente o tipo de endosperma duro, laranja, comumente chamado de "Cateto". Mesmo os tipos dente de origem brasileira que temos tido ocasião de examinar, também apresentam uma cor alaranjada, sendo provavelmente oriundos de cruzamentos entre tipos dente, norte ou sul americanos, e o tipo cateto, dado que tem mais endosperma duro que o dente original.

É muito comum, em cruzamentos entre raças de cor laranja obtermos espigas F<sub>2</sub> segregando para diferentes tonalidades de laranja, indo mesmo até o amarelo, com as mais variadas proporções.

Tendo em vista a importância do assunto em nosso meio, e dada a extensa coleção de diferentes introduções com endosperma colorido existentes na Secção de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", iniciámos em 1946 o estudo do problema, tendo em vista as seguintes finalidades:

- 1º) Levantamento do material, para conhecer o número de fatores envolvidos.
- 2º) Análise genética do material mais promissor, para podermos sintetizar linhagens testadoras, para então elucidar as interações mais complexas, porventura existentes.
- 3º) Oportunamente identificar os fatores existentes nas melhores linhagens autofecundadas, para evitar cruzamentos que apresentarão segregações que irão inutilizar os híbridos resultantes.

N. Kobal

O trabalho executado até hoje envolveu grande número de polinizações manuaes e elevado número de contagens, sendo que já se pode ter uma ideia aproximada do número de fatores em jogo, que é elevado, e também podemos já afirmar que o problema é mais complexo que julgando pela maioria dos pesquisadores, que até hoje se ocuparam do assunto.

Chegámos também a conclusão que é muito difícil apresentar em uma única publicação, de forma clara, a exposição de todos os casos de interação genética que surgiram durante nossos estudos.

Assim, nesta tese, vamos tratar apenas dos fatores dominantes de ação independente para a diferença colorido contra branco, e para contraste laranja contra amarelo, no endosperma. Os dados obtidos e em sua maioria já analisados, referentes a outras segregações genéticas, serão publicados a seguir.

#### AGRADECIMENTOS

Todo o material com o qual iniciámos nossos estudos, proveio das coleções de milho comercial e indígena sul americano, da Secção de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", em sua maior parte escolhido pelo Prof. Dr. F. G. Brieger, a quem queremos aqui deixar consignados nossos agradecimentos.

Todos os trabalhos de campo e laboratório foram executados na mesma Secção e agradecemos ao seu Chefe, Prof. Dr. F. G. Brieger a orientação dada no decorrer dos trabalhos e na preparação do manuscrito, como pelas facilidades postas á nossa disposição.

Como auxiliares diretos estiveram a nossa disposição no decorrer do trabalho os Srs. Pedro Broglio e José Broglio. O primeiro foi de grande auxílio na execução de polinizações manuaes que dado o grande número de cruzamentos estritamente recíprocos frequentemente exigiu serviços fora do expediente. O Sr. José Broglio, efetuou, sob nossa supervisão direta as classificações e contagens, fazendo-o sempre de maneira muito eficiente.

A ambos nossos agradecimentos por terem trabalhado além do exigido.

#### II - REVISÃO DA LITERATURA

Daremos aqui uma rápida revisão da literatura, sobre a genética da coloração do endosperma, publicada em várias revistas e livros, por vezes de difícil acesso.

Para maior clareza dividiremos a literatura em 5 partes:

- 1) Gens básicos para coloração.
- 2) Diferentes tonalidades de amarelo.
- 3) Contraste laranja contra amarelo.
- 4) Branco dominante.
- 5) Fatores que afetam a coloração do endosperma indiretamente, porém não colore o mesmo.

1) Gens básicos para coloração - Correns (1899) estudou a relação genética entre a cor amarela e branca do endosperma e deduziu que se tratava de um par de fatores simples, sendo o amarelo dominante sobre o branco. Esse par de fatores foi mais tarde denominado Y/y. Emerson (1921) em seus estudos sobre a coloração de planta em milho (interação dos fatores A-B-P1-) verificou existir uma ligação genética entre um fator determinando a cor amarela dominante no endosperma e o gen P1, localizado no cromossoma 6. Esse fator foi considerado o mesmo descrito por Correns. East (1910) e East e Hayes (1911), descreveram uma segregação em espigas de milho, dando em F<sub>2</sub> a proporção de 15 : 1 grãos com endosperma amarelo para 1 branco, donde concluíram que existiam dois fatores dominantes de ação independente para a cor amarela do endosperma, que denominaram Y/y e Y<sub>2</sub>/y<sub>2</sub>. Segundo esses autores foi encontrada grande dificuldade na separação dos grãos amarelo claro e o duplo recessivo branco. Como o material foi perdido, não sabemos se se tratava realmente de coloração do endosperma, ou do fator Bn/bn (Kvakan 1924) que determina a coloração amarelo na camada de aleurona nas sementes de milho. Eyster (1931) descreveu um par de fatores para cor amarela dominante de endosperma, que esse autor considerou diferente do gen Y/y por valores de ligação genética. Denominou a esse novo gen de Y<sub>2</sub>/y<sub>2</sub>. Porém o teste para ligação genética foi feito com o gen "vivipary 2" que causa germinação prematura nas sementes de milho, ainda na espiga. Dado que vários fatores "vivipary", apresentaram ligação com a cor amarela do endosperma, considera-se hoje que a germinação prematura é que causa a cor amarelada, tratando-se portanto de um efeito pleiotrópico dos gens "vivipary". Como o citado material foi perdido e não foi cruzado com Y/y não se pode saber se era o mesmo gen ou não.

Perry e Sprague (1936) estudaram um novo fator, complementar para Y na coloração do endosperma, que ao mesmo tempo produz uma deficiência de clorofila na planta, semi-letal, e denominado albescens.

O novo par de fatores, localizado no cromossoma 2 por teste trisômico foi denominado Y3/y3. Sua interação com Y/y dá em F2 espigas com segregações de 9 coloridos para 7 brancos. Graner (1947) descreveu a ação de outro par de gens recessivos, Y7/y7, complementar para Y/y e Y3/y3 e que causa endosperma branco e plantas albinas, com efeitos letais.

2) Diferentes tonalidades de amarelo - Emerson (1911) descreveu a ação de um par de fatores dominantes causando coloração amarelo claro no endosperma das sementes de milho. O mesmo foi mais tarde denominado "Pale yellow" (Yp) por E.G. Anderson (1924). Outros tipos amarelo claro foram descritos na literatura, como o "amber yellow" (Babcock e Collins 1918) etc. Hayes e Brewbaker (1926) descreveram um par de fatores para a diferença amarelo forte contra amarelo fraco, ligado com o gen "glossy" do cromossoma 7. Graner (1943 e 1945) descreveu um novo gen para coloração do endosperma, denominado Y5. Esse fator só pode ser classificado em presença de Y-y3y3, aonde muda a cor de branco para amarelo, continuando porém as plantas albescens. É portanto complementar de Y, porém independente de y3.

3) Contraste laranja contra amarelo - Andrés (1939) considera que a diferença laranja dominante contra amarelo é causada por modificadores, mencionando que por seleção as diferentes tonalidades podem ser fixadas em gerações subsequentes do cruzamento laranja contra branco, e dar segregações monofatoriais. Graner (1943, 1945, 1947), afirmando o mesmo, declara que por seleção o complexo de modificadores pode ser levado a dar segregações nítidas, atribuídas a um novo par de fatores  $Y^D/y^d$ , considerando-o aléle de Y.

4) Branco dominante - White (1917) descreveu um fator para endosperma branco dominante sobre a cor amarela, e Hayes (1933) localizou-o no cromossoma 7. A dominância é apenas parcial, para os tipos de coloração mais intensa, sendo que em F1 a cor é amarelo claro, e em F2 temos dominância dos tipos claros, porém com separação muito difícil das diferentes tonalidades. Esse par de fatores foi denominado Wh/wh e melhor seria considerá-lo um diluidor dominante da coloração.

