

ESTUDO COMPARATIVO DA FREQUÊNCIA DE QUIASMAS
EM MICROSPORÓCITOS, EM DIVERSAS VARIEDADES E
LINHAGENS AUTOFECONDADAS DE MILHO (*Zea mays*, L.)

NELSON RIVAS VILLAMIZAR

Orientadora : Dra. Margarida Rodrigues Lopes de Aguiar

Dissertação apresentada à Escola Superior de
Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade
de São Paulo, para obtenção do título de Mes-
tre em Genética e Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Abril, 1976

À minha família

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

O autor deseja expressar seus agradecimentos:

- À Professora Margarida Lopes Rodrigues de Aguiar, pela orientação prestada na realização deste trabalho.
- Aos docentes do Instituto de Genética pelos ensinamentos recebidos.
- Ao Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIP), pela bolsa de estudos concedida.
- Aos Professores Roland Vencovsky, José Branco de Miranda Filho e Natal Antonio Vello e aos colegas Shiguenori Kajeya e Paulo Kageyama, pelas sugestões a respeito da análise estatística.
- Aos Professores Ernesto Paterniani e Gehard Bandel e aos colegas do Curso de Pós-Graduação, pelo incentivo e apoio.
- Aos Senhores Doutores Galdstone Drummond, Pesquisador da AGROCERES S.A. e Luís T. de Miranda, Pesquisador do Instituto Agronômico do Estado de São Paulo, em Campinas, por colocarem à nossa disposição uma parte do material estudado.
- Aos funcionários do Instituto de Genética, pelas atenções recebidas.
- À Sr.^a Tekla Eunice Klar, pelo excelente trabalho de apresentação.

INDICE

	Página
1. RESUMO	1
2. INTRODUÇÃO	3
3. REVISÃO DA LITERATURA	5
3.1. Frequência de quiasmas e a de crossing-over	5
3.2. Frequência de quiasmas e sistema reprodutivo.....	6
3.2.1. Espécies alógamas e autógamas	6
3.2.2. Espécies alógamas e autofecundação.....	9
3.2.3. Espécies autógamas e cruzamento.....	13
4. MATERIAL E MÉTODOS	14
4.1. Material.....	14
4.2. Métodos	17
4.2.1. Coleta de microsporócitos para análise citológica e preparação de lâminas	17
4.2.2. Observação das lâminas e coleta de dados.....	17
4.2.3. Análise estatística dos dados.....	19
5. RESULTADOS	26
5.1. Frequência de quiasmas em três fases da diacinese.....	26
5.2. Frequência de quiasmas nas linhagens	26
5.3. Frequência de quiasmas nas populações originais.....	28

	Página
5.4. Frequência de quiasmas das linhagens vs populações ori <u>g</u> inais	29
5.5. Frequência de quiasmas e falta de associação cromossô <u>m</u> ica	35
6. DISCUSSÃO	38
6.1. Frequência de quiasmas nas linhagens	38
6.2. Frequência de quiasmas nas linhagens vs populações ori <u>g</u> inais	40
7. CONCLUSÕES	44
8. SUMMARY	46
9. LITERATURA CITADA	48
APÊNDICE 1	55
APÊNDICE 2	57

LISTA DE TABELAS

	Página
Tabela 1	8
Tabela 2	16
Tabela 3	21
Tabela 4	58
Tabela 5	59
Tabela 6	60
Tabela 7	61
Tabela 8	62
Tabela 9	63
Tabela 10	64
Tabela 11	65
Tabela 12	66
Tabela 12a.....	67
Tabela 13	68
Tabela 13a.....	69
Tabela 14	29
Tabela 15	70
Tabela 16	71
Tabela 17	34
Tabela 18	35
Tabela 19	72
Tabela 20	73
Tabela 21	74

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1	31
Figura 2	31
Figura 3	32
Figura 4	33
Figura 5	36
Figura 6	36

1. RESUMO

Este estudo foi realizado como uma contribuição para o melhor entendimento do controle genético da formação de quiasmas em milho (*Zea mays*, L.), bem como da variabilidade em populações autofecundadas e de polinização livre.

Foram feitas contagens de quiasmas em microsporócitos de seis variedades de milho: IAC 1, Jac Duro, Cateto São Simão, Jac Mole, Asteca e Centralmex, além de duas linhagens autofecundadas que provieram de cada variedade. Os univalentes foram contados quando se apresentaram.

A estrutura do experimento foi hierárquica. As análises de variância da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} e de variância das variâncias transformadas em $\log_{10}(s^2 + 1)$, foram feitas segundo esse tipo de classificação. Outros testes complementares foram utilizados.

As variedades foram organizadas em relação à média da frequência de quiasmas por célula. I. variedades Jac Duro (19,13) e Asteca (18,86). II. variedades Asteca (18,86), Jac Mole (18,76) e Centralmex

(18,62). III. variedade IAC 1 (17,09).

As linhagens derivadas da autofecundação de uma variedade diferiram entre si, exceto na variedade Asteca. Todas as linhagens mostraram uma média inferior e uma variância maior na frequência de quiasmas do que as variedades de onde provieram.

Foi observado nas linhagens, uma superioridade na variância entre células dentro de plantas, assim como maior heterogeneidade da mesma quando comparadas com as variedades. A variância entre células dentro de uma planta pode ser resultado das divergências no estado de desenvolvimento entre núcleos geneticamente similares, nos quais podem ocorrer diferentes graus de terminalização dos quiasmas e assincronia na divisão da meiose. É possível que a ocorrência de estabilidade nas variedades possa ser atribuída à estabilidade dos heterozigotos.

O número de univalentes que se apresentaram nas linhagens das variedades Jac Mole, Jac Duro e Centralmex foi altamente correlacionado com uma menor contagem de quiasmas.

Sugere-se que o controle genético da formação de quiasmas está relacionado com o sistema reprodutivo. A autofecundação em milho conduz a um desbalanceamento genético, o qual ocasiona uma diminuição na frequência de quiasmas, um aumento da variância e o aparecimento de univalentes.

2. INTRODUÇÃO

A variabilidade genética de uma população é resultado da ação de uma série de fatores - taxa de mutação, frequência de quiasmas, curso da meiose, grau de fertilidade, sistema de reprodução, todos sob controle genético e sujeito à ação da seleção natural. Portanto, os estudos dos mecanismos genéticos que controlam a variabilidade são de grande importância, não somente como uma contribuição para um melhor conhecimento da evolução dos organismos, mas como uma elucidação dos fatores que produzem a própria variabilidade.

Sabemos que a variação na frequência de quiasmas está relacionada com produção de variabilidade genética dentro das populações e que tal variação deve exercer um papel importante na resposta adaptativa das populações (BUDNER e PARSONS, 1962). Neste sentido, tem-se utilizado a frequência de quiasmas como um índice que estima a quantidade de recombinação genética possível nos indivíduos de uma população. Os índices altos favorecem a flexibilidade dos indivíduos para adaptar-se a longo prazo e um índice de recombinação baixo favorece a adaptação para ambientes está -

veis (STEBBINS, 1972).

Diversos estudos têm colaborado para uma melhor compreensão do controle genético da formação de quiasmas. Comparações entre espécies alógamas e autógamas pertencentes ao mesmo gênero de plantas, têm mostrado que a frequência de quiasmas é mais alta em plantas autógamas (GRANT, 1958; ZARCHI et alii, 1972). Por outro lado, estudos feitos em centeio, uma planta alógama, evidenciaram que em linhagens com alto grau de autofecundação, a frequência de quiasmas era menor, quando comparada com a de híbridos entre estas linhagens (REES e THOMPSON, 1956, 1958).

Alguns modelos de controle gênico têm sido propostos, mas de uma maneira geral, as evidências sugerem que o controle genotípico da formação de quiasmas se dá através de um sistema poligênico, além de uns poucos genes maiores (REES e THOMPSON, 1956, 1958; SINHA e RAO, 1967; PANDEY, 1972).

O presente estudo foi desenvolvido como uma contribuição para um melhor entendimento do controle genético da formação de quiasmas em milho, bem como da variabilidade em populações autofecundadas e de polinização livre. Por isso, comparou-se a frequência de quiasmas por microsporócitos e sua respectiva variância por planta em diversas variedades de milho e linhagens autofecundadas, extraídas dessas variedades.

3. REVISÃO DA LITERATURA

3.1. Frequência de quiasmas e a de crossing-over

A maioria dos citologistas e geneticistas tem aceito que o quiasma é a expressão citológica do crossing-over na meiose. Existe um grande número de evidências que apoiam esta correspondência. Segundo HENDERSON (1969) há quatro razões: a) as evidências de que a quebra e a troca de segmentos de cromossomos devem estar envolvidos na formação de quiasmas e isto deve conduzir ao crossing-over genético. Por exemplo, o comportamento de bivalentes heteromórficos em meiose. b) as evidências de que se dão trocas citologicamente detectáveis, quando ocorrem trocas em genes marcadores. d) a similaridade entre frequência de quiasmas e frequência de crossing-over.

A formação de quiasmas é importante geneticamente porque envolve a troca de cromatina entre cromossomos homólogos e isto é a recombinação intracromossomal. De fato, complementa a recombinação intercromossomal ou segregação na primeira divisão da meiose. Neste sentido, DARLINGTON

(1963) criou o Índice de Recombinação que é dado pela soma do número haplóide de cromossomos da espécie mais a frequência média de quiasmas em todos os cromossomos de uma célula meiótica.

STEBBINS (1971) indicou que a relação entre frequência de quiasmas e a de crossing-over é tão estreita, que a quantidade de recombinação possível numa população que se reproduz sexuadamente por alogamia pode ser estimada pela frequência de quiasmas.

HENDERSON (1969) considerou que os quiasmas têm também uma função física de manter a associação entre cromossomos homólogos, para que a segregação seja regular. Há espécies que têm meiose sem quiasmas, porém com um tipo excepcional de pareamento na metáfase I, que facilita a segregação regular dos cromossomos. Apesar da ausência de quiasmas, essas espécies não são estéreis, nem apresentam univalentes. Essa associação pode caracterizar machos ou fêmeas mas, em nenhum caso, tem sido encontrado em ambos os sexos (JOHN e LEWIS, 1965).

3.2. Frequência de quiasmas e sistema reprodutivo

3.2.1. Espécies alógamas e autógamas

Tem sido aceito (WESTERGAARD, 1958) que a evolução deve ter se dado no sentido de plantas hermafroditas ou monóicas, para dióicas, a fim de facilitar a alogamia, o que conduziria a uma maior variabilidade na população. Por outro lado, sabe-se (STEBBINS, 1950) que muitas espécies de plantas autógamas derivaram de alógamas. Isto se observa em muitos casos

em que as variedades cultivadas são autógamas, enquanto que as originais selvagens são alógamas, como no caso do tomate (*Lycopersicum esculentum* L.) (PATERNIANI, 1974).

Uma série de fatores teriam contribuído para o sucesso da autogamia nesses casos. Inclusive, as plantas teriam que enfrentar o problema de produzir suficiente variabilidade, para sobreviver às modificações ambientais. Neste sentido, alguns estudos sobre a frequência de quiasmas, como um índice de variabilidade, têm apresentado resultados interessantes.

GRANT (1958) organizou alguns dados de frequência de quiasmas, da literatura, que complementamos com estudos mais recentes, como pode se ver na Tabela 1. Quando comparou a frequência de quiasmas em espécies do mesmo gênero, porém de diferentes hábitos de reprodução, notou em cada caso, que uma baixa frequência de quiasmas está correlacionada com alogamia e uma alta frequência de quiasmas com autofecundação.