5) Fatores que afetam a cor indiretamente - Qualquer tipo de endosperma amiláceo impossibilita a classificação da cor do endosperma, pois este se apresenta sempre de cor branca até branco-marfim. Só por cruzamentos com outras linhagens de endosperma duro, branco recessivo, poderemos constatar a existência ou não de coloração em tipos dessa natureza. Alguns outros tipos, como os causados pelos fatores

"opaque", afetam também a coloração, diluindo-a fortemente.

Kulkarni (1927) descreveu a existência de um fator dominante que causa a formação de uma zona de endosperma amiláceo na coroa do grão. Esse característico só é classificável em linhagens com endosperma colorido, pois como dissemos o endosperma mole torna-se branco. Esse fator foi denominado "white capped" (Wc).

Kvakan (1924), como já citado, descreveu um par de fatores para a cor amarela até marron, dominante, da camada de aleurona na semente do milho, que denominou "Brown aleurone" (Bn/bn). Como já dissemos, muitos dos tipos amarelos anteriores a esse trabalho são hoje considerados como duvidosos, sendo que o descrito por Emerson (1911), foi por Kvakan considerado como tendo apenas a camada de aleurona colorida.

Resumo - A situação atualmente aceita pode ser apresentada da forma seguinte:

a) Três fatores básicos, dominantes e complementares para a diferença colorido dominante contra branco recessivo.: Y/y, sem efeitos sobre a planta; Y3/y3 quando quando recessivo, endosperma branco e plantas quiméricas, de tecido normal (verde) e albino (sem clorofila), denominadas albescens.; Y7/y7, que igualmente quando recessivo causa endosperma branco, porém com plantas albinas, sem clorofila, sendo portanto um fator recessivo letal. Para que o endosperma seja colorido é necessário que esses três fatores sejam dominantes, pois basta um deles estar presente em forma recessiva, para que o endosperma seja branco. O fator comumente encontrado em tipos brancos é o y/y, pois y3y3, causa plantas albescens, com alta porcentagem de mortalidade, e y7y7 é letal. Portanto até hoje todo milho com endosperma branco, e planta verde, normal, era considerado como sendo da fórmula yy Y3Y3 Y7Y7, desde que autofecundado não apresentasse qualquer deficiência de clorofila.

b) Um par de fatores Wh/wh inibidor, ou melhor, diluidor dominante de coloração.

c) Um par de fatores Y5/y5 complementar para Y/y dando coloração independente de Y3/y3. Assim no caso de Y- y3y3 Y5- o endosperma é amarelo, porém a planta continua albescens. (Interação de Y5/y5 com respeito a Y7/y7, desconhecida).

d) Um par de fatores, dados como aléles múltiplos de  $Y/y$ , para a diferença laranja contra amarelo, oriundo da seleção de um complexo de modificadores e denominado  $Y^D/Y^d$ . Por alguns o contraste laranja dominante contra amarelo é considerado como resultado de uma ação de modificadores, só dando segregações nítidas por seleção.

### III - MATERIAL E MÉTODOS DE TRABALHO

Como já dissemos o Prof. Dr. F. G. Brieger colocou a nossa disposição toda a extensa coleção que reuniu na Seção de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", e que compreende tipos comerciais, (cateto e dente) e indígenas, de praticamente toda a América do Sul, representando os principais tipos conhecidos. Usamos em nosso trabalho material introduzido desde o Rio da Prata (Argentina e Uruguay) até a Colômbia, compreendendo as mais diversas raças.

Com base em trabalhos de outros autores e observações próprias, chegamos a algumas conclusões sobre o sistema de trabalho e as dificuldades a evitar.

De início queremos referir que deveremos ter sempre números elevados, quer de espigas (amostras) quer de grãos (indivíduos) para podermos ter resultados seguros, que permitam uma análise estatística eficiente. Tratando-se de relações genéticas pouco conhecidas, no material, é provável que de uma mesma introdução surjam segregações diferentes. Por outro lado alguma espiga pode se desviar estatisticamente da segregação da linhagem, devido a vários fatores, sobre os quais não entraremos em detalhes, visto que nesta tese não tratamos de nenhum caso aonde isso acontecesse. Não selecionamos o material para obtermos determinadas proporções, porém é obvio que sempre plantamos grãos de espigas que davam contraste nítido de coloração.

Para controle do efeito de dosagem no tecido triploide do endosperma, todos os cruzamentos foram feitos estritamente recíprocos. Para exemplo: a planta A que fornece o polen para polinizar a espiga da planta B, por sua vez recebe o polen da planta B na sua espiga.

A classificação da cor do endosperma só pode ser feita com segurança quando a camada de aleurona não apresenta o colorido amarelo causado pelo fator  $B_n$  já citado. Igualmente qualquer tipo de endosperma mole deve ser eliminado, pois torna o endosperma incolor, ou pelo menos dilue muito a coloração. O tipo de endosperma córneo do pipóca, dificulta a classificação dos tipos amarelo claros e branco,



pelo fato de ser o grão translúcido e apresentar assim uma coloração crêmc. É claro que só poderemos classificar a cor do endosperma em ausência de antocianina na camada de aleurona e de coloração no pericárpio do grão, devendo estas duas camadas serem incolores.

Para termos ideia do número de fatores envolvidos, e do alelismo de alguns fatores, fizemos um lote geral de cruzamentos que será descrito em outro trabalho. Porém sendo um dos resultados incluídos nesta tese, daremos uma ligeira explicação a respeito: escolhemos espigas com segregações monofatoriais laranja dominante contra amarelo. Obtivemos desse material espigas em retrocruzamento. Plantamos separadamente os grãos laranjas (heterozigotos) e os amarelos recessivos. Foram incluídos 10 tipos ou introduções diferentes, com diversas tonalidades de laranja e amarelo. Nesse lote cruzamos entre si os laranjas heterozigotos e os amarelos recessivos. Fizemos retrocruzamentos dos mesmos laranjas com todos os amarelos. Os tipos coloridos, foram cruzados com uma introdução do Paraná, de grãos brancos, dente, provavelmente descendente da variedade Hickory King, e que tivemos verificado ser da fórmula yy. Todos os cruzamentos foram feitos estritamente recíprocos como descrito acima. Dos dados obtidos, apresentamos nesta tese apenas o resultado obtido pelo cruzamento de duas linhagens amarelo recessivo homozigoto (Tabela 1).

Na classificação e contagem, separamos de início, tôdas as tonalidades existentes. Para fins de publicação mantivemos separados apenas os tipos que foram reconhecidos como geneticamente diferentes, ou sejam: laranja, amarelo, amarelo claro e branco.

IV - FATORES DE AÇÃO INDEPENDENTE PARA A COLORAÇÃO DO ENDOSPERMA:

No estudo da análise mendeliana polifatorial, onde vários gens têm efeito fenotípico idêntico, devemos distinguir dois grupos: interação dependente e independente. No primeiro incluem-se tôdas as formas de interação complementar e de epistasia. Na interação independente cada par de fatores age sem ser influenciado pelos outros, como no caso que vamos descrever.

Desde os trabalhos de East e Hayes não foi mais descrito na literatura, nenhum caso de fatores de ação independente, dominantes para a presença de coloração no endosperma das sementes de milho. Como o material foi perdido, não tendo sido testado em relação ao fator B<sub>n</sub> que causa coloração amarela da camada de aleurona, até hoje foi considerada como não existente em milho a segregação bifatorial de 15 para 1.

No plano geral de cruzamentos, que descrevemos no capítulo III, obtivemos em F<sub>1</sub> de um cruzamento entre duas linhagens amarelas homozigotas, recessivas para laranja, uma espiga com 100% de grãos de cor laranja. Plantando os grãos dessa espiga em 1949, tivemos plantas, que autofecundadas deram algumas espigas segregando para as cores laranja, amarelo e branco, e outras, que só segregaram para laranja e amarelo. Foram efetuadas as contagens, que juntamente com os resultados da análise estatística, acham-se na Tabela 1.