As mesmas conclusões foram encontradas por ZARCHI et alii (1972), em duas espécies de trigo, uma autógama e outra alógama. A diferença entre as duas espécies em frequência de quiasmas parece ser de pouca significância: $13,55 \pm 0,03$ na autógama e $13,23 \pm 0,04$ na alógama. Esta diferença, no entanto, torna-se mais expressiva quando se examinam os quiasmas intersticiais: $0,92 \pm 0,08$ em *Triticum longissimum*, autógama, quando comparada com $0,28 \pm 0,04$ em *T. speltoides*, alógama.

STEBBINS (1971) considerou que um baixo índice de recombinação em espécies alógamas e um alto índice em espécies autógamas são formas

Tabela 1 - Frequência de quiasmas e sistema de reprodução em vários grupos de plantas

Gêneros e espécies	Sistema reprodutivo	Número de quiasmas		Autor
		por bivalente	Diacinese Metáfase I	
<i>Agropyron parishii</i>	Alógama	-	2,01	STEBBINS
<i>Agropyron pauciflorum</i>	Parcialmente autógama	-	2,14	VALENCIA
<i>Elymus glaucus</i>	Autógama	-	2,21	eVALENCIA,
<i>Sitanion jubatum</i>	Autógama	-	2,79	1946
<hr/>				
<i>Sorghum intrans, brevicallosum, stipoidesum</i>	Autoincompatível	1,14	1,08	
<i>Sorghum leioclachum</i>	Autoincompatível	1,90	-	GARBER,
<i>Sorghum purpureo-sericeum</i>	Autocompatível	2,02	1,90	1950
<i>Sorghum versicolor</i>	Autocompatível	2,25	2,04	
<hr/>				
<i>Collinsia tincloria</i>	Predominantemente alógama	-	1,20	
<i>Collinsia heterophylla, concolor</i>	Predominantemente alógama	-	1,32	GARBER,
<i>Collinsia corymbosa</i>	Predominantemente alógama	-	1,75	1956
<i>Collinsia sparsiflora, childei, violacea, verna</i>	Autógama	-	1,85	
<hr/>				
<i>Gilia capitata chamissonis</i>	Predominantemente alógama	1,84	1,12	GRANT,
<i>Gilia schilloaeifolia</i>	Predominantemente alógama	-	1,16	1952,
<i>Gilia millefoliata</i>	Autógama	2,30	1,85	1954
<hr/>				
<i>Triticum speltooides</i>	Alógama	1,89	-	ZARCHI
<i>Triticum longissimum</i>	Autógama	1,93	-	et alii, 1972

alternativas para assegurar temporariamente uma redução na quantidade de recombinação. Isso garante a fixação de combinações gênicas em situações onde sua retenção tem alto valor adaptativo, o que seria muito importante na colonização de novo habitat. Quando uma população adquire baixo índice de recombinação e autogamia, sua capacidade de variação genética pode reduzir-se tanto, que facilmente poderia desaparecer ante mudanças ambientais.

Em vista destes resultados, PANDEY (1972) propôs um modelo de controle genético da variabilidade em organismos superiores. De acordo com esse modelo, genes reguladores e sistema de reprodução, estão integrados num mecanismo regulador, que serve de controle na produção da variabilidade. Dentro do modelo proposto, dos alelos de genes reguladores de formação de quiasmas, os genes dominantes seriam os que suprimem a recombinação e os recessivos os que incrementam a mesma. Portanto, a polinização cruzada diminuiria a recombinação entre cromossomos homólogos. Com a autogamia, seria produzida uma homozigose nos locos recessivos, estimulando a recombinação e produzindo nova variação. A recombinação total de um organismo resultaria de um balanceamento entre genes dominantes e recessivos.

3.2.2. Espécies alógamas e autofecundação

LAMM (1936) estudou os efeitos citológicos da autofecundação em centeio (*Secale cereale* L.), uma espécie alógama. Observou que a frequência de quiasmas em célula mãe de grãos de pólen das linhagens, foi usualmente menor do que nas variedades de onde provieram. Da mesma forma, a variabilidade da frequência de quiasmas foi maior nas linhagens e também

ocorreram irregularidades da meiose. O referido autor observou que onde havia alta frequência de quiasmas, como ocorre nas populações, a correlação para frequência de quiasmas entre diferentes cromossomos foi negativa, enquanto que nas linhagens não houve essa correlação, pois a frequência de quiasmas por célula era menor. Neste sentido MATHER (1936) havia proposto um limite superior para o número de quiasmas numa célula. Em populações de centeio foi alcançado esse limite e tal competição entre bivalentes por um limitado número de quiasmas conduz a uma correlação negativa entre número de quiasmas, para diferentes cromossomos.

REES (1955, 1957), REES e THOMPSON (1956, 1958) e THOMPSON (1956) conduziram estudos sobre variáveis citológicas, incluindo a frequência de quiasmas de célula mãe de grãos de pólen em linhagens autofecundadas de centeio e seus respectivos híbridos. Os autores concluíram que as diferenças em frequência de quiasmas são controladas poligenicamente e que a superioridade dos híbridos na frequência de quiasmas foi, em parte, devido a interações não alélicas. Observaram também que a estabilidade da frequência de quiasmas foi maior em heterozigotos do que em homozigotos.

REES e THOMPSON (1956) concluíram que em centeio, a seleção natural age sobre a frequência de quiasmas, ao nível de planta, antera, célula e bivalente. Há um controle genético que é diferente entre esses níveis.

REES (1957) encontrou uma alta significância estatística quando comparou famílias das gerações F_3 , F_4 e F_5 que provieram do cruza-

mento entre duas linhagens de centeio. Cada família tinha significantemente menor número de quiasmas que aquela de onde se originou. O referido autor considera que essa diminuição na freqüência de quiasmas, em sucessivas gerações de autofecundação, se deve à recombinação dos genes responsáveis por esse caráter.

REES e NAYLOR (1960) mostraram quão sensível é o controle da freqüência de quiasmas. Dentro de uma antera de centeio, foi encontrada uma variação significativa na freqüência de quiasmas, a qual é provavelmente influenciada pelo sistema de distribuição de nutrientes ou outras substâncias para a antera durante seu desenvolvimento. Estes autores também observaram que a variação da freqüência de quiasmas foi mais homogênea em genótipos heterozigóticos do que em genótipos homozigóticos.

Todos estes estudos em centeio indicam que quando a heterozigose é alta, o sistema genético de centeio é adaptado para produzir uma alta freqüência de quiasmas.

Encontra-se pouca informação na literatura, em relação à freqüência de quiasmas em linhagens endogâmicas de milho. ZECEVIC (1962, 1963), comparando linhas autofecundadas por três gerações, observou que média e variância da freqüência de quiasmas em microsporócitos, decresce à medida que aumenta o grau de endogamia. O referido autor sugere a possibilidade de usar a freqüência de quiasmas na avaliação do grau de homozigose, em linhagens endogâmicas de milho.

Em organismos superiores, o pareamento cromossômico é necessário para um eficiente crossing-over e freqüência de quiasmas e também para uma disjunção ordenada dos cromossomos (SYBENGA, 1972).

Vários estudos têm mostrado como a frequência de quiasmas e crossing-over são alterados em decorrência de genes que ocasionam uma falta de pareamento total e parcial entre homólogos.

BEADLE (1933) observou em famílias autofecundadas de milho e portadores de genes assinaptivos, que não houve pareamento dos cromossomos homólogos desde paquíteno e nem a formação de quiasmas. Constatou que a frequência de quiasmas por bivalente, foi muito menor em diplóteno, diacinese e metáfase I, em plantas com assinapse, quando comparadas com plantas normais.

MAGUIRE (1968) trabalhando com cromossomos de *Tripsacum* adicionados a milho, concluiu que a correlação entre pareamento e crossing over dos cromossomos homólogos foi tão forte que quando o pareamento ocorreu, foi detectado no crosing-over.

RHOADES (1968) revelou que o pareamento em plantas heterozigóticas para certas deficiências cromossômicas poderia variar sistematicamente no paquíteno e também que houve forte correlação do pareamento com crossing-over.

Segundo SINHA e MOHOPATRA (1969), há um efeito de compensação na frequência de quiasmas entre cromossomos de milho, quando os pares de univalentes estão presentes. Essa compensação ocorreria através de um aumento na quantidade dos quiasmas em alguns cromossomos, quando em outros, diminuiria ou estariam ausentes. Não obstante, observando os dados desses autores, a tendência da compensação por eles apontada é pouco consistente.

Foi demonstrado através de vários trabalhos que falhas de pareamento cromossômico no paquíteno de linhagens de milho autofecundado, pode ser consequência das condições ambientais, além das modificações de origem genética (POWER e DAHL, 1937; MAGUIRE, 1961; MORRIS e ISIKAN, 1964).

MAGUIRE (1964) encontrou em linhagens autofecundadas de milho uma perda de pareamento entre cromossomos homólogos de um ou mais bivalentes em paquíteno, assim como, um aumento progressivo do número de univalentes da diacinese para a metáfase I. Em mais de 90% de células com univalentes havia dois univalentes por célula.

BUTNARU (1974) estudando a meiose de linhagens de milho observou como as anormalidades foram comuns nesses materiais, especialmente a falta de associação de cromossomos aumentava nas células desde a primeira até a sexta geração de autofecundação.

3.2.3. Espécies autógamas e cruzamento

PERSON (1956) encontrou uma excessiva falta de associação cromossômica em híbridos intervarietais de trigo (*Triticum aestivum* L.) quando comparados com as variedades dos quais se originaram. O referido autor considera que essa falta de associação nos genótipos heterozigóticos é causada pela grande quantidade de aneuplóides produzidos.

RILEY e KIMBER (1961) observou uma falta de recombinação ao nível de cromossomos homólogos ocorrida em consequência da falta de associação cromossômica.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Material

Em decorrência dos poucos estudos existentes neste campo, foi possível manter-se um critério amplo na escolha dos cultívars de milho. Foram incluídas seis variedades e duas linhagens autofecundadas que provieram de cada variedade.

As variedades IAC 1 e Asteca, assim como as linhagens da variedade Asteca, foram obtidos no Instituto Agronômico do Estado de São Paulo, em Campinas, cedidas pelo Dr. Luiz T. de Miranda. As outras linhagens estudadas, além das variedades Jac Mole e Jac Duro, são originárias do programa de melhoramento desenvolvido pelo Dr. G. A. Drummond, na Fazenda Experimental da Companhia de Sementes AGROCERES S.A., em Jacarezi - nho. O Departamento e Instituto de Genética, da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, cederam as variedades Cateto São Simão e Centralmex.

A seguir, é feita uma apresentação do material utilizado:

IAC 1: sintético formado por quatro linhagens de milho cateto e seis linhagens de milho dentado. As linhagens são: I_p 48-5-3, I_p 365-4-1, I_p 398, Linea 1 da Colombia, I_p 701, I_p 723, SLP 103, T_x 303 e PD (MS) 6 (MIRANDA, 1972).

Jac Duro: composto de milhos catetos. Contém um híbrido simples cateto da AGROCERES S.A., as variedades Cateto São Simão e Cateto de Minas Gerais e as populações WP-5 e WP-8 provenientes do Instituto de Genética da ESALQ. Foi submetido à seleção massal por várias gerações (Informação pessoal do Dr. G. R. Drummond).

Jac Mole: composto dentado, formado pela variedade Asteca, populações WP-2 e WP-13, sintético IPEACS e um híbrido dentado da AGROCERES S.A. Foi selecionado massalmente por várias gerações (Informação pessoal do Dr. G. R. Drummond).

Asteca: composto dentado formado por milhos dentados provenientes do México. Este material foi submetido à seleção massal (MIRANDA, 1966).

Centralmex: geração avançada do cruzamento entre Piramex e América Central, com posterior seleção entre e dentro de famílias meios irmãos. Compreende essencialmente germoplasma Tuxpeño (PATERNIANI, 1968).

Cateto São Simão: variedade de milho cateto, mantida pela Estação Experimental do Ministério da Agricultura, em São Simão.

As linhagens 1 e 2 obtidas de cada variedade e o número de gerações de autofecundação estão apresentados na Tabela 2.

Tabela 2 - Número de gerações de autofecundação das linhagens 1 e 2

Variedade	Número de gerações de autofecundação	
	Linhagem 1	Linhagem 2
IAC 1	2	2
Jac Duro	6	4
Cateto São Simão	14	14
Jac Mole	6	6
Asteca	8	9
Centralmex	2	2

Para uma melhor compreensão da terminologia que identificará os materiais foi introduzido o termo "tipo". São considerados três tipos: população original, linhagem 1 e linhagem 2.

O tipo populações original refere-se à variedade de onde as linhagens foram obtidas.

Os tipos linhagem 1 e linhagem 2 compreendem os materiais em diferentes graus de autofecundação.

4.2. Métodos

4.2.1. Coleta de microsporócitos para análise citológica e preparação de lâminas

A metodologia empregada foi a mesma utilizada por BLUMENS-CHEIN (1964).

Os microsporócitos foram coletados de plantas cultivadas no campo experimental do Departamento e Instituto de Genética, durante o ano agrícola 1974-1975. A coleta do material foi feita na fase de desenvolvimento da planta, enquanto a meiose estava ocorrendo nas anteras. Foram coletadas de 10-15 inflorescências de cada tipo.

As inflorescências foram fixadas durante 24-48 horas com etanol acético (3 partes de álcool absoluto e uma parte de ácido acético glacial). Após esse período, o material foi transferido para álcool 70% no qual permaneceu durante 4 horas. Em seguida, foi transferido para novo álcool 70% e conservado no congelador à temperatura de -3 a 0° até o momento de ser utilizado.

O preparo das lâminas foi feito colocando-se uma antera na lâmina e sobre ela uma ou duas gotas do corante carmim propiônico a 1%; a antera foi dissecada com agulhas de ferro, separando-se os microsporócitos dos tecidos das paredes.

4.2.2. Observação das lâminas e coleta de dados

As lâminas foram observadas um dia após o seu preparo. Para

a contagem de quiasmas, utilizaram-se dez plantas das linhagens e populações originais. Em cada planta, foram observadas vinte células, na fase de diacinese tardia. Identificou-se essa fase quando nas lâminas havia a ocorrência de algumas células em metáfase I.

Contaram-se os pares de univalentes por células, quando estes estavam presentes.

A escolha de microsporócitos em diacinese e não em metáfase para contagem de quiasmas foi motivada por várias razões. Na literatura revista, a maioria dos estudos que se referem a contagens de quiasmas em milho, foram realizadas em diacinese da prófase meiótica. Além disso, a própria experiência demonstrou que erros de contagem de quiasmas na diacinese tornam-se insignificantes quando comparados com observações feitas na metáfase I.

Uma vez decidida a contagem de quiasmas na diacinese, estudou-se o melhor período desta fase para realização das mesmas. Para isso, foram analisadas vinte células mãe de grãos de pólen em duas plantas das linhagens e população original da variedade Centralmex. A contagem de quiasmas foi feita nas fases inicial, intermediária e final da diacinese.

Considerou-se como fase inicial quando mais de $3/4$ dos microsporócitos de uma antera estavam em diacinese, na ausência de microsporócitos em metáfase I. Na fase intermediária havia microsporócitos em diacinese e metáfase I na proporção 2:1. Na fase final, os microsporócitos de uma antera se apresentaram em diacinese e metáfase I na proporção 1:2. Além disso, também havia microsporócitos em anáfase I e telófase I nas linhagens.

4.2.3. Análise estatística dos dados

Antes de se proceder à análise estatística, o número de quiasmas por célula mãe de grãos de pólen, foi transformado em \sqrt{x} , conforme STEELE e TORRIE (1960).

a) Coeficiente de variação

Como uma medida de dispersão dos dados, foram calculados os coeficientes de variação (C.V.) para a frequência de quiasmas transformados ao nível de células dentro de cada linhagem e população original, da seguinte maneira:

$$C.V. = \frac{\hat{\sigma}}{\bar{x}} 100$$

onde:

$\hat{\sigma}$ = estimativa do desvio padrão da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} entre células

\bar{x} = estimativa da média, da frequência de quiasmas transformados em \sqrt{x} nas linhagens e populações originais estudadas

b) Análise de variância

A estrutura principal da análise foi hierárquico (variedades, tipos dentro de variedade, plantas dentro de tipo dentro de variedade e células dentro de plantas dentro de tipos dentro de variedades).

Considerou-se o seguinte modelo matemático misto:

$$Y_{ijkl}: u + v_i + t_j(i) + p_k(i,j) + c_l(i,j,k)$$

onde:

Y_{ijk1} : Freqüência de quiasmas da célula 1, localizada na planta k, do tipo j e da variedade i

u : valor médio da freqüência de quiasmas

v_i : efeito aleatório inerente à variedade i

t_j : efeito fixo inerente ao tipo j (da variedade i)

$P_{k(i,j)}$: efeito aleatório inerente à planta k (da variedade i e do tipo j)

$c_{1(i,j,k)}$: efeito aleatório à célula 1 (da variedade i, do tipo j e da planta k)

Para a realização do teste F, houve necessidade de se desenvolver as esperanças matemáticas dos quadrados médios de acordo com BENNET e FRANKLIN (1963). Os resultados estão na Tabela 3.

c) Comparação das médias pelo teste de Dunnett

Na análise da variância o contraste linhagens vs população original não compara separadamente cada linhagem com sua população original. Visando obter esta informação foi realizado o teste de Dunnett para comparação de médias com um testador comum, segundo STEELE e TORRIE (1960).

d) Comparação de médias pelo teste de Tukey

As médias da freqüência de quiasmas transformada em \sqrt{x} das populações originais foram comparadas pelo teste de Tukey, conforme metodologia descrita por PIMENTEL GOMES (1970).

Da mesma maneira, foram comparadas as médias da freqüência de quiasmas transformada em \sqrt{x} em três fases da diacinese, nos três tipos da variedade Centralmex.

Tabela 3 - Esperanças matemáticas dos quadrados médios e número de graus de liberdade correspondentes à análise de variâncias da frequência de quiasmas em microsporócitos de milho

F.V.*	G.L.	E(Q.M.)**
V	I - 1	$\sigma^2_c + 20 \sigma^2_p + 200 \sigma^2 + 600 \sigma^2_v$
T/V	(J - 1) I	$\sigma^2_c + 20 \sigma^2_p + 200 k_t^2$
L/V	(J - 1) I	$\sigma^2_{c_1} + 20 \sigma^2_{p_1} + 200 k_{t_1}^2$
L vs PO	(J - 1) J	$\sigma^2_c + 20 \sigma^2_p + 200 k_{t_{1,2}}^2$
P/T/V	(K - 1) J I	$\sigma^2_c + 20 \sigma^2_p$
P/L/V	(K - 1) J I	$\sigma^2_{c_1} + 20 \sigma^2_{p_1}$
P/PO/V	(K - 1) J I	$\sigma^2_{c_2} + 20 \sigma^2_{p_2}$
C/P/T/V	(L - 1) K J I	σ^2_c
C/P/L/V	(L - 1) K J I	$\sigma^2_{c_1}$
C/P/PO/V	(L - 1) K J I	$\sigma^2_{c_2}$

* O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

** Obtidas pela utilização da metodologia de BENNET e FRANKLIN (1963), considerando um modelo matemático misto

e) Análise de variância das variâncias

Como um teste complementar, foi feita uma análise da variância das variâncias da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} dentro de plantas. Esta análise já tem sido utilizada em estudos de caracteres citogenéticos por HEWIT (1964, 1965) e ZARCHI et alii (1972) e visa a avaliação da homogeneidade da variância da frequência de quiasmas dentro de plantas.

Antes de se proceder à esta análise da variância de tipo hierárquico, os dados das variâncias dentro de planta foram transformados logaritmicamente na forma $\log_{10}(s^2 + 1,0)$, onde s^2 é a variância dentro de plantas.

f) Comparação da variância dentro de plantas e sua estabilidade entre linhagens e populações originais pelo teste F

Houve interesse de se verificar se a estabilidade na frequência de quiasmas dentro de plantas era menor nas linhagens do que nas populações originais. Neste sentido, foram realizadas as seguintes comparações:

- 1) Comparação da variância da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} dentro de plantas das linhagens e populações originais, pelo teste F, sob a seguinte hipótese:

$$H_0 : s_1^2 \geq s_2^2$$

Os valores de F foram obtidos da maneira relatada por STEELE e TORRIE (1960), utilizando-se a expressão:

$$F = \frac{s_1^2}{s_2^2}$$

onde:

s_1^2 = variância da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} dentro de plantas das linhagens

s_2^2 = variância da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} dentro de plantas das populações.

Essas variâncias são equivalentes aos quadrados médios do efeito "célula dentro de planta das linhagens e populações originais" da análise de variância da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} .

- 2) Comparação da homogeneidade das variâncias da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} , dentro de plantas, nas linhagens em relação às populações originais, segundo a hipótese

$$H_0 : s_3^2 \geq s_4^2$$

Os valores de F foram estimados e testados da maneira relatada por STEELE e TORRIE (1960), utilizando-se a expressão:

$$F = \frac{s_3^2}{s_4^2}$$

onde:

s_3^2 = variância das variâncias transformadas em $\log_{10}(s^2 + 1)$ da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} dentro de plantas, nas linhagens

s_4^2 = variância das variâncias transformadas em $\log_{10} (s^2 + 1)$ da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} dentro de plantas, nas populações originais.

Essas variâncias são equivalentes aos quadrados médios do efeito "plantas dentro de linhagens e populações originais" da análise da variância das variâncias transformadas em $\log_{10} (s^2 + 1)$ da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} dentro de plantas.

g) Coeficientes de correlação

Para se constatar se a média e variância da frequência de quiasmas são estimativas independentes ou se têm uma expressão que segue uma tendência determinada, foi calculado o coeficiente de correlação entre essas quantidades. Da mesma forma, houve interesse em se determinar como o número de pares univalentes expressava uma tendência em função da média e variância da frequência de quiasmas por planta.

Todos os dados foram transformados devidamente segundo STEELE e TORRIE (1960). A expressão utilizada nos cálculos dos coeficientes de correlação, ao nível de plantas, foi obtida de FALCONER (1964):

$$r_{xy} = \frac{C\hat{O}V(x,y)}{\hat{\sigma}_x \hat{\sigma}_y}$$

$$r_{zx} = \frac{C\hat{O}V(z,x)}{\hat{\sigma}_x \hat{\sigma}_z}$$

$$r_{zy} = \frac{C\hat{O}V(z,y)}{\hat{\sigma}_z \hat{\sigma}_y}$$

onde:

r_{xy} : coeficiente de correlação entre as estimativas \underline{x} e \underline{y}

$\widehat{cov}(x,y)$: covariância entre as estimativas \underline{x} e \underline{y}

σ^2_x : desvio padrão para a estimativa \underline{x}

σ^2_y : desvio padrão para a estimativa \underline{y}

x : média da frequência de quismas nas plantas, para dados transformados em \sqrt{x}

y : variância da frequência de quismas dentro de planta, transformada em $\log_{10}(s^2 + 1)$

z : número de pares univalentes nas plantas transformadas em $\sqrt{x + 1/2}$

5. RESULTADOS

5.1. Frequência de quiasmas em três fases da diacinese

As médias das contagens de quiasmas em três fases da diacinese, nos tipos da variedade Centralmex são apresentadas na Tabela 4. Observou-se uma redução na média da frequência de quiasmas e um aumento na variância desde a fase inicial até a fase final. O teste de Tukey, para comparação de médias, não mostrou diferenças estatísticas significativas entre as fases intermediária e final dentro de cada tipo estudado, como pode ver-se na Tabela 4.