Aí poderemos verificar que 15 espigas F<sub>2</sub> segregaram na proporção aproximada de 15 grãos coloridos para 1 branco. Os dados dessa Tabela, como os demais nesta tese, são dados em porcentagens, para maior facilidade de avaliação dos desvios. A porcentagem esperada do tipo branco, na segregação de 15 para 1 é de 6,25. Essa Tabela mostra que tanto os valores de  $\chi^2$  por espiga bem como sua soma são insignificantes. Igualmente o teste  $\chi^2$  para o total dos grãos dá o valor de 0,05, isto é, também insignificante. Obtivemos ainda, como está mostrado na parte inferior da mesma Tabela, 18 espigas que não segregaram para branco.

Provamos assim a existência de dois pares de fatores básicos dominantes, de ação independente para a coloração do endosperma.

Uma das duas linhagens P era evidentemente heterozigota para um dos dois pares de fatores em jogo pois do outra forma não poderíamos obter espigas que não segregam para o tipo duplo recessivo.

M. Kobal

Nos últimos anos, na Secção de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" foram efetuados milhares de cruzamentos entre linhagens e raças com endosperma colorido, tanto entre si, como com outras de endosperma branco. No 1º caso não foi constatada nenhuma segregação para branco, e no 2º apenas a segregação monofatorial de 3 coloridos para 1 branco. Em todos os cruzamentos com linhagens testadoras foi verificado que o fator que segregava era o Y/y, localizado no cromosoma 6, de modo que podemos concluir ser êste o tipo mais frequente. Assim denominamos os dois pares de fatores que descrevemos, de Y/y Y2/y2.

Reservamos a denominação de Y para os fatores básicos para coloração, usando outras letras do alfabeto para os determinadores de tonalidades.

Em outro cruzamento, obtivemos a mesma segregação em F2, como relataremos a seguir:

Estudando um fator que produz espigas ramificadas, causadas porém por um fator instável (Kobal, não publicado), cruzamos a raça de Cateto P-138, laranja homozigota, com um tipo de pipóca pontudo, branco, introdução do Estado de Goyaz. Em F1 obtivemos espigas com 100% de grãos laranja. Em F2 observamos segregação para as cores laranja, amarelo claro e branca. Efetuamos a contagem, que com os resultados da análise estatística acham-se na Tabela II.

Os valores de  $\chi^2$  individuais, bem como sua soma estão abaixo do limite de significância. O teste  $\chi^2$  para o total dos grãos dá o valor também insignificante de 0,04 para a percentagem esperada de 6,25.

Temos portanto mais um caso, em que provamos a existência de dois fatores dominantes de ação independente para a coloração do endosperma.

Obtivemos ainda duas espigas com a segregação monofatorial de 3 coloridos para 1 branco, mostrando que mais uma vez um dos dois pais era heterozigoto para um dos fatores descritos.

Ainda não temos os dados do cruzamento entre os dois tipos brancos duplo recessivos, extraídos dos dois cruzamentos descritos, para saber si se tratam dos mesmos fatores. Porém consideramo-los como idênticos, e denominamos também os dois gens encontrados neste último cruzamento como Y/y Y2/y2.

Fica assim provada a existência de pelo menos dois fatores

M. Kobal

básicos, dominantes, não complementares, de ação independente para a presença de coloração no endosperma do milho, bastando que qualquer um deles seja dominante, para que essa parte das sementes se torne colorida de amarelo ou laranja.

V - FATORES DE AÇÃO INDEPENDENTE PARA O CONTRASTE LARANJA DOMINANTE SOBRE AMARELO.

Como já expusemos na revisão da literatura, a diferença laranja contra amarelo no endosperma em milho, foi considerada até hoje como sendo causada por um complexo de modificadores, de modo que só por seleção poderiam ser obtidas segregações nítidas. Graner, já citado, chamou um fator dominante que resulta da seleção desses modificadores de  $Y^D/Y^d$ , portanto alele de  $Y/y$ .

Em nossos trabalhos, por diversas vezes observamos segregações nítidas em espigas de material não selecionado, cujas contagens se enquadraram perfeitamente em proporções mendelianas. Estudaremos porém, aqui, em detalhe apenas as segregações de dois fatores de ação independente para a diferença laranja dominante sobre amarelo.

Em 1946, de um cruzamento entre duas variedades de Cateto (Colorado Estanzuela x P-104, raça local) todas as espigas F1 não mostraram segregação para tonalidades. Uma espiga F2, autofecundada, apresentou porém uma segregação para laranja e amarelo, nas seguintes porcentagens : 93,65% laranja para 6,35% de amarelos, em um total de 402 grãos. O teste  $\chi^2$  para a percentagem esperada de 6,25 de amarelos, correspondendo a segregação bifatorial de 15:1 deu o valor insignificante de 0,007.

Em outros cruzamentos de Catetos brasileiros com raças da Argentina e Uruguay, obtivemos em 1947 e 1948 a mesma segregação. Na Tabela 3 acham-se os dados referentes a descendentes de 2 espigas cujos grãos foram plantados em 1947 e 1948. Neste último ano obtivemos 26 espigas F2, sendo que 12 não segregaram para amarelo. Concluímos desse fato, que um dos pais era heterozigoto para um dos dois pares de fatores em jogo. Os resultados da análise estatística na mesma Tabela 3 são todos insignificantes, provando se tratar realmente de uma segregação 15:1.

Nas Tabelas 4 e 5 acham-se expostos a contagem e os resultados da análise estatística de descendentes de dois outros cruzamentos. Vemos também aqui, que o teste  $\chi^2$  para cada espiga, como a soma dos

M. Kobal

mesmos, dá valores insignificantes, para a frequência esperada de 6,25%. O  $\chi^2$  para o total da Tabela 4 dá o valor de 1,45 e para o total da Tabela 5 0,08, resultados estes também insignificantes. Perante êsses dados, concluímos que está comprovado nos quatro casos a segregação de 15 laranjas para um amarelo, causada por dois fatores dominantes de ação independente. Denominamos êsses dois pares de fatores de Or/or, Or<sub>2</sub>/or<sub>2</sub> (Orange).

Dado que, cronologicamente se tratava da primeira segregação dêsse tipo observada em milho, resolvemos prolongar o estudo até a geração F<sub>4</sub>, e em números relativamente elevados.

Em 1947, plantamos separadamente os grãos da primeira espiga descrita. Separamos duas tonalidades distintas de laranja, que na análise juntamos, visto não haver sido observado diferença genética. Os grãos amarelos foram de uma só tonalidade, e autofecundados deram espigas com 100% de amarelos. Os descendentes dos grãos laranja, têm sua contagem e os resultados da análise estatística na Tabela 6. Aí vemos que nenhum dos  $\chi^2$  parciais ou totais para as frequências esperadas foi estatisticamente significativo, assim como também a soma dos mesmos. Nesta Tabela, como era esperado, temos espigas segregando bi e monofatorialmente, além de outras que não segregam para amarelo, por ter um dos dois pares de fatores em estado dominante homozigoto.

Em 1948 plantamos os grãos de espigas F<sub>2</sub> de novos cruzamentos, e de F<sub>2</sub> obtidos em 1947. Analisamos 392 espigas, com um total de 114.562 grãos. Êsses dados acham-se compreendidos nas Tabelas de nº 6 a 21, e são apresentados da seguinte maneira:

No título das Tabelas 6 a 17 damos o tipo da segregação da espiga mãe, indicando si se trata de espigas autofecundadas ou retrocruzadas, Indicamos também si se trata de geração F<sub>3</sub> ou F<sub>4</sub>.

Na parte superior de cada Tabela, damos os dados das espigas autofecundadas e na parte inferior os dos retrocruzamentos. Respectivamente á esquerda temos as espigas com segregação monofatorial, e á direita as monofatoriais. Afim de evitar confusões entre a segregação monofatorial F<sub>2</sub> de 3:1 e a mesma segregação obtida em retrocruzamentos bifatoriais, chamaremos a êstes últimos de 1:3.

Abaixo dos totais por linhagem em cada Tabela colocamos o número de espigas autofecundadas ou retrocruzadas que não segregam para amarelo.

Nas Tabelas 18 e 19, organizamos frente a frente os dados por espiga, de retrocruzamentos estritamente recíprocos, respectivamente mono e bifatoriais, necessários para decidir se existe efeito de

M Kozal

dosagem no endosperma triploide, ou qualquer efeito citoplasmático.

Na Tabela 20 resumizamos os resultados obtidos levando em consideração as espigas mães. Assim, descendentes de 15:1 são as espigas que descendem de espigas autofecundadas com segregação bifatorial, etc. Não levamos em consideração si se tratam de espigas F3 ou F4. É claro que só apresentam segregação os descendentes de grãos laranja das espigas que segregaram, dado que como já dissemos o fenotipo amarelo autofecundado sempre deu espigas com 100% de grãos amarelo.

Finalmente, na última Tabela (21) fizemos um novo sumário de todas as espigas cujos dados foram incluídos neste capítulo, segundo a segregação que apresentaram, fazendo uma análise estatística para os totais obtidos. Aqui incluímos espigas F2, F3 e F4. A soma total de espigas (amostras) e grãos (indivíduos) analisados acham-se na parte inferior da mesma Tabela.

Os dados das Tabelas 3 a 17 não necessitam de uma descrição detalhada, pois nenhum dos valores de  $\chi^2$  é significativo, sendo todos menores que o respectivo valor em 1% do limite de precisão.

Assim ficou provada a existência de dois pares de fatores dominantes de ação independente para a diferença laranja contra amarelo no endosperma das sementes em milho, bastando que um dêles seja dominante para que o grão se apresente de cor laranja, naturalmente condicionado aos fatores básicos para coloração. Esses dois genótipos apresentam fenótipos indistinguíveis. Apenas os grãos da fórmula  $oror\ or2or2$  são amarelo.

Os resultados das Tabelas 18 e 19 provam ainda a inexistência de efeitos de dosagens ou de natureza citoplasmática.

Existe porém uma irregularidade nos dados que se torna evidente quando analisamos o número de espigas que dão determinadas proporções mendelianas.

Na proporção mendeliana de 15 laranja para 1 amarelo (em 16) deveríamos esperar dos descendentes que o grupo dos 15/16 laranja dividir-se-ia em 3 classes: 7/16 que não segregariam, 4/16 que dariam segregações bifatoriais e 4/16 que dariam segregações monofatoriais, quando autofecundados. Porém os dados observados e que constam da primeira parte da Tabela 20, divergem das frequências esperadas como vemos a seguir:

M. Kobal.

	<u>Observadas</u>	<u>Esperadas</u>	<u><math>\chi^2</math></u>
Não seg.	46	67,66	6,95
Bifatorial	52	38,66	4,57
Monofatorial	47	38,66	1,78
	<u>145</u>	<u>144,98</u>	<u>13,13</u>

Estando comprovada a significância das diferenças entre os valores observados e esperados procuramos achar explicação para esta situação anômala; isto é, que a segregação em cada espiga de qualquer geração é perfeitamente normal quando a segregação das plantas, que por sua vez darão a segregação mendeliana esperada, é anormal.

Anomalias correspondentes foram também observadas nos descendentes dos retrocruzamentos bifatoriais; os descendentes dos grãos laranja deveriam dar apenas segregação bifatorial mas obtivemos os seguintes resultados:

	<u>Bifatorial</u>	<u>Monofatorial</u>
Tabela 10	12	9
Tabela 11	14	11
Tabela 12	0	27

Dêstes dados devemos ainda tirar a conclusão de que a segregação não somente é anormal, mas que seu grau de anomalia é variável.

Podemos afastar a hipótese de contaminação, pois nesse caso deveríamos esperar que as segregações por espiga mostrassem proporções aberrantes e, que os descendentes dos duplos recessivos amarelo autofecundados, mostrassem grãos laranja. Os dados das Tabelas provam que não existem anomalias por espiga, e cerca de 100 espigas autofecundadas com 100% de grãos amarelos não mostraram nenhum grão laranja.

Não encontramos nenhum sinal de esterilidade, e o exame citológico não mostrou anomalia em nenhum dos 10 cromosomas, sendo a meiose dos microsporocitos aparentemente normal.

A hipótese de trabalho que adotamos é a seguinte:

a) Um dos dois fatores Or/or Or2/or2 mutável para recessivo.

b) A mutação só se dá quando os dois fatores são representados por um aléle dominante e outro recessivo, isto é, nos

N. Kobal.

heterozigotos duplos. Podemos concluir isso dos seguintes dados:

Espigas homozigotas para um dos dois pares de fatores nunca deram descendentes que segregassem.

Espigas com segregação monofatorial, isto é, heterozigotas para um e homozigotas para outro fator não mostraram aberrações em seus descendentes.

Descendentes de espigas duplamente heterozigotas, tanto autofecundadas como retrocruzadas apresentaram alterações nos resultados.

c) A freqüência de mutação é variável, como já foi mostrada acima, pelo resumo das Tabelas 10, 11 e 12.

d) A mutação aparentemente só afeta os embriões pois nunca encontramos grãos mosaico de endosperma laranja e amarelo.

Não consideramos porém os fatos citados acima como suficientes para provar a nossa hipótese de trabalho pois esta foi formulada "a posteriori", adaptada pois aos nossos dados.

Para prová-la estamos fazendo testes especiais.

Existem porém na literatura casos análogos e que foram explicados pelos mesmos princípios. Em milho, citaremos apenas os trabalhos de Rhoades (1938) sobre a elevação da freqüência de mutação do a, causada pelo gen Dt, e de Emerson (1929), aonde êsse autor achou que a taxa de mutação do gen para pericarpio "variegata" é maior no estado heterozigoto do que no homozigoto.

Devemos porém frisar que essa alteração dos resultados na segregação por planta, em nada afeta a situação básica que ficou provada, isto é, a existência de 2 fatores dominantes de ação independente, para a diferença laranja contra amarelo no endosperma do milho.

#### CONCLUSÕES

Como citamos, eram reconhecidos como necessários para a presença de coloração no endosperma da semente em milho os fatores Y/y, Y3/y3 e Y7/y7, complementares, os dois últimos com efeito pleiotrópico sobre a formação de clorofila. Comprovamos nesta tese a existência de outro fator dominante, Y2/y2, com ação independente do fator Y/y, de maneira que os grãos com Y, ou Y2 dominantes apresentam coloração.

O contraste laranja contra amarelo no endosperma, tem uma base genética muito variada. Apresentamos nesta tese apenas o con-



M. Kobal

traste laranja dominante contra amarelo, causada por dois pares de fatores de ação independente, denominados Or/or Or2/or2. Escolhemos apenas esse tipo de segregação, entre os muitos que encontramos no decorrer dos nossos trabalhos, por dar a mesma proporção bifatorial em F2, ou seja a proporção 15:1, até hoje considerada inexistente em milho.

Como em ambos os casos, trata-se de ação de gens dominantes, sendo apenas um suficiente para dar o efeito fenotípico dominante, é perfeitamente possível que linhagens autofecundadas, variedades ou raças, aparentemente homocigotas, o sejam de fato apenas para um dos dois pares de fatores, enquanto o outro pode segregar livremente, sem mostrar qualquer efeito fenotípico. A heterocigotia só poderá ser constatada, quando cruzamos indivíduos aparentemente homocigotos dominantes, que porém são heterocigotos para um dos dois pares de fatores. Esta situação apresenta a possibilidade de causar grandes inconvenientes nos programas de melhoramento. Como exemplo, citamos os cruzamentos entre as raças de tipo Cateto local, com variedades do Rio de Prata, de onde extraímos os dados para provar a existência dos fatores Or/or e Or2/or2. Aqui, as variedades sulinas entraram no cruzamento para a introdução de precocidade e melhor altura de planta. Porém a segregação observada de 15 grãos laranja para 1 amarelo, inutilizou comercialmente o híbrido, que seria ótimo sob outros pontos de vista.

Igualmente, sem o conhecimento do problema, poderíamos ser levados a pensar em contaminações, dado as interações possíveis entre os fatores descritos.

Tendo ficado provado que existem dois fatores independentes, determinando a diferença laranja dominante contra amarelo, não poderemos mais considerar, como querem Andrés e Graner, já citados, que esse contraste é apenas determinado por modificadores, ou que uma seleção deles, considerado como aléle de Y/y, seja o único determinante dessa diferença. É claro que pelo menos um dos dois fatores Or/or Or2/or2 não poderá estar localizado no mesmo locus do gen Y/y.