Baseando-se nestes resultados, pode-se considerar que as diacineses intermediária e final são apropriadas para a contagem de quiasmas.

5.2. Frequência de quiasmas nas linhagens

As médias da frequência de quiasmas das dez plantas analisadas de cada uma das linhagens das seis variedades estudadas e a média

geral estão reunidas nas Tabelas 5 a 11.

Os valores dos coeficientes de variação da frequência de quiasmas oscilaram desde 2,62 e 2,63 nas linhagens da variedade Asteca até 6,76 na linhagem 2 da variedade Centralmex, como são apresentados na Tabela 11.

Os resultados obtidos na análise da variância (Tabelas 12 e 12a) mostram diferenças significativas ao nível de 1% de probabilidade entre as médias da frequência de quiasmas das duas linhagens nas variedades IAC 1, Jac Duro, Cateto São Simão, Jac Mole e Centralmex. Não houve diferenças estatisticamente significativas entre as linhagens da variedade Asteca.

Comparando-se as plantas nas linhagens dentro de cada variedade observam-se diferenças significativas ao nível de 1% de probabilidade entre as plantas das duas linhagens da variedade Centralmex e na linhagem 2 da variedade Jac Duro. As outras linhagens não apresentaram diferenças entre plantas.

A análise de variância das variâncias transformadas em $\log_{10}(s^2 + 1)$ da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} foi realizada visando estudar a homogeneidade da variância da frequência de quiasmas dentro de plantas. Os resultados indicam que, em média, as linhagens das variedades Jac Duro, Jac Mole e Centralmex são heterogêneas na variância da frequência de quiasmas dentro de plantas. Por outro lado, nas linhagens das variedades IAC 1, Cateto São Simão e Asteca há uma grande homogeneidade das variâncias, como é apresentado nas Tabelas 13 e 13a.

Uma apreciação geral da meiose nas linhagens que possuem pares de univalentes, indica que ela pode ser ou assincronica ou mais rápida do que nas populações originais. O fato é que em um dado período de tempo ocorre a primeira divisão da meiose, em um menor número de anteras das inflorescências das linhagens, se comparadas com as populações originais. Geralmente, havia uma superposição de fases numa mesma antera, onde as lâminas com microsporócitos em diacinese tardia tinham células em metáfase I, Anáfase I e Telófase I.

5.3. Frequência de quiasmas nas populações originais

As médias da frequência de quiasmas das dez plantas analisadas de cada população original das seis variedades estudadas e a média geral estão reunidas nas Tabelas 5 a 11.

Os coeficientes de variação das populações originais apresentam-se relativamente baixos quando comparados com as linhagens e os valores oscilam desde 1,98 na variedade Centralmex a 2,94 na variedade Cateto São Simão, como são apresentados na Tabela 11.

Os resultados da análise da variância para comparação das populações indicam diferenças estatisticamente significativas ao nível de 1% de probabilidade, como é relatado na Tabela 14.

O teste de Tukey ao nível de 1% de significância indicou semelhança nas médias das populações originais nas variedades Cateto São Simão, Jac Mole, Asteca e Centralmex. O mesmo ocorreu com as variedades Jac Duro e Asteca. A variedade IAC 1 foi significativamente diferentes das outras variedades (Tabela 11).

Tabela 14 - Análise da variância da frequência de quiasmas em microsporó-
citos das populações originais

F.V. ⁺	G.L.	Q.M.
PO	5	1,8138**
P/PO	54	0,0201**
C/P/PO	1140	0,0106

** significativo pelo teste F (P = 1%)

+ o significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

A análise da variância da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} , mostraram diferenças estatisticamente significativas ao nível de 1% de probabilidade entre plantas das variedades Jac Duro e Central-mex, como se pode ver na Tabela 12a.

As observações dos microsporócitos de várias anteras contínuas numa inflorescência, permitiram detectar uma certa sincronia nas fases da meiose. As fases se apresentaram bem separadas umas das outras entre as anteras. A ocorrência de uma superposição de fases nos estados intermediários, fazia com que não aparecessem mais de duas fases por vez. Por essa razão, houve necessidade de fazer maior quantidade de lâminas para seleccionar aquelas que estavam na fase apropriada para contagem de quiasmas.

5.4. Frequência de quiasmas das linhagens vs populações originais

Os resultados da análise da variância (Tabelas 12 e 12a) mostram diferenças altamente significativas entre as médias das linhagens

quando comparadas com a população original, nas seis variedades.

As médias das linhagens foram sempre menores que as respectivas populações originais de onde provieram, conforme mostram a Tabela 11 e Figuras 1 e 2. O teste de Dunnett, para comparação da média de cada linhagem com sua correspondente população mostrou diferenças estatisticamente significativas nas seis variedades. Os dados dessa comparação podem ser observadas na Tabela 15.

Destaca-se nos resultados (Tabela 11 e Figuras 3 e 4), que para uma baixa frequência de quiasmas, como observado nas linhagens, há uma variância maior entre células. Em contraste, para uma alta frequência de quiasmas, como observado nas populações originais, tem-se uma menor variância. Os dois parâmetros, média e variância, mostraram uma correlação negativa como é visto na Tabela 16 e Figura 3. Estatisticamente, esta correlação indica que a média da frequência de quiasmas não é independente da variância entre células.

A comparação entre os quadrados médios (Tabelas 12 e 12a) do efeito de células dentro de plantas das linhagens e da população de origem pelo teste de F é mostrada na Tabela 17.

Em média, a variância da frequência de quiasmas entre células das linhagens, é superior a um nível de 1% de significância estatística quando comparada com a variância das populações originais (Tabela 12). No entanto, a análise separada das variedades indicou diferenças estatisticamente significativas para sete das doze linhagens, como é relatado nas Tabelas 12a e 17.

1



2



FIGURA 1 - Diacinese em microsporócitos da população original da variedade Centralmex, mostrando 18 quiasmas. X 500

FIGURA 2 - Diacinese em microsporócitos da linhagem 2 da variedade Centralmex mostrando 9 quiasmas. X 1.250

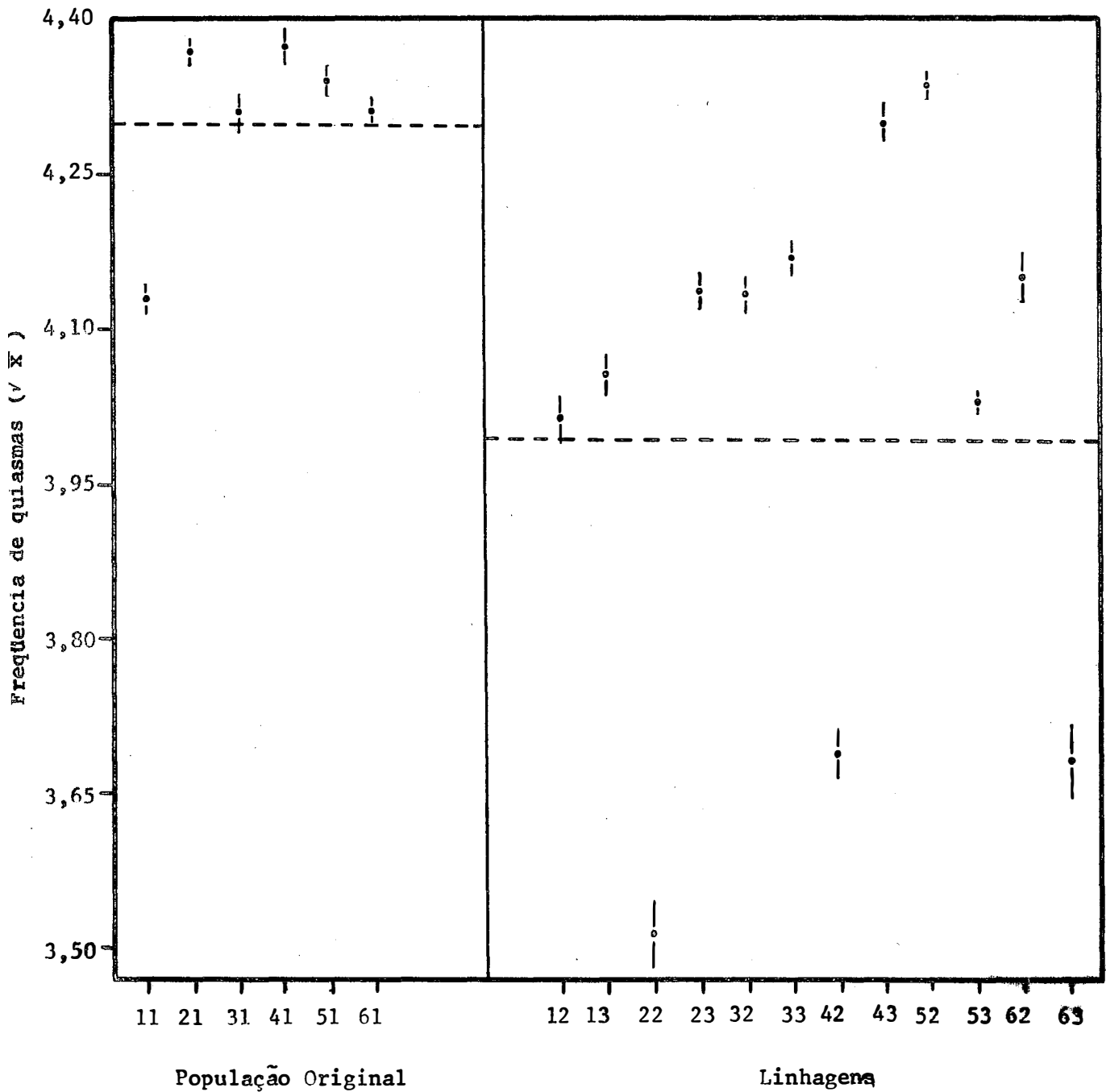


FIGURA 3 - Médias e desvios padrões da frequência de quismas em populações originais e linhagens de seis variedades de milho. As linhas descontinuas indicam a média geral das populações originais e linhagens. O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 2.