O problema é bastante complexo, e temos dados que nos levam a pensar em interações, como aliás é comum em milho.

Conhecemos nessa planta, numerosos fatores com efeito fenotípico idêntico, bastando uma referência aos gens que determinam a presença de antocianina na camada de aleurona (A-42-C-R). Porém esses fatores apresentam diferença entre si, seja pela série de aléles múltiplos, ou pela natureza de seus efeitos pleiotrópicos conhecidos.

M. Kobal.

Os fatores descritos nesta tese, não mostram nenhuma diferença no efeito de sua ação fenotípica, e não constatamos nenhum efeito pleiotrópico. Assim poderemos ser levados a pensar em fatores duplicados, tidos como indicação de autoploidia. Porém tal interpretação, não tem a mínima base em milho.

### SUMÁRIO

1) Fizemos uma revisão da literatura sobre a coloração do endosperma nas sementes de milho.

2) Provamos a existência de um par de fatores Y2/y2 dominantes, de ação independente e idêntica aos já conhecidos Y/y. Heterozigotos duplos autofecundados, dão em F2 a segregação bifatorial de 15 grãos coloridos para 1 branco.

3) Constatamos também a existência de dois pares de fatores dominantes, Or/or Or2/or2, com o mesmo efeito dominante independente, dando o duplo heterozigoto autofecundado, em F2, a segregação de 15 grãos laranja para 1 amarelo.

4) A análise estatística, pelo teste  $\chi^2$  não mostra nenhum valor estatisticamente significativo, seja individual ou total.

5) Na interação dos fatores Or/or e Or2/or2, apesar da segregação nas espigas ser normal, como dito acima, surgiram anomalias quando estudamos descendentes de grãos de espigas com segregação bifatorial. Adotamos a seguinte hipótese de trabalho como a única que se coaduna com o caso: em indivíduos duplamente heterozigotos, um dos dois fatores é instável, mutando para recessivo, de modo que nos descendentes aparecem segregações monofatoriais. A mutação tem que dar-se muito cedo no desenvolvimento dos embriões e é limitada a esta fase da ontogenia. A frequência da mutação é variável.

M. Kobel

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, E.G. - 1924 - Genetics factors for yellow endosperm color in maize. Papers Michigan Acad. Sc. Arts and Letters. 4:51-54.
- ANDRES, J. MA. - 1939 - Analisis genetico del color de endosperma en algunos maices comerciales argentinos. Univ. Buenos Ayres - Fac. Agron. Vet. Tomo I, Fasc. III: 1-25.
- BALCOCK, E.B. and COLLINS, J.L. - 1918 - Genetics Laboratory Manual. Mc.Graw Hill Book Co. N.Y.
- CORRENS, C. - 1899 - Untersuchungen Über die Lenien bei Zea Mays. Ber. Deut. Bot. Gesell. 17:410-417.
- EAST, E.M. - 1910 - A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. Amer. Nat. 44: 65-82.
- EAST, E.M. and HAYES, H.K. - 1911 - Inheritance in maize. Conn. Agr. Exp. Sta. Bul. 167: 1-442.
- EMERSON, R.A. - 1911 - Latent colors in maize. Ann. Rept. Amer. Breeder's Assoc. 6: 233-237.
- \_\_\_\_\_ - 1921 - The genetic relations of plant colors in maize. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Memoir 39: 1-159.
- \_\_\_\_\_ - 1929 - The frequency of somatic mutations in variegated pericarp of maize. Genetics 14: 488-511.
- EMERSON, R.A., BEADIE, G.W. and FRASER, A.C. - 1935 - A Summary of linkage studies in maize. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Mem. 180, pp. 3-83.
- GRANER, E.A. - 1943 - Genética da cor amarela laranja nas sementes de milho. Rev. da agric. 18: 443-445.
- \_\_\_\_\_ - 1945 - Yellow orange endosperm in maize. Amer. Nat. 79: 187-192.
- \_\_\_\_\_ - 1947 - Gen y7 complementar de Y1 e Y3 para a coloração amarela laranja da semente de milho. Rev. Agric. 22: 42-54.
- HAYES, H.K. - 1933 - Linkage relations between dominant white endosperm and glossy seedling, gl 1 in maize. Abstract - Amer. Nat. 67:75.
- HAYES, H.K. and H.E. BREWBAKER - 1926 - Factors for color of aleurone and endosperm in maize. Amer. Jour. Soc. Agron. 18: 761-767.

M. Kobal.

KULHARWII, C.C. - 1927 - Inheritance studies of white capping in yellow dent maize. Michigan Acad. Sci. Arts and Letters Papers 6: 253-273.

KVAKAN, P. - 1924 - The inheritance of brown aleurone in maize. Cornell Agr. Exp. Sta. Mem. 83: 3-22.

FERRY, H.S. and G.F. SPRAGUE - 1936 - A second chromosome gene Y3, producing yellow endosperm in maize. Jour. Amer. Soc. Agron. 28: 990-996.

RHOADES, M.M. - 1938 - Effect of the Dt gene on the mutability of the  $a_1$  allele in maize. Genetics 23: 377-395.

WHITE, ORLAND E. - 1917 - Inheritance of endosperm color in maize. Amer. Jour. of Bot. 4:396-406.

TABELA 1

F2

M. Kobal.

Nº 1949	N	% Lar.	% Amar.	% Branco	Z <sup>2</sup> Branco
6-934 ⊕	437	59,50	32,72	7,78	1,75
8-934 ⊕	349	72,78	21,78	5,44	0,39
12-934 ⊕	307	75,24	19,22	5,54	0,26
15-934 ⊕	552	68,30	23,91	7,79	2,23
17-934 ⊕	635	68,50	23,46	8,03	3,43
25-934 ⊕	399	69,92	26,06	4,01	3,42
27-934 ⊕	267	61,05	34,83	4,12	2,07
28-934 ⊕	504	69,05	23,61	7,34	1,02
29-934 ⊕	374	67,11	25,13	7,76	1,45
38-934 ⊕	481	69,44	24,95	5,61	0,34
40-934 ⊕	459	55,77	38,99	5,23	0,81
40-934 ⊕	287	56,10	36,93	6,97	0,25
42-934 ⊕	375	73,87	19,73	6,40	0,04
45-934 ⊕	411	63,26	31,87	4,87	1,34
47-934 ⊕	599	68,45	27,21	4,34	3,73
15 espigas	6.436	66,46	27,36	6,18	22,54
2-934 ⊕	210	79,05	20,95	--	--
5-934 ⊕	155	78,07	21,93	--	--
14-934 ⊕	218	71,10	28,90	--	--
18-934 ⊕	376	73,94	26,06	--	--
19-934 ⊕	206	48,06	51,94	--	--
20-934 ⊕	358	72,07	27,93	--	--
21-934 ⊕	221	76,92	23,08	--	--
24-934 ⊕	327	74,62	25,38	--	--
26-934 ⊕	180	73,33	26,67	--	--
32-934 ⊕	308	70,46	29,54	--	--
34-934 ⊕	305	76,39	23,61	--	--
37-934 ⊕	328	77,44	22,56	--	--
46-934 ⊕	367	67,30	32,70	--	--
48-934 ⊕	173	75,15	24,85	--	--
49-934 ⊕	298	74,50	25,50	--	--
51-934 ⊕	191	71,73	28,27	--	--
52-934 ⊕	213	81,22	18,78	--	--
53-934 ⊕	162	75,93	24,07	--	--
18 espigas	4.596	73,08	26,92	--	--

M. Kobal.

TABELA 2

Nº 1948	N	% Lar.	% Am. Cl.	% Branco	X <sup>2</sup> Branco
2-118 ⊕	313	65,81	26,84	7,35	0,65
10-118 ⊕	334	74,55	17,07	8,38	2,59
13-118 ⊕	262	79,77	15,65	4,58	1,25
18-118 ⊕	290	73,10	17,24	9,66	5,76
28-118 ⊕	213	77,46	17,85	4,69	0,88
33-118 ⊕	350	77,71	15,72	6,57	0,06
37-118 ⊕	226	78,32	19,03	2,65	4,99
48-118 ⊕	355	73,80	22,26	3,94	3,23
8 espigas	2.343	74,89	18,96	6,15	19,41
5-118 ⊕	320	73,44	---	26,56	0,42
23-118 ⊕	276	78,26	---	21,74	1,56
	596	75,68		24,32	1,98

TABELA 3  
P-102 x Colorado Estanzuela  
F<sub>2</sub>

*A Kobal.*

Nº 1947	N	% Am.	X <sup>2</sup>		
17-594 ⊕	302	8,28	2,12		
18-594 ⊕	361	6,09	0,02		
35-594 ⊕	395	4,81	1,40		
3 espigas X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,000 <sup>2</sup>	1.058	6,24	3,54		
13-595 ⊕	362	6,63	0,09		
24-595 ⊕	172	9,88	3,87		
2 espigas X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,86	534	7,68	3,96		
5 espigas X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,60	1.592	6,72	7,50		
<u>Nº 1948</u>				<u>Não segregam</u>	
				<u>Nº 1948</u>	<u>N</u>
38-464 ⊕	312	6,41	0,01		
39-464 ⊕	272	6,25	0,00		
7-464 ⊕	146	6,16	0,00 <sup>2</sup>	14-464 ⊕	318
37-464 ⊕	287	5,92	0,05	16-464 ⊕	373
28-464 ⊕	163	4,29	1,07	17-464 ⊕	421
36-464 ⊕	247	4,05	2,04	26-464 ⊕	237
8-464 ⊕	165	3,64	1,92	30-464 ⊕	245
7 espigas X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,20	1.592	5,40	5,10	5 espigas	1.594
5-465 ⊕	408	7,35	0,84	1-465 ⊕	184
14-465 ⊕	257	7,00	0,25	2-465 ⊕	340
11-465 ⊕	427	6,56	0,07	4-465 ⊕	436
38-465 ⊕	236	6,36	0,00 <sup>3</sup>	9-465 ⊕	388
34-465 ⊕	273	5,86	0,07	15-465 ⊕	468
16-465 ⊕	331	5,74	0,15	29-465 ⊕	423
13-465 ⊕	219	5,02	0,56	40-465 ⊕	498
7 espigas X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,05	2.151	6,37	1,95	7 espigas	2.737
14 espigas X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,54	3.743	5,96	7,05	10 espigas	4.331
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,03	5.335	6,19	14,05		

M. Kobal

TABELA 4  
Cuarenton Estanzuela x P-138

F<sub>2</sub>

Nº 1948	N	N Am.	% Am.	X <sup>2</sup>
2-179/48 ⊕	409	20	4,89	1,29
4-179/48 ⊕	386	20	5,18	0,75
8-179/48 ⊕	278	17	6,12	0,01
10-179/48 ⊕	307	18	5,86	0,08
11-179/48 ⊕	381	22	5,77	0,15
21-179/48 ⊕	375	23	6,13	0,01
	2.136	120	5,62	2,29

TABELA 5  
P-138 x Colorado Pergamino

F<sub>1</sub>

Nº 1948	N	N Am.	% Am.	X <sup>2</sup>
7-964/48 ⊕	347	26	7,49	0,91
19-964/48 ⊕	360	20	5,59	0,29
22-964/48 ⊕	420	21	5,00	1,12
7-965/48 ⊕	340	22	6,47	0,03
	1.467	89	6,07	2,35



TABELA 6

M. Robal

F<sub>3</sub> - 1947 - Descendentes de 15:1

Nº 1947	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1947	N	% Am.	X <sup>2</sup>
15:1				3:1			
3-932 @	494	8,10	2,89	40-932 @	414	27,78	1,71
2-933 @	195	9,23	2,96	11-932 x 30-933	224	29,46	2,32
27-933 @	372	7,80	1,52	6-933 x 5-932	206	22,82	0,52
34-933 @	513	4,29	3,33	3 espigas	844	27,01	4,55
4 espigas	1.574	6,93	10,73	X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,83			
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,24							
1:3				1:1			
32-932 x 2-934	563	28,06	2,81	14-932 x 23-934	245	48,98	0,10
16-933 x 36-934	127	18,90	2,52	15-933 x 6-934	305	50,49	0,03
24-934 x 10-932	139	22,30	0,54	33-933 x 7-934	119	49,58	0,01
2-934 x 32-932	91	27,47	0,30	23-933 x 14-932	269	44,98	2,71
36-934 x 16-933	422	22,99	0,91	4 espigas	938	48,40	2,85
5 espigas	1.342	24,96	7,08	X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,96			
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,001							
9 espigas que não segregam com 2.413 grãos laranja							

TABELA 7

F<sub>4</sub> - 1948 - Descendentes de 15:1

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
15:1				3:1			
7-477 @	375	7,73	1,40	6-477 @	242	21,90	1,24
18-477 @	302	7,28	0,55	9-477 @	245	21,65	1,46
4-477 @	346	6,65	0,09	35-478 @	300	30,67	5,14
10-477 @	287	6,27	0,000 <sup>2</sup>	37-478 @	232	29,31	2,30
13-477 @	220	4,09	1,75	23-478 @	310	38,71	2,23
				20-478 @	433	22,86	1,06
5 espigas	1.530	6,60	3,79	6 espigas	1.762	25,77	13,50
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,32				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,56			
4 espigas que não segregam com 1.322 grãos laranja							

TABELA 8

M. Kobel

F<sub>3</sub> - 1948 - Descendentes de 15:1

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
15:1				3:1			
64-568 ⊕	214	8,41	1,70	52-568 ⊕	223	31,84	5,56
16-568 ⊕	103	7,77	0,41	41-568 ⊕	202	29,70	2,38
29-568 ⊕	299	7,02	0,30	10-568 ⊕	392	25,77	0,12
42-568 ⊕	303	6,93	0,24	14-568 ⊕	138	25,36	0,01
17-568 ⊕	307	6,19	0,00 <sup>2</sup>	12-568 ⊕	319	25,08	0,00 <sup>1</sup>
100-568 ⊕	262	4,96	0,74	90-568 ⊕	373	24,93	0,00 <sup>9</sup>
46-568 ⊕	166	4,22	1,17	36-568 ⊕	243	23,87	0,17
11-568 ⊕	301	3,99	2,62	55-568 ⊕	179	20,11	2,28
8-568 ⊕	203	3,94	1,85	10-569 ⊕	227	28,19	1,25
99-568 ⊕	128	3,13	2,13	74-569 ⊕	170	27,65	0,64
16-569 ⊕	152	8,55	1,37	49-569 ⊕	206	26,70	0,32
15-569 ⊕	302	7,62	0,97	82-569 ⊕	279	25,45	0,03
91-569 ⊕	382	7,59	1,17	40-569 ⊕	316	25,00	0,00
92-569 ⊕	246	7,32	0,48	95-569 ⊕	259	24,32	0,06
21-569 ⊕	277	5,42	0,33	80-569 ⊕	169	23,08	0,55
87-569 ⊕	271	4,80	0,97	73-569 ⊕	170	22,35	0,64
				1-569 ⊕	124	21,77	0,69
				41-569 ⊕	136	16,91	4,75
16 espigas	3.916	6,18	16,45	18 espigas	4.125	25,21	19,31
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,03				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,09			
1:3				1:1			
67-568 x 10-570	151	29,80	1,86	60-568 x 21-580	128	50,78	0,03
32-568 x 14-575	368	24,73	0,01	24-568 x 20-573	388	47,94	0,66
5-568 x 7-573	83	24,10	0,04	3-578 x 13-568	486	54,53	3,99
68-568 x 2-575	65	16,92	2,26	54-569 x 32-573	147	51,02	0,06
14-575 x 32-568	247	30,77	4,39	25-578 x 27-569	340	50,88	0,11
42-569 x 13-580	294	29,93	3,85	18-580 x 32-569	319	49,84	0,00 <sup>5</sup>
88-569 x 16-580	460	23,04	0,94	32-573 x 54-569	369	48,78	0,22
83-569 x 14-580	299	21,05	2,49				
26-578 x 28-569	371	27,49	1,23				
13-580 x 42-569	345	21,45	2,32				
10 espigas	2.683	25,20	19,39	7 espigas	2.177	50,67	5,07
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,06				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,39			
15 espigas que não segregam com 3.310 grãos laranja							