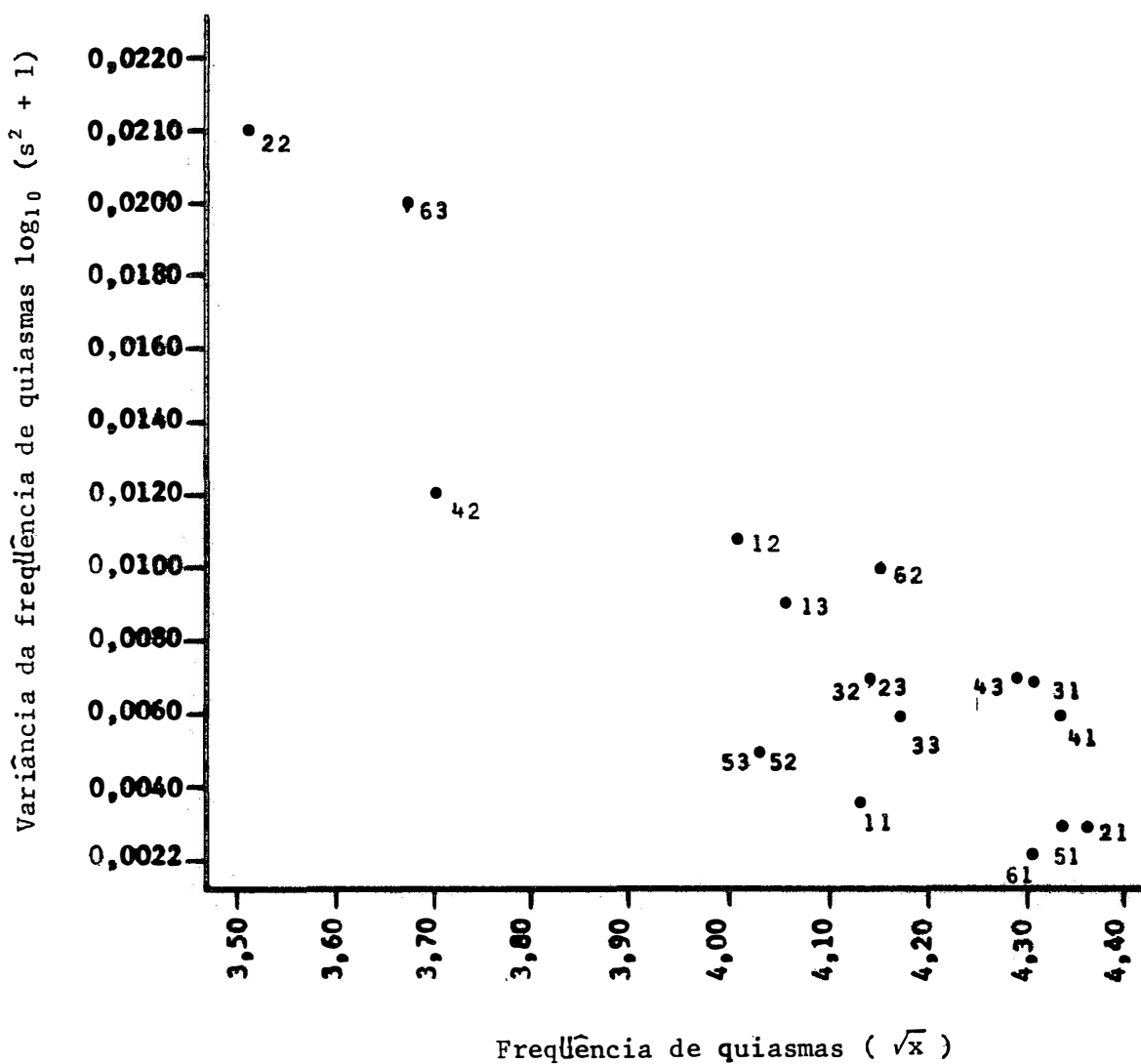


FIGURA 4 - Médias e variâncias da frequência de quiasmas em populações originais e linhagens de seis variedades de milho, O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 2.

Tabela 17 - Comparação dos quadrados médios, entre células das linhagens e populações originais, da análise de variância da frequência de quiasmas transformada em \sqrt{x} , em seis variedades de milho, pelo teste F

Variedade	Significância pelo teste F		
	C/P/L	C/P/L ₁	C/P/L ₂
IAC 1	**	**	**
Jac Duro	**	**	*
Cateto São Simão	n.s.	n.s.	n.s.
Jac Mole	n.s.	*	n.s.
Asteca	n.s.	n.s.	n.s.
Centralmex	**	**	**

n.s. não significativo pelo teste F

* significativo pelo teste F (P = 5%)

** significativo pelo teste F (P = 1%)

+ o significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

A comparação, entre os quadrados médios (Tabelas 13 e 13a) do efeito de plantas das linhagens e populações de origem, pelo teste F visando avaliar a heterogeneidade das variâncias encontra-se na Tabela 18.

Em média, a heterogeneidade das variâncias nas plantas das linhagens é superior a um nível de 1% de significância estatística, quando comparada com a heterogeneidade das variâncias nas plantas das populações originais (Tabela 13). No entanto, a análise separada das variedades mostrou diferenças estatisticamente significativas em oito das doze linhagens em estudo como se pode ver nas Tabelas 13a e 18.

Tabela 18 - Comparação dos quadrados médios de plantas, nas linhagens e populações originais da análise de variância das variâncias, transformadas em $\log_{10} (s^2 + 1)$, da frequência de quiasmas, transformada (\sqrt{x}), dentro de plantas, pelo teste F

Variedade	Significância pelo teste F		
	P/L	P/L ₁	P/L ₂
IAC 1	**	**	**
Jac Duro	**	**	**
Cateto São Simão	n.s.	n.s.	**
Jac Mole	**	**	n.s.
Asteca	n.s.	n.s.	n.s.
Centralmex	**	**	**

n.s. não significativo pelo teste F

** significativo pelo teste F (P = 5%)

* significativo pelo teste F (P = 1%)

+ o significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

5.5. Frequência de quiasmas e falta de associação cromossômica

Houve ocorrência de univalentes na linhagem 1 das variedades Jac Duro e Jac Mole e na linhagem 2 da Centralmex (Figuras 5 e 6). Os resultados das contagens dos pares de univalentes e sua distribuição por planta são apresentados na Tabela 19.

Os resultados da correlação entre o número de pares univalentes e a média e variância na frequência de quiasmas são relatados na

5



6



FIGURA 5 - Anáfase I em microsporócitos da linhagem 2 da variedade Centralmex mostrando cromossomos retardatários. X 500

FIGURA 6 - Telófase I em microsporócitos da linhagem 2 da variedade Centralmex mostrando cromossomos retardatários. X 500

Tabela 20. Os dados indicam uma correlação negativa e estatisticamente significativa entre o número de pares de univalentes e a média da frequência de quiasmas por planta, nas três linhagens estudadas.

A análise de correlação entre o número de pares de univalentes e a variância da frequência de quiasmas por planta, resultou positiva nas três linhagens e estatisticamente significativa nas linhagens 1 das variedades Jac Duro e Jac Mole.

Estudando o número de pares univalentes durante as três fases da diacinese na linhagem 2 da variedade Centralmex observou-se um aumento desses pares, desde a diacinese inicial até a diacinese final. Os dados do número de pares univalentes e sua distribuição em cada fase podem ser vistos na Tabela 21.

6. DISCUSSÃO

6.1. Frequência de quiasmas nas linhagens.

Os resultados indicam que a segregação gênica ocorrida como consequência da autofecundação nas variedades de milho conduziu à diversidade genética para frequência de quiasmas nas linhagens que provieram da mesma variedade. Somente nas linhagens da variedade Asteca não foram detectadas diferenças. GRANT (1963) considerou que se deveria esperar diferenças nas combinações gênicas de linhagens derivadas da autofecundação de populações naturalmente alógamas, porquanto autofecundação e seleção promovem, em poucas gerações, genótipos divergentes.

Também, a segregação causou uniformidade nas plantas de linhagens, com exceção das duas linhagens (S_2) na variedade Centralmex e linhagem 1 (S_4) na variedade Jac Duro. Essa diferença pode ser consequência da segregação gênica ocorrendo em indivíduos heterozigotos nas primeiras gerações de autofecundação. A uniformidade das linhagens (S_2) da variedade IAC 1 evidencia que o grau de diversidade genética nas linhagens depende do número de gerações de autofecundação, assim como do complexo gênico das

populações originais.

Quanto à presença de univalentes em linhagens das variedades Jac Duro, Jac Mole e Centralmex, podem estar envolvidas as seguintes causas:

1) É possível que a menor frequência de quiasmas, que caracteriza as linhagens autofecundadas, permita uma terminalização mais fácil e rápida, originando os univalentes. Vários aspectos conduzem a este raciocínio: a) as linhagens com univalentes mostraram as menores frequências de quiasmas (Tabela 11); b) à medida que diminuía a contagem de quiasmas por planta, o número de univalentes aumentava (Tabelas 19 e 20); c) da diacinese inicial até a diacinese final, a contagem de quiasmas diminui progressivamente, à medida que aumenta o número de univalentes (Tabela 21).

2) A falta de pareamento total ou parcial entre cromossomos homólogos pode manifestar-se em indivíduos que possuem os genes recessivos responsáveis pela assinapse, em estado homozigótico. BEADLE (1973) e BUTNARU (1974) mostraram resultados que favorecem esta possível explicação relativa à presença de univalentes em linhagens.

Em atenção a estes raciocínios, considera-se necessária a condução de estudos que objetivem uma avaliação da formação de quiasmas, em decorrência de fatores que afetam o pareamento, na prófase meiótica de microsporócitos de milho.

Neste estudo, não se observou manifestação de compensação na contagem de quiasmas nas linhagens das variedades Jac Duro, Jac Mole e

Centralmex, as quais apresentaram univalentes. Essa observação contraria o efeito de compensação apontado por SINHA e MOHOPATRA (1969), uma vez que onde havia pares de univalentes, as contagens de quiasmas sempre foram menores.

6.2. Frequência de quiasmas nas linhagens vs populações originais

Os resultados mostraram que a média da frequência de quiasmas nas linhagens foi sempre significativamente menor do que nas populações originais em cada variedade. ZECEVIC (1962, 1963) encontrou, também, uma diminuição na frequência de quiasmas em cada geração de autofecundação. Esses resultados em milho, e estudos semelhantes feitos em centeio (REES, 1955, 1957; REES e THOMPSON, 1956, 1958; THOMPSON, 1957), mostraram aspectos diferentes do modelo de controle genético da variabilidade em organismos superiores, como proposto por PANDEY (1972). De acordo com esse modelo, com autogamia se produziria uma homozigose nos locos recessivos responsáveis pelo aumento da recombinação nos indivíduos.

Por outro lado, observou-se que para uma baixa frequência de quiasmas, como ocorre nas linhagens, há uma variância maior entre células. Em contraste, para uma alta frequência de quiasmas, como ocorre nas populações originais, tem-se uma variância menor. Resultados semelhantes foram verificados por REES e THOMPSON (1958), quando compararam linhagens autofecundadas de centeio com seus respectivos híbridos simples. Os referidos autores apresentaram várias evidências para demonstrar que a correlação negativa entre variância e frequência de quiasmas é devido à interrelação dos genes que controlam esses parâmetros. Além disso, os mesmos auto-

res, estabeleceram que essas correlações podem ser alteradas por mudanças genéticas e ambientais.

Dois aspectos importantes resultaram da comparação das variâncias da frequência de quiasmas dentro de plantas, entre linhagens e populações originais:

1) As variâncias da frequência de quiasmas entre as células dentro de plantas das linhagens foram maiores do que as variâncias nas populações originais, sendo que apenas em sete linhagens houve uma superioridade significativa.

2) As variâncias dentro de plantas nas linhagens mostraram maior heterogeneidade do que as variâncias dentro de plantas nas populações originais, sendo que em oito das linhagens esta diferença foi significativa.

Na menor estabilidade da frequência de quiasmas entre células dentro de plantas das linhagens, podem estar envolvidos os efeitos do grau de terminalização dos quiasmas. Da mesma maneira, pode haver um efeito de assincronia das divisões meióticas, que age na determinação real da frequência de quiasmas. Pode-se observar que a frequência de quiasmas diminuiu da fase inicial até a fase final da diacinese nos tipos da variedade Centralmex, ao passo que a variância aumentou (Tabela 4).