TABELA 9

F<sub>4</sub> - 1948 - Descendentes de 15:1

M. Kobal.

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
15:1				3:1			
80-571 ⊕	377	6,37	0,01	49-572 ⊕	214	25,70	0,06
72-571 ⊕	236	3,39	3,29				
25-572 ⊕	422	6,64	0,11				
90-572 ⊕	355	4,51	1,83				
4 espigas	1.390	5,47	5,24				
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,44							
1:3				1:1			
88-571 x 22-578	184	26,63	0,26	98-571 x 47-580	401	51,12	0,20
60-571 x 31-573	292	23,63	0,29	14-578 x 66-571	490	49,59	0,03
49-571 x 29-573	131	22,90	0,31	61-572 x 14-578	355	53,80	2,05
4-572 x 10-580	129	27,91	0,58	69-572 x 1-578	447	53,69	2,43
92-572 x 33-573	435	22,30	1,69	28-572 x 12-573	154	49,35	0,03
23-578 x 15-572	81	27,16	0,20	96-572 x 26-580	368	47,55	0,88
35-573 x 72-572	182	30,22	2,64	1-578 x 19-572	97	54,64	0,84
33-573 x 92-572	130	19,23	2,31	26-580 x 96-572	182	47,80	0,35
8 espigas	1.564	24,49	8,28	8 espigas	2.494	50,92	6,81
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,22				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,84			

18 espigas que não segregam com 4.787 grãos laranja

TABELA 10

F<sub>4</sub> - 1947 - Descendentes de retrocruzamentos 1:3

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
15:1				3:1			
25-481 ⊕	294	9,18	4,31	14-481 ⊕	349	25,50	0,05
29-481 ⊕	248	8,87	2,91	12-481 ⊕	361	24,65	0,02
24-481 ⊕	346	8,67	3,46	32-481 ⊕	504	23,81	0,38
13-481 ⊕	421	8,32	3,08	39-481 ⊕	191	23,04	0,39
23-481 ⊕	431	8,12	2,57	7-481 ⊕	335	22,99	0,72
26-481 ⊕	300	8,00	1,57	21-481 ⊕	217	21,66	1,29
11-481 ⊕	352	7,10	0,43	6 espigas	1.957	23,81	2,85
33-481 ⊕	271	7,01	0,27	X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,48			
28-481 ⊕	444	6,98	0,40	1:1			
37-481 ⊕	378	6,08	0,02	6-481 x 27-483	581	49,91	0,002
17-481 ⊕	306	5,88	0,07	4-481 x 13-483	377	49,07	0,13
27-481 ⊕	142	3,52	1,81	1-481 x 9-483	193	47,67	0,42
12 espigas	3.933	7,48	20,90	3 espigas	1.151	49,26	0,55
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 10,16				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,25			

M. Kobal

TABELA 11

F<sub>4</sub> - 1948 - Descendentes de retrocruzamentos 1:3

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
15:1				3:1			
17-484 ⊕	411	8,03	2,22	10-484 ⊕	504	25,40	0,04
11-484 ⊕	205	7,80	0,84	2-485 ⊕	205	29,76	2,48
12-484 ⊕	439	7,52	1,21	9-485 ⊕	322	27,02	0,70
33-484 ⊕	227	6,61	0,05	35-485 ⊕	397	25,44	0,04
38-484 ⊕	424	6,60	0,09	4-485 ⊕	281	24,20	0,10
2-484 ⊕	501	6,59	0,10	21-485 ⊕	464	22,84	1,15
25-484 ⊕	496	6,45	0,03	39-485 ⊕	225	20,89	2,03
35-484 ⊕	534	5,06	1,29	7 espigas	2.398	24,94	6,54
36-485 ⊕	430	7,91	2,02	X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,005			
3-485 ⊕	219	7,76	0,85				
38-485 ⊕	371	6,47	0,03				
20-485 ⊕	348	3,45	3,33				
12 espigas	4.605	6,60	12,06				
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,96							
1:3				1:1			
16-485 x 37-486	354	21,75	1,99	15-484 x 2-486	340	46,47	1,69
36-485 x 15-485	207	29,95	2,71	2-486 x 15-484	313	47,60	0,72
2 espigas	561	24,78	4,70	12-485 x 13-486	434	44,47	5,31
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,01				14-486 x 11-485	403	49,38	0,06
				4 espigas	1.490	46,91	7,78
				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 5,69			

M. Kobal

TABELA 12

Descendentes de retrocruzamento 1:3

Nº 1948	N	% Am.	$\chi^2$	Nº 1948	N	% Am.	$\chi^2$
3:1				1:1			
28-574 ⊕	197	28,93	1,62	13-574 x 18-578	133	57,14	2,71
4-574 ⊕	124	27,42	0,39	7-574 x 53-575	334	55,39	3,88
29-574 ⊕	350	25,71	0,09	10-574 x 2-575	269	51,30	0,18
9-574 ⊕	227	25,55	0,04	22-574 x 15-575	360	51,11	0,18
41-574 ⊕	420	24,52	0,05	15-574 x 8-575	354	50,00	0,00
49-574 ⊕	209	24,40	0,04	30-574 x 3-575	309	49,51	0,03
46-574 ⊕	326	24,23	0,10	1-574 x 4-578	491	48,47	0,46
45-574 ⊕	161	24,22	0,05	16-574 x 7-575	82	47,56	0,20
44-574 ⊕	420	23,33	0,62	39-574 x 37-578	360	47,50	0,90
36-574 ⊕	272	23,16	0,49	12-574 x 18-578	348	47,41	0,93
14-574 ⊕	334	22,75	0,90	18-574 x 32-578	218	43,12	4,13
40-574 ⊕	388	18,56	8,58	4-578 x 1-574	137	46,72	0,59
12 espigas	3.428	23,92	12,97	18-578 x 13-574	129	55,81	1,74
$\chi^2_T = 2,13$				7-575 x 20-574	97	49,49	0,01
				37-578 x 39-574	162	48,15	0,22
				15 espigas	3.783	49,75	15,96
				$\chi^2_T = 0,09$			

M. Kobal

TABELA 13

F<sub>4</sub>-1948 - Descendentes 3:1 ⊕

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
3:1			
21-487 ⊕	229	24,89	0,00 <sup>1</sup>
3-487 ⊕	177	22,60	0,54
11-488 ⊕	282	29,79	3,45
40-488 ⊕	205	27,32	0,59
8-488 ⊕	315	27,30	0,89
4-488 ⊕	209	26,79	0,36
20-488 ⊕	308	26,30	0,28
28-488 ⊕	262	25,19	0,01
37-488 ⊕	271	25,09	0,00 <sup>1</sup>
14-488 ⊕	319	23,82	0,24
21-488 ⊕	185	21,62	1,13
11 espigas	2.762	25,71	7,49
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,74			
2 espigas que não segregam com 263 grãos			

TABELA 14

F<sub>4</sub>-1948 - Descendentes 3:1 ⊕

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
3:1			
30-490 ⊕	408	25,98	0,21
34-490 ⊕	178	20,79	1,68
37-491 ⊕	476	28,78	3,63
12-491 ⊕	237	28,27	1,35
13-491 ⊕	242	27,69	0,93
31-491 ⊕	315	26,65	0,46
4-491 ⊕	250	26,40	0,26
38-491 ⊕	478	26,15	0,34
35-491 ⊕	248	25,40	0,02
2-491 ⊕	284	25,36	0,02
7-491 ⊕	334	24,25	0,10
28-491 ⊕	282	24,11	0,12
6-491 ⊕	380	23,95	0,22
20-491 ⊕	208	22,60	0,64
14 espigas	4.320	25,72	9,98
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,19			
1:1			
1-491x2-492	463	47,52	1,14
12 espigas que não segregam com 3.175 grãos			