SINHA e RAO (1967) sugeriram que no milho, um efeito de competição entre células em avançado estado de desenvolvimento, pode causar um comportamento diferencial das mesmas. REES (1955), em centeio, conside

rou que as diferenças da frequência de quiasmas em núcleos geneticamente idênticos deve ser consequência dos graus distintos de desenvolvimento dos mesmos. REES e THOMPSON (1956) consideraram que um alto grau de estabilidade na frequência de quiasmas de híbridos em centeio, foi alcançado em combinações gênicas balanceadas e é expresso pela menor variância da frequência de quiasmas dos genótipos heterozigóticos.

De um modo geral, essa variabilidade dentro de plantas das linhagens é interessante, portanto, deve-se estudar detalhadamente suas possíveis causas para um melhor conhecimento do sistema genético que controla a variabilidade produzida através da frequência de quiasmas.

É sabido que os knobs são estruturas heterocromáticas que podem ser encontradas em posições diferentes dos cromossomos de milho. Em qualquer localização eles variam de planta para planta em relação à forma, tamanho ou ambos. GUPTA e JAIN (1971) observaram que em variedades e híbridos de milho um alto número de knobs está associado com menor frequência de quiasmas por célula; no entanto, knobs de grande volume incrementaram a frequência de quiasmas. CHANG e KIKUDONE (1974) concluíram que o nível de recombinação é determinado, em parte, pela constituição dos knobs.

Seria interessante conduzir uma pesquisa que visasse a avaliar o número e outras características dos knobs dos milhos que foram analisados neste estudo, uma vez que sua presença poderia afetar a frequência de quiasmas nas variedades e linhagens estudadas.

Em trigo, uma espécie autógama, foram observados uma menor

recombinação entre cromossomos homólogos e um aumento das irregularidades meióticas em híbridos intervarietais (PERSON, 1956; RILEY e KIMBER, 1961). No entanto, em centeio, uma espécie alógama, observou-se uma diminuição na frequência de quiasmas e a presença de irregularidades meióticas, quando submetido à autofecundação (REES, 1955).

Os resultados de milho sugerem que a frequência de quiasmas é um caráter citológico controlado, em condições de alogamia, por um sistema gênico, o qual é alterado quando submetido à autofecundação. Dessa forma, ocorre uma diminuição na média e um aumento na variância da frequência de quiasmas, além da falta de associação cromossômica e assincronia na divisão celular da meiose, como foi observado nas linhagens das variedades estudadas.

7. CONCLUSÕES

1 - De modo geral, sugere-se que o mecanismo genético da formação de quiasmas, em milho, está altamente relacionado com o sistema reprodutivo.

2 - A segregação gênica, ocorrida como consequência da autofecundação de variedades de milho conduziu a diferenças genéticas para formação de quiasmas nas linhagens que provieram da mesma variedade, exceto na variedade Asteca. No entanto, entre as plantas das linhagens houve uniformidade, exceto nas linhagens (S_2) da variedade Centralmex e na linhagem 2 (S_4) da variedade Jac Duro.

3 - As variedades foram organizadas em relação à média da frequência de quiasmas por célula. I. variedades Jac Duro e Asteca. II. variedade Asteca, Jac Mole e Centralmex. III. variedade IAC 1.

4 - Nas linhagens, a frequência de quiasmas sempre foi significativamente menor do que nas variedades de origem. No entanto, a variância da frequência de quiasmas entre células dentro de plantas e

sua heterogeneidade foram maiores nas linhagens. A variância entre células de uma planta pode ser resultado das divergências no estado de desenvolvimento entre núcleos geneticamente similares, nos quais podem ocorrer diferentes graus de terminalização dos quiasmas e assincronia na divisão da meiose. É possível que a ocorrência de estabilidade nas variedades possa ser atribuída à estabilidade dos heterozigotos.

5 - A ausência de associação cromossômica foi comum na linhagem 1 das variedades Jac Duro e Jac Mole e linhagem 2 da variedade Centralmex. Houve uma forte correlação entre a falta de associação e os valores menores da contagem de quiasmas nessas linhagens.

6 - Os resultados deste estudo indicaram que, nas linhagens derivadas por autofecundação de variedades de polinização livre, ocorreu uma baixa frequência de quiasmas, sendo esta frequência altamente instável. Sugere-se que, sob condições naturais, espécies alógamas podem tornar-se autógamas e nas linhagens assim derivadas pode ocorrer a fixação de combinações gênicas para altos valores na frequência de quiasmas.

8. SUMMARY

The present research was carried out to contribute for a better knowledge of the genetic control regarding the chiasma formation in maize (*Zea mays* L.) and the variability in inbreeding and out breeding populations.

Chiasma counts in p.m.c. of six varieties of maize were performed. The used varieties were: IAC 1, Jac Mole, Cateto São Simão, Jac Duro, Asteca and Centralmex, besides two inbreeding lines from each variety. Univalent counts were also carried out when occurred.

The structure of the experiment followed hierarchial classification. Variance analysis of chiasma frequencies were transformed in \sqrt{x} and the analysis of variance from variances transformed in $\log_{10} (s^2 + 1)$ were conducted according this type of classification. Other complementary tests were also used.

The varieties were organized in relation to the chiasma frequency mean per cell. I. varieties Jac Duro (10.13) and Asteca (18.86). II. varieties Asteca (18.86), Jac Mole (18.76) and Centralmex (18.62).

III. variety IAC 1 (17.09).

Lines derived from inbreeding of a variety differ among themselves, except for the Asteca variety. All the lines did show a smaller mean and a greater variance in the chiasma frequency regarding the original varieties.

It was observed in the lines, a superiority in the variance among cells inside plants as well greater heterogeneity when compared with the varieties.

The variance among cells inside one plant can be the result of different states of development among nuclei genetically similar, in which different degrees of terminalization on chiasma and asynchrony in the meiosis division can occur. It is possible that the occurrence of stability in the varieties could be attributed to the stability of heterozygotes.

The number of univalents which occur in lines of the varieties Jac Mole, Jac Duro and Centralmex was highly correlated to a decrease in chiasma counts.

It is suggested that the genetic control in the chiasma formation is related to the reproductive system. The inbreeding in maize frequency, an increased variance and the occurrence of univalents.

9. LITERATURA CITADA

BEADLE, G.W., 1933. Further studies of asynaptic maize. Cytologia,
4:269-287.

BENNET, C.A. e N.L. FRANKLIN, 1963. Statistical analysis in chemistry
and the chemical industry. 3^a Ed. New York, John Wiley & Sons, Inc.,
724 p.

BLUMENSCHIEIN, A., 1964. Identification of chromosome segments that contribute to the specificity of racial characteristics in maize. Raleigh, North Carolina, USA, North Carolina State of the University of North Carolina, 153 p. (Ph.D. thesis).

BUDNER, W.F. e P.A. PARSONS, 1962. Linhage and recombination in evolution. Adv. in Genet. 11:2-87.

BUTNARU, G., 1974. The influence of inbreeding on meiot division in *Zea mays* (L.). Pl. Breed. Abstr. 44: 486 p. (Resumo)

- GUPTA, D. e H.K. JAIN, 1971. Effect of knobs on chiasma number in a cell. Maize Genet. Coop. News Lett. 45: 9.
- HENDERSON, S.A., 1969. Chromosome pairing chyasmata and crossing-over. In: LIMA DE FARIA Ed. Handbook Molecular Cytology. Amsterdan. Inst. of Molecular Cytogenetics. Univ. of Lund Sweden. p. 326-357.
- HEWITT, G.M., 1964. Population cytology of British grasshoppers. I. Chiasma variation in *Chortippus brunneus*, *Chortippus paralelus* and *Omocestus viridulus*. Chromosoma (Berl.) 15: 212-230.
- HEWITT, G.M., 1965. Population cytology of British grasshoppers. II. Annual variation in chiasma frequency. Chromosoma (Berl.) 16: 579-600.
- JOHN, B. e K.R. LEWIS, 1965. The meiotic system. Protoplasmatologia. 6: 1. Apud Henderson, S.A., 1969. Chromosome pairing chyasmata and crossing over. In: Handbook Molecular Cytology. Amsterdan. Inst. of Molecular Cytogenetics. Univ. of Lund Sweden. p. 326-357.
- LAMM, R., 1936. Cytological studies on inbred rye. Hereditas. 22: 217-240.
- MAGUIRE, M., 1961. Pachytene pairing failure in corn in two inbred line and their hybrid. Genetics. 46: 135-142.
- MAGUIRE, M.P., 1964. Crossing over and anaphase I distribution of the chromosomes of a maize interchange bivalent. Genetics. 49: 69-80.

- CHANG, C. e G. KIKUDONE, 1974. The interaction of knobs and B chromosomes of maize in determining the level of recombination. Genetics, 77: 45-54.
- DARLINGTON, C.D., 1963. Chromosome botany and the origins of cultivated plants. Hafner Publishing Co., New York, and George Allen and Unwin, London. 215 p.
- FALCONER, D.S., 1964. Introduction to quantitative genetics. 3^a Ed. New York. The Ronald Press Company. 365 p.
- GARBER, E.D., 1950. Cytotaxonomic studies in the genus *Sorghum*. Univ. Calif. Publ. Botany. 23:283-362.
- GARBER, E.D., 1956. The genus *Collinsia*. I. Chromosome number and chiasma frequency of species in the two sections. Bot. Gaz. 118:71-73.
- GRANT, V., 1952. Cytogenetics of the hybrid *Gilia millefoliata achillefoliata*. I. Variations in meiosis and polyploidy rate as affected by nutritional and genetic conditions. Chromosoma, 5:372-390.
- GRANT, V., 1954. Genetic and taxonomic studies in *Gilia*. VI. Interspecific relationship in the leafy-stemmed *Gilias*. El Aliso. 3:35-49.
- GRANT, V., 1958. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 23:337-363.
- GRANT, V., 1963. The origin of adaptations. New York. Columbia University Press. 606 p.

- MAGUIRE, M.P., 1968. Chromosome pairing in altered constitutions and models of synapsis and crossing over. Genet. Res. 12: 21-27.
- MATHER, K., 1936. Competition between bivalents during chiasma formation. Proc. Roy. Soc. B 120: 208-227.
- MIRANDA, T.L., 1966. Híbridos e variedades. In: Cultura e Adubação do Milho. São Paulo, Instituto Brasileiro de Potassa. p. 153-172.
- MIRANDA, T.L., 1972. A característica "latência" do milho (*Zea mays*, L.) e suas possibilidades no melhoramento. Piracicaba ESALQ/USP p. 93. (Tese de Doutorado).
- MORRIS, R. e M.H. ISIKAN, 1964. Cytological studies on inbred lines of maize. J. Genet. Cytol. 6: 508-515.
- PANDEY, K., 1972. Origin of genetics variation: Regulation of genetics recombination in the higher organisms - a theory. Theoret. and Anal. Genet. 42: 250-261.
- PATERNIANI, E., 1968. Formação de compostos de milho. Relatório Científico do Instituto de Genética. Piracicaba ESALQ/USP. p. 102-107.
- PATERNIANI, E., 1969. Genética e Melhoramento de Milho. In: Cultura e Adubação de Milho, São Paulo, Instituto Brasileiro da Potassa, p. 81-105.
- PATERNIANI, E., 1974. Evolução dos sistemas reprodutivos nos vegetais. Ciência e Cultura. 26(5): 476-481.