H. Kobel

TABELA 15

F<sub>4</sub>-1948 - Descendentes de 3:1 ⊕

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
	3:1				1:1		
26-576 ⊕	316	25,95	0,15				
24-576 ⊕	437	25,17	0,01	17-576 x 44-578	437	49,08	0,16
1-576 ⊕	219	23,74	0,13	44-578 x 17-576	435	52,18	0,83
27-576 ⊕	171	22,81	0,44	43-578 x 33-576	354	52,26	0,72
53-577 ⊕	234	30,77	4,15	55-577 x 19-578	404	51,98	0,63
23-577 ⊕	487	30,18	6,97	44-577 x 9-580	242	48,76	0,15
12-577 ⊕	289	29,76	3,49	65-577 x 41-578	404	47,77	0,80
16-577 ⊕	114	28,07	0,57	6-577 x 16-580	412	47,57	0,97
24-577 ⊕	359	25,91	0,16	15-577 x 41-580	282	47,16	0,91
77-577 ⊕	455	25,71	0,12	47-577 x 17-580	108	43,52	1,81
22-577 ⊕	313	25,56	0,05	41-580 x 15-577	427	48,24	0,53
75-577 ⊕	271	25,46	0,03	9-580 x 44-577	306	48,69	0,21
84-577 ⊕	142	25,35	0,01	17-580 x 47-577	441	50,57	0,06
39-577 ⊕	403	25,31	0,02	19-578 x 55-577	440	50,68	0,08
49-577 ⊕	335	25,08	0,00	49-578 x 86-577	501	49,90	0,00 <sup>a</sup>
2-577 ⊕	271	24,73	0,01				
21-577 ⊕	368	24,73	0,01	14 espigas	5.243	49,57	7,36
68-577 ⊕	294	24,49	0,04	X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,39			
18-577 ⊕	356	24,44	0,06				
64-577 ⊕	440	23,18	0,78				
35-577 ⊕	382	23,04	0,78				
48-577 ⊕	246	22,76	0,66				
32-577 ⊕	346	22,54	1,12				
8-577 ⊕	266	21,43	1,81				
24 espigas	7.514	25,27	21,57				
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,29							
24 espigas que não segregam com 7.569 grãos laranja							

M. Kobal

TABELA 16

Descendentes de retrocruzamento 1:1  
F<sub>4</sub>-1948

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
3:1			
19-493 ⊕	219	29,22	2,08
4-493 ⊕	257	23,79	1,97
36-493 ⊕	286	25,87	0,12
20-493 ⊕	245	25,71	0,07
21-493 ⊕	174	25,29	0,01
30-493 ⊕	275	24,36	0,06
28-493 ⊕	223	22,87	0,54
22-493 ⊕	127	22,84	0,32
23-493 ⊕	231	22,51	0,76
16-493 ⊕	283	21,91	1,44
10 espigas	2.320	25,00	7,37
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,00			
1:1			
13-493 x 14-494	222	43,65	0,16
14-494 x 13-493	220	41,36	6,57
16-494 x 24-493	336	46,73	1,44
3 espigas	778	45,76	8,17
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 5,59			

TABELA 17

Descendentes de retrocruzamento 1:1  
F<sub>4</sub>-1948

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
3:1			
7-579 ⊕	626	28,43	3,93
45-579 ⊕	307	28,34	1,83
35-579 ⊕	172	27,91	0,78
12-579 ⊕	374	27,81	1,58
46-579 ⊕	400	26,75	0,65
11-579 ⊕	152	26,32	0,14
41-579 ⊕	415	26,78	0,13
15-579 ⊕	252	25,40	0,02
29-579 ⊕	209	25,36	0,01
49-579 ⊕	138	24,47	0,03
10-579 ⊕	275	23,27	0,44
30-579 ⊕	298	21,81	1,62
4-579 ⊕	128	21,09	1,04
13-579 ⊕	206	19,42	3,42
14 espigas	4.002	25,74	15,62
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,17			
1:1			
25-579 x 22-580	421	50,36	0,02
22-579 x 33-580	267	49,06	0,09
7-580 x 1-579	389	49,10	0,13
33-580 x 22-579	171	51,46	0,15
4 espigas	1.248	49,84	0,39
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,01			



M. Kobal

TABELA 18

Retrocruzamentos 1:1 recíprocos

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
15-484 x 2-486	340	46,47	1,69	2-486 x 15-484	313	47,60	0,72
13-494 x 14-494	222	48,65	0,16	14-494 x 13-493	220	41,36	6,57
54-569 x 32-573	147	51,02	0,06	32-573 x 54-569	369	48,78	0,22
13-574 x 18-578	133	57,14	2,71	18-578 x 13-574	129	55,81	1,74
1-574 x 4-578	491	48,47	0,46	4-578 x 1-574	137	46,72	0,59
39-574 x 37-578	360	47,50	0,90	37-578 x 39-574	162	48,15	0,22
17-576 x 44-578	487	49,08	0,16	44-578 x 17-576	435	52,18	0,83
15-577 x 41-580	282	47,16	0,91	41-580 x 15-577	427	48,24	0,53
44-577 x 9-580	242	48,76	0,15	9-580 x 44-577	306	48,69	0,21
47-577 x 17-580	108	43,72	1,81	17-580 x 47-577	441	50,57	0,06
55-577 x 19-578	404	51,93	0,63	19-578 x 55-577	440	50,68	0,08
22-579 x 33-580	267	49,06	0,09	33-580 x 22-579	171	51,46	0,15
12 espigas	3.483	48,92	9,73	12 espigas	3.550	49,30	11,92
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 1,63				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,70			

TABELA 19

Retrocruzamentos 1:3 recíprocos

Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>	Nº 1948	N	% Am.	X <sup>2</sup>
32-568 x 14-575	368	24,73	0,01	14-575 x 32-568	247	30,77	4,39
42-569 x 13-580	294	29,93	3,85	13-580 x 42-569	345	21,45	2,32
92-572 x 33-573	435	22,30	1,69	33-573 x 92-572	130	19,23	2,31
3 espigas	1.097	25,16	5,55	3 espigas	722	24,25	9,02
X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,01				X <sup>2</sup> <sub>T</sub> = 0,22			

M. Kobal

TABELA 20  
Quadro geral - F<sub>3</sub> e F<sub>4</sub>

Nº 1948	Nº espiga	N	N Am.	% Am.	X <sup>2</sup> <sub>T</sub>	ΣX <sup>2</sup>
<u>Descendentes de 15:1</u>						
15:1	29	8.410	528	6,28	0,0129	36,21
1:3	23	5.589	1.394	24,94	0,1073	34,75
3:1	28	6.945	1.777	25,59	1,2893	37,32
1:1	19	5.609	2.827	50,40	0,3589	14,73
46 espigas que não segregam com 11.852 grãos laranja						
<u>Descendentes de 1:3</u>						
15:1	24	8.538	598	7,00	8,20	32,96
1:3	42	561	139	24,78	0,01	4,70
3:1	25	7.783	1.884	24,21	2,59	22,36
1:1	22	6.379	3.148	49,35	1,08	24,29
<u>Descendentes de 3:1 ⊕</u>						
3:1	49	14.596	3.720	25,49	1,87	39,04 <sup>3</sup>
1:1	15	5.706	2.819	49,40	0,82	9,00 <sup>2</sup>
38 espigas que não segregam com 11.007 grãos laranja						
<u>Descendentes de 1:1</u>						
3:1	24	6.322	1.610	25,47	0,74	22,99
1:1	7	2.026	978	48,27	2,43	8,56
<u>Total</u>	<u>297</u>	<u>96.605</u>				

TABELA 21  
Classificação por segregações  
F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> e F<sub>4</sub>

Nº 1948	Nº espiga	N	N Am.	% Am.	X <sup>2</sup> <sub>T</sub>	ΣX <sup>2</sup>
15:1	82	25.386	1.665	6,43	1,43	38,36
1:3	25	6.150	1.533	24,93	0,02	39,45
3:1	126	35.646	8.991	25,22	0,92	121,71
1:1	63	19.720	9.772	49,55	1,60	56,53
Não seg.	96	27.170	---	---	---	---
<u>Total</u>	<u>392</u>	<u>114.562</u>	<u>---</u>	<u>---</u>	<u>---</u>	<u>---</u>