- PEARSON, C., 1956. Some aspects of monosomic wheat breeding. Canad. J. Bot., 34: 60-70.
- PIMENTEL GOMES, F., 1973. Curso de Estatística Experimental. 5ª Ed. São Paulo, Nobel. 430 p.
- POWER, L. e A. DAHL, 1937. Failure of diakinesis and metaphase pairing and the behavior during meiosis of univalent chromosomes in *Zea mays*, L. J. Agr. Res. 54: 655-668.
- REES, H., 1955. Genotypic control of chromosome behavior in rye. I. Inbred lines. Heredity, 9: 93-116.
- REES, H., 1957. Genotypic control of chromosome behavior in rye. IV. The origin of new variation. Heredity, 11: 185-193.
- REES, H. e B. NAYLOR, 1960. Developmental variation in chromosome behavior. Heredity, 15: 17-27.
- REES, H. e V. THOMPSON, 1956. Genotypic control of chromosome behavior in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. Heredity 10: 409-424.
- REES, H. e V. THOMPSON, 1958. Genotypic control of chromosomes behavior in rye. V. The distribution pattern of chiasmata between pollen mother cells. Heredity, 12: 101-111.
- RHOADES, M.M., 1968. Studies on the cytological basis of crossing over. In: W.J. Peacock and R.D. Brock, ed., Replication and recombination of genetic material. Austr. Acad. Sci. p. 229-241.

- RILEY, R. e G. KIMBER, 1961. Anewplids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. Heredity 16: 275-290.
- SINHA, S.K. e B.K. MOHAPATRA, 1969. Compensatory chiasma formation in maize. Cytologia 34: 523-527.
- SINHA, K.S. e A.P. RAO, 1967. Analysis of factors controlling chiasmata in maize. Maize Genet. Coop. News Lett. 41: 156-158.
- STEBBINS, G.L., 1950. Variation and evolution in plants. New York: Columbia University Press, 643 p.
- STEBBINS, G.L., 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Addison-Wesley Publ. Company. p. 202.
- STEBBINS, G.L.; J.I. VALENCIA e R.M. VALENCIA, 1946. Artificial and natural hybrids in the *Gramineae*, tribe *Hordeae* I. *Elymus*, *Sitanium* and *Agropyron*. Am. V. Botany, 33: 338-351.
- STEELE, R.G.D. e J.H. TORRIE, 1960. Principles and Procedures of Statistics. New York. McGraw-Hill Book Company, Inc. 481 p.
- SYBENGA, J., 1972. General Cytogenetics. North-Holland Publishing Company. Amsterdam - London. American Clesevie. Publishing Co., Inc. New York. p. 339.
- THOMPSON, J.B., 1956. Genotypic control of chromosome behavior in rye. II. Disjunction at meiosis in interchange heterozygotes. Heredity 10: 99-108.

- WESTERGAARD, M., 1958. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. Adv. in Genet. 9: 217-281.
- ZARCHI, Y.G., 1972. Chiasmata and the breeding system in wild populations of diploid wheats. Chromosoma (Berl.) 38: 77-94.
- ZECEVIĆ, L.M., 1962. Cytogenetic study of inbred lines of maize (*Zea mays* L.). I. Chiasma frequency at diplotene. Pl. Breed. Abstr. 32: 583 (Resumo).
- ZECEVIĆ, L.M., 1963. Cytogenetic study of inbred lines of maize (*Zea mays* L.). II. Chiasma frequency at diakinesis. Pl. Breed. Abstr. 33: 397 (Resumo).

APENDICE 1

Significado da simbologia empregado nas análises
de variância da frequência de quiasmas em micros-
porócitos de milho

- PV : fonte de variação
- GL : número de graus de liberdade
- E(QM) : esperança matemática dos quadrados médios
- V : variedades
- T : tipos: linhagem 1, linhagem 2, populações originais
- L : linhagem
- PO : população original
- P : plantas
- C : células
- I : número de variedades
- J : número de tipos dentro de variedade. J_1 : número de linhagens por variedade. J_2 : número de populações originais por variedade.
- $J = J_1 + J_2$
- K : número de plantas por tipo
- L : número de células por planta
- / : dentro
- σ^2_c : variância "entre células, dentro de plantas, dentro de tipos, dentro de variedades". Equivale à média aritmética entre $\sigma^2_{c_1}$, $\sigma^2_{c_2}$
- σ^2_p : variância "entre plantas, dentro de tipos, dentro de variedades". Equivale à média aritmética entre $\sigma^2_{p_1}$, $\sigma^2_{p_2}$

k_t^2 : variação "entre tipos dentro de variedades". Equivale à média aritmética de $k_{t_1}^2$, $k_{t_{1,2}}^2$

$k_{t_1}^2$: variação entre linhagens dentro de variedade

$k_{t_{1,2}}^2$: variação de linhagens vs população original dentro de variedade

σ^2 : variância "entre variedades"

APÊNDICE 2

Significado da simbologia utilizada para identificar
as linhagens e populações originais nas Figuras 3 e 4

<u>Variedade</u>	<u>Tipo</u>	<u>Símbolo</u>
IAC 1	População original	11
	Linhagem 1	12
	Linhagem 2	13
Jac Mole	População original	21
	Linhagem 1	22
	Linhagem 2	23
Cateto São Simão	População original	31
	Linhagem 1	32
	Linhagem 2	33
Jac Duro	População original	41
	Linhagem 1	42
	Linhagem 2	43
Asteca	População original	51
	Linhagem 1	52
	Linhagem 2	53
Centralmex	População original	61
	Linhagem 1	62
	Linhagem 2	63

Tabela 4 - Média (\bar{x}) com dados originais, desvio padrão (s) e coeficiente de variação (C.V.) da frequência de quiemas transformada (\sqrt{x}) em microsporócitos, em três fases de diacinese na população original e linhagens da variedade Centralmex

Tipo	Fase inicial		Fase intermediária		Fase final	
	\bar{x}	C.V. s	\bar{x}	C.V. s	\bar{x}	C.V. s
População Original	18,92a [†]	1,29 ± 0,056	18,53a	1,70 ± 0,073	18,47a	1,77 ± 0,760
Linhagem 1	17,87a	3,13 ± 0,132	17,52ab	3,44 ± 0,144	17,18b	3,98 ± 0,165
Linhagem 2	13,98a	5,14 ± 0,211	13,41ab	6,34 ± 0,232	13,35b	6,79 ± 0,248

[†] Médias das fases, de um único tipo, apresentando a mesma letra, não diferem entre si pelo teste de Tukey (P = 5%)

Tabela 5 - Médias (\bar{x}) dos dados originais e desvio padrão (s) da frequência de quiasmas transformada (\sqrt{x}), em microsporócitos de dez plantas da população original e linhagens da variedade IAC 1

		População original									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		17,34	16,89	17,27	16,89	17,18	16,94	16,99	16,99	17,24	17,24
s		± 0,080	± 0,096	± 0,077	± 0,118	± 0,080	± 0,100	± 0,119	± 0,104	± 0,077	± 0,077
		Linhagem 1									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		16,52	15,92	15,92	16,37	15,71	16,33	16,13	16,03	15,87	16,23
s		± 0,163	± 0,179	± 0,165	± 0,171	± 0,190	± 0,148	± 0,131	± 0,155	± 0,168	± 0,145
		Linhagem 2									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		16,32	16,66	16,28	16,93	16,68	16,63	16,48	16,38	16,59	16,48
s		± 0,160	± 0,195	± 0,139	± 0,128	± 0,139	± 0,134	± 0,131	± 0,146	± 0,115	± 0,135

Tabela 6 - Médias (\bar{x}) dos dados originais e desvio padrão (s) da frequência de quiemas transformada (\sqrt{x}), em microsporócitos de dez plantas da população original e linhagens da variedade

Jac Duro

		População original									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		19,04	18,98	19,99	19,99	15,79	18,79	19,29	19,59	18,89	18,74
s		$\pm 0,089$	$\pm 0,091$	$\pm 0,090$	$\pm 0,083$	$\pm 0,085$	$\pm 0,080$	$\pm 0,091$	$\pm 0,067$	$\pm 0,082$	$\pm 0,073$
		Linhagem 1									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		12,76	12,33	12,24	12,61	12,67	12,55	12,39	12,30	12,44	12,46
s		$\pm 0,212$	$\pm 0,274$	$\pm 0,260$	$\pm 0,199$	$\pm 0,192$	$\pm 0,227$	$\pm 0,247$	$\pm 0,221$	$\pm 0,236$	$\pm 0,201$
		Linhagem 2									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		17,84	16,49	17,03	18,11	16,93	17,68	17,44	16,98	17,34	17,18
s		$\pm 0,110$	$\pm 0,103$	$\pm 0,132$	$\pm 0,178$	$\pm 0,127$	$\pm 0,129$	$\pm 0,120$	$\pm 0,131$	$\pm 0,119$	$\pm 0,129$

Tabela 7 - Médias (\bar{x}) dos dados originais e desvio padrão (s) da frequência de quiásmas transformada (\sqrt{x}), em microsporócitos de dez plantas da população original e linhagens da variedade

Cateto São Simão

		População original									
Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
\bar{x}	18,88	18,58	18,43	18,48	18,48	18,74	18,69	18,74	18,63	18,89	
s	$\pm 0,120$	$\pm 0,133$	$\pm 0,132$	$\pm 0,128$	$\pm 0,124$	$\pm 0,154$	$\pm 0,120$	$\pm 0,124$	$\pm 0,122$	$\pm 0,112$	
		Linhagem 1									
Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
\bar{x}	17,18	17,13	16,98	17,64	17,09	17,07	17,09	17,03	17,08	16,88	
s	$\pm 0,126$	$\pm 0,136$	$\pm 0,136$	$\pm 0,117$	$\pm 0,110$	$\pm 0,130$	$\pm 0,124$	$\pm 0,133$	$\pm 0,123$	$\pm 0,125$	
		Linhagem 2									
Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
\bar{x}	17,22	17,34	17,74	17,48	17,49	17,28	17,39	17,69	17,08	17,33	
s	$\pm 0,163$	$\pm 0,089$	$\pm 0,094$	$\pm 0,099$	$\pm 0,112$	$\pm 0,142$	$\pm 0,090$	$\pm 0,101$	$\pm 0,140$	$\pm 0,124$	

Tabela 8 - Médias (\bar{x}) dos dados originais e desvio padrão (s) da frequência de quiasmas transformada (\sqrt{x}), em microsporócitos de dez plantas da população original e linhagens da variedade

Jac Mole

		População original									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		19,06	18,43	18,80	18,79	18,79	19,08	18,63	18,68	18,43	18,94
s		$\pm 0,114$	$\pm 0,143$	$\pm 0,148$	$\pm 0,103$	$\pm 0,103$	$\pm 0,123$	$\pm 0,142$	$\pm 0,130$	$\pm 0,141$	$\pm 0,101$
		Linhagem 1									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		13,26	13,20	13,99	13,58	14,02	13,73	13,41	13,52	13,83	13,93
s		$\pm 0,200$	$\pm 0,236$	$\pm 0,115$	$\pm 0,157$	$\pm 0,176$	$\pm 0,147$	$\pm 0,200$	$\pm 0,162$	$\pm 0,125$	$\pm 0,126$
		Linhagem 2									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		18,17	18,18	18,29	18,44	18,59	18,78	18,63	18,48	18,03	18,43
s		$\pm 0,161$	$\pm 0,140$	$\pm 0,121$	$\pm 0,123$	$\pm 0,114$	$\pm 0,137$	$\pm 0,131$	$\pm 0,127$	$\pm 0,139$	$\pm 0,133$

Tabela 9 - Médias (\bar{x}) dos dados originais e desvio padrão (s) da frequência de quiasmas transformada (\sqrt{x}), em microsporócitos de dez plantas da população original e linhagens da variedade

Asteca

		População Original									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		18,93	18,99	19,16	18,93	18,79	18,54	19,25	18,69	18,69	18,64
s		$\pm 0,094$	$\pm 0,098$	$\pm 0,099$	$\pm 0,102$	$\pm 0,122$	$\pm 0,103$	$\pm 0,062$	$\pm 0,075$	$\pm 0,098$	$\pm 0,076$

		Linhagem 1									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		16,19	16,34	16,24	16,24	16,18	16,14	16,49	16,29	16,19	16,44
s		$\pm 0,109$	$\pm 0,103$	$\pm 0,100$	$\pm 0,116$	$\pm 0,106$	$\pm 0,108$	$\pm 0,109$	$\pm 0,102$	$\pm 0,107$	$\pm 0,097$

		Linhagem 2									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		16,29	16,17	16,44	16,34	16,39	16,19	16,09	16,09	16,39	16,24
s		$\pm 0,106$	$\pm 0,117$	$\pm 0,101$	$\pm 0,108$	$\pm 0,092$	$\pm 0,110$	$\pm 0,106$	$\pm 0,103$	$\pm 0,116$	$\pm 0,112$

Tabela 10 - Médias (\bar{x}) dos dados originais e desvio padrão (s) da frequência de quiemas transformada (\sqrt{x}), em microsporófitos de dez plantas da população original e linhagens da variedade

Centralmex

		População original									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		18,58	18,15	18,45	18,69	18,49	18,49	18,48	19,19	19,29	18,49
s		$\pm 0,091$	$\pm 0,091$	$\pm 0,069$	$\pm 0,091$	$\pm 0,079$	$\pm 0,058$	$\pm 0,094$	$\pm 0,070$	$\pm 0,059$	$\pm 0,080$

		Linhagem 1									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		17,36	17,98	17,13	17,27	17,08	16,92	17,31	17,84	17,27	16,73
s		$\pm 0,194$	$\pm 0,129$	$\pm 0,144$	$\pm 0,170$	$\pm 0,141$	$\pm 0,161$	$\pm 0,178$	$\pm 0,110$	$\pm 0,166$	$\pm 0,147$

		Linhagem 2									
Planta		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{x}		14,40	12,50	12,31	12,28	13,79	14,21	14,81	14,22	13,07	13,44
s		$\pm 0,223$	$\pm 0,233$	$\pm 0,210$	$\pm 0,268$	$\pm 0,344$	$\pm 0,157$	$\pm 0,155$	$\pm 0,125$	$\pm 0,104$	$\pm 0,258$

Tabela 11 - Médias (\bar{x}) dos dados originais, desvio padrão (s) e coeficiente de variação (C.V.) da frequência de quiemas transformada (\sqrt{x}), em microsporócitos das populações originais e linhagens de seis variedades de milho

Variedade	População original			Linhagem 1			Linhagem 2		
	\bar{x}	s	C.V.	\bar{x}	s	C.V.	\bar{x}	s	C.V.
IAC 1	17,09 ^a	± 0,095	2,29	16,10	± 0,161	4,03	16,54	± 0,142	3,50
Jac Duro	19,13 ^c	± 0,090	2,05	12,47	± 0,225	6,36	17,19	± 0,134	3,24
Cateto São Simão	18,65 ^b	± 0,127	2,94	17,13	± 0,126	3,04	17,44	± 0,118	2,84
Jac Mole	18,76 ^b	± 0,126	2,91	13,65	± 0,169	4,58	18,41	± 0,133	3,10
Asteca	18,86 ^{bc}	± 0,096	2,21	16,30	± 0,106	2,62	16,27	± 0,106	2,63
Centralmex	18,62 ^b	± 0,086	1,98	17,29	± 0,159	3,82	13,49	± 0,248	6,76

+ Médias das populações originais, apresentando a mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey

(P = 1%)

Tabela 12 - Análise de variância da frequência de quiásmas transformada (\sqrt{x}) nas linhagens e populações originais de seis variedades de milho

F.V. ⁺	G.L.	Q.M.
V	5	2,8621
T/V	12	15,7816**
L/V	6	16,2266**
L vs PO/V	6	15,3366**
P/T/V	162	0,0358*
P/L/V	108	0,0513**
P/PO/V	54	0,0204**
C/P/T/V	3420	0,0182
C/P/L/V	2280	0,0259**
C/P/PO/V	1140	0,0106

* significativo pelo teste de F (P = 5%)

** significativo pelo teste de F (P = 1%)

+ o significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

Tabela 12a - Quadrados médios da análise de variância de frequência de quiemas transformada (\sqrt{x}) nas

linhagens e populações originais de seis variedades de milho

F.v. [†]	G.L.	Variedades						Q. M.
		IAC 1	Jac Duro	Cateto São Simão	Jac Mole	Asteca	Centralmex	
L/V	1	0,2976**	37,7442**	0,1109**	35,5532**	0,0311	23,5628**	
L vs PO/V	1	1,1751**	38,0618**	3,5694**	15,3171**	12,5634**	21,3325**	
P/L/V	18	0,0261	0,0428	0,0172	0,0255	0,0151	0,1812**	
P/L ₁ /V	9	0,0305	0,0464	0,0145	0,0329	0,0161	0,0418*	
P/L ₂ /V	9	0,0216	0,0452**	0,0198	0,0181	0,0142	0,3206**	
P/PO/V	9	0,0096	0,0301*	0,0168	0,0186	0,0138	0,0338**	
C/P/L/V	380	0,0235**	0,0345**	0,0150	0,0231	0,0103	0,0378**	
C/P/L ₁ /V	190	0,0260**	0,0506**	0,0160	0,0284*	0,0102	0,0252**	
C/P/L ₂ /V	190	0,0202**	0,0169*	0,0140	0,0178	0,0104	0,0504**	
C/P/PO/V	190	0,0090	0,0081	0,0160	0,0160	0,0092	0,0057	

* significativo pelo teste F (P = 5%)

** significativo pelo teste F (P = 1%)

+ o significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

Tabela 13 - Análise de variância das variâncias transformadas em $\log_{10}(s^2 + 1)$ da frequência de quiásmas transformada (\sqrt{x}), nas linhagens e populações originais de seis variedades de milho

F.V. [†]	G.L.	Q.M.
V	5	0,00019040
T/V	12	0,00034625**
L/V	6	0,00029717**
L vs PO/V	6	0,00039533**
P/T/V	162	0,00000800
P/L/V	108	0,00001101**
P/PO/V	54	0,00000198

* significativo pelo teste F (P = 5%)

** significativo pelo teste F (P = 1%)

+ o significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

Tabela 13a - Quadrados médios de análise de variância das variâncias transformadas em $\log_{10}(s^2 + 1)$ da frequência de quiemas transformada (\sqrt{x}) dentro de planta, nas linhagens e populações originais de seis variedades de milho

F.V. +	G.L.	Variedades					
		IAC-1	Jac Duro	Cateto São Simão	Jac Mole	Asteca	Centralmex
L/V	1	0,00002800	0,00111000**	0,00000400	0,00009900**	0,00000000	0,00054200**
L vs PO/V	1	0,00026100**	0,00089800**	0,00000300**	0,00007200**	0,00000800**	0,00113000**
P/L/V	18	0,00000721**	0,00001667**	0,00000426	0,00001711**	0,00000053	0,00002056**
P/L ₁ /V	9	0,00000567**	0,00000589**	0,00000078	0,00003200**	0,00000056	0,00001022**
P/L ₂ /V	9	0,00000867**	0,00002744**	0,00000774**	0,00000222	0,00000044	0,00003089**
P/PO/V	9	0,00000050	0,00000033	0,00000267	0,00000444	0,00000178	0,00000067

* significativo pelo teste F (P = 5%)

** significativo pelo teste F (P = 1%)

+ o significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1

Tabela 15 - Comparação de médias das frequências de quiasmas transformadas (\sqrt{x}), das linhagens e populações originais de seis variedades de milho pelo teste de Dunnett

Variedade	Diferenças de médias (\bar{d})	
	\bar{d}_1	\bar{d}_2
IAC 1	0,1212**	0,0666**
Jac Duro	0,8415**	0,2271**
Cateto São Simão	0,1807**	0,1470**
Jac Mole	0,6370**	0,0409*
Asteca	0,3051**	0,3890**
Centralmex	0,1583**	0,6470**

* significativo pelo teste de Dunnett (P = 5%)

** significativo pelo teste de Dunnett (P = 1%)

\bar{d}_1 e \bar{d}_2 : diferença de médias entre as linhagens 1 e 2, respectivamente, e a população original correspondente

Tabela 16 - Coeficiente de correlação (r) entre as médias e variâncias transformadas em $\log_{10}(s^2 + 1)$ da frequência de quiasmas transformada (\sqrt{x}) por plantas das linhagens e populações originais de seis variedades de milho

Variedade	Tipos		
	População original	Linhagem 1	Linhagem 2
IAC 1	- 0,82**	- 0,49	- 0,09
Jac Duro	- 0,03	- 0,72*	- 0,11
Cateto São Simão	- 0,23	- 0,35	- 0,65
Jac Mole	- 0,54	- 0,82**	- 0,45
Asteca	- 0,22	- 0,65	- 0,26
Centralmex	- 0,67*	- 0,33	- 0,41

* significância de r (P = 5%)

** significância de r (P = 1%)

Tabela 19 - Número (N) de pares de univalentes e sua distribuição em plantas e células de três linhagens endogâmicas de milho

Variedade	Linha gens	Frequência de quiasmas univalentes		Plantas com univalentes		Número de pares de univalentes por planta		Células com pares de univalentes por planta		Células com um par de univalentes por planta		Células com dois pares de univalentes	
		(\bar{x})	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N
Jac Duro	1	12,47	8	80,00	8,00	7,00	35,00	5,80	26,00	1,20	9,00		
Jac Mole	1	13,65	10	100,00	6,30	5,90	29,50	5,50	27,50	0,40	0,50		
Centralmex	2	13,49	10	100,00	10,60	8,20	41,00	5,80	29,00	2,40	12,00		

Tabela 20 - Coeficiente de correlação (r) do número de pares univalentes e média e variância da frequência de quiasmas em três linhagens de milho

Variedade	Linhagem	Pares de caracteres	
		a - b	a - c
Jac Duro	1	- 0,69*	0,94**
Centralmex	2	- 0,95**	0,43
Jac Mole	1	- 0,86*	0,91**

a = Número de pares univalentes por planta transformado em $\sqrt{x + 1/2}$

b = Média da frequência de quiasmas por planta transformada (\sqrt{x})

c = Variância da frequência de quiasmas dentro de plantas transformada em $\log_{10}(s^2 + 1,0)$

* significância de r (P = 5%)

** significância de r (P = 1%)

Tabela 21 - Número (N) de pares univalentes e sua distribuição em microsporócitos em três fases da diacinese de duas plantas na linhagem 2 da variedade Centralmex

Fase da diacinese	Frequência de quiasmas	Número de pares de univalentes por planta		Células com pares de univalentes por planta		Células com um par de univalentes por planta		Células com dois pares de univalentes por planta	
		N	%	N	%	N	%	N	%
Inicial	13,76	7	25,00	5,0	25,00	4,50	22,50	0,5	2,50
Intermediária	18,47	9	30,00	6,0	30,00	4,50	22,50	1,5	7,50
Final	13,35	10	32,50	6,5	32,50	5,00	25,00	1,5	7,